

Caterina Anna Schürch

# Verbindende Mechanismen

Disziplinenübergreifende Erforschung biochemischer und biophysikalischer Vorgänge im frühen 20. Jahrhundert

WISSENSCHAFTSKULTUREN

Reihe I: Wissenschaftsgeschichte

Band 4

Franz Steiner Verlag





Herausgegeben von  
Caspar Hirschi  
Christian Joas  
Veronika Lipphardt  
Kärin Nickelsen  
Sylvia Paletschek  
Margit Szöllösi-Janze

WISSENSCHAFTSKULTUREN  
Reihe I: Wissenschaftsgeschichte  
Bd. 4

<https://www.steiner-verlag.de/brand/Wissenschaftskulturen>

Caterina Anna Schürch

## VERBINDENDE MECHANISMEN

Disziplinenübergreifende Erforschung  
biochemischer und biophysikalischer Vorgänge  
im frühen 20. Jahrhundert

Franz Steiner Verlag



Publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Dieses Buch ist eine Open-Access-Publikation.



Dieses Werk ist lizenziert unter einer Creative Commons Namensnennung – Nicht kommerziell – Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz.  
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.de>

Umschlagabbildung:

Botaniker\*innen und ein Chemiker (links außen) bei der gemeinsamen Arbeit.

© California Institute of Technology Archives and Special Collections, Papers of Arie J. Haagen-Smit, Box 15, Ordner 8

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über [dnb.d-nb.de](http://dnb.d-nb.de) abrufbar.

Dieses Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist unzulässig und strafbar.

© Caterina Anna Schürch 2024

Veröffentlicht im Franz Steiner Verlag, Stuttgart

[www.steiner-verlag.de](http://www.steiner-verlag.de)

Zugl.: Dissertation Ludwig-Maximilians-Universität München, Dr. phil. 2021.

Layout und Herstellung durch den Verlag

Lektorat: Ricarda Berthold, Freiburg i. Br.

Satz: SchwabScantechnik, Göttingen

Druck: Beltz Grafische Betriebe, Bad Langensalza

Gedruckt auf säurefreiem, alterungsbeständigem Papier.

Printed in Germany.

ISBN 978-3-515-13125-4 (Print)

ISBN 978-3-515-13593-1 (E-Book)

DOI 10.25162/9783515135931

# Inhalt

<b>Vorwort</b> .....	11
<b>1. Einleitung: Reizvolle physico-chemische Biologie</b> .....	15
1.1 Interdisziplinäres Forschen als Herausforderung .....	19
1.1.1 <i>Die hohe Kunst, disziplinenübergreifend zu arbeiten</i> .....	19
1.1.2 <i>Eine noch wenig verstandene Arbeitsweise</i> .....	22
1.1.3 <i>Mechanismen: Reduktion und die Notwendigkeit vieler Methoden</i> .....	23
1.2 Gründe für die Verbreitung der biophysikalischen und biochemischen Forschung in der Zwischenkriegszeit .....	25
1.2.1 <i>Kontrolle und die soziale Relevanz der Biologie</i> .....	25
1.2.2 <i>Mechanismus als Weltbild vs. Form der Erklärung</i> .....	28
1.2.3 <i>Neue Biologie: Experimente und Prestige</i> .....	30
1.2.4 <i>Kultur der Kooperation</i> .....	32
1.3 Verständnislücke Forschungspraxis .....	34
1.3.1 <i>Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten</i> .....	36
1.3.2 <i>Kapitelübersicht und Thesen</i> .....	41
<b>2. Physik, Chemie und Physiologie um 1920</b> .....	45
2.1 Disziplinär geprägte Forschungspraxis .....	46
2.1.1 <i>Disziplinen charakterisieren sich über Ziele und Methoden</i> .....	47
2.1.2 <i>Institutionen vermitteln Kompetenzen und sichern Normen</i> .....	49
2.1.3 <i>Herausforderungen interdisziplinärer Forschung</i> .....	53
2.2 Disziplinäre Forschungstrends um 1920 .....	53
2.2.1 <i>Physik: Gesetze und Struktur der Materie</i> .....	54
2.2.2 <i>Chemie: Atombau, Kolloide und Naturstoffe</i> .....	58
2.2.3 <i>Physiologie: Lebensäußerungen und ihre physico-chemische Basis</i> ...	62
2.3 Disziplinenübergreifende Modelle von Mechanismen .....	67
2.3.1 <i>Integration von Fächern über interlocking-Modelle</i> .....	70
2.3.2 <i>Zu klärende intralevel- und interlevel-Beziehungen</i> .....	72
2.3.3 <i>Experimente als Schema-Tests</i> .....	74

<b>3.</b>	<b>Die Photochemie des Sehens</b> .....	79
3.1	Mit Stoppuhr und Maßband in der Dunkelkammer .....	80
3.1.1	<i>Cionas Lichtreaktion bei variierenden Intensitäten</i> .....	80
3.1.2	<i>Myas Lichtreaktion bei variierenden Temperaturen</i> .....	84
3.1.3	<i>Zersetzung und Regeneration des Frosch-Sehpurpurs</i> .....	87
3.1.4	<i>Dunkeladaptation des Menschauges</i> .....	88
3.2	Hechts Ziele, Normen, Fähigkeiten und Ressourcen .....	91
3.2.1	<i>Objektive Analyse sensorischer Prozesse</i> .....	93
3.2.2	<i>Chemische Basis der Lichtwahrnehmung</i> .....	94
3.2.3	<i>Mathematik und der Hypothesentest</i> .....	99
3.2.4	<i>Auf der Suche nach einem Mechanismus</i> .....	102
3.3	Die Kinetik chemischer und biologischer Vorgänge .....	104
3.3.1	<i>Lichtwahrnehmung und lichtempfindliche Pigmente</i> .....	104
3.3.2	<i>Ciona und Mya als Modelle der Stäbchen</i> .....	109
3.3.3	<i>Von Mya über den Frosch zum Menschen</i> .....	115
3.4	Forschungsstränge 1919 bis 1938 .....	116
3.4.1	<i>Indirekte Photochemie: Schematest mit Fritz Weigert</i> .....	117
3.4.2	<i>Vereinheitlichung der Phänomene</i> .....	119
3.4.3	<i>Direkte Photochemie: Sehpurpur und Sehviolett</i> .....	122
3.4.4	<i>Farbsehen und Farbenblindheit</i> .....	126
3.5	Evaluierung der Forschung Hechts .....	128
3.5.1	<i>Chemie als Grundlage der Sinnesphysiologie</i> .....	130
3.5.2	<i>(Photo-)Chemie in vivo</i> .....	132
<b>4.</b>	<b>Die Hormone des Pflanzenwachstums</b> .....	137
4.1	Botaniker*innen, Chemiker*innen und <i>Avena</i> -Keimlinge .....	139
4.1.1	<i>Dekapitieren, Agar aufsetzen, Krümmung messen</i> .....	139
4.1.2	<i>Parallele Szenen in Kalifornien</i> .....	142
4.2	Verknüpfte Ziele, Normen und Kapazitäten .....	144
4.2.1	<i>Vorgeschichte: Von Tropismen zum Wachstum</i> .....	145
4.2.2	<i>Hypothetische Wuchsstoffe und ihre Natur</i> .....	148
4.2.3	<i>Aufklärung des Mechanismus der Zellstreckung</i> .....	151
4.2.4	<i>Konstante Bedingungen und präzise Messungen</i> .....	155
4.2.5	<i>Naturstoffforschung und Hormone</i> .....	158
4.2.6	<i>Stellenbesetzungspolitik und General Physiology</i> .....	162
4.3	Struktur – Aktivität: die Natur des Wuchsstoffs .....	165
4.3.1	<i>Korrelationsträger und Hormone in Pflanzen</i> .....	166
4.3.2	<i>Der Avena-Test und die Annahme der Spezifität</i> .....	168
4.3.3	<i>Krümmung als Maß für die Wuchsstoffmenge</i> .....	171

4.4	Kooperations-Konstellationen, 1931–1939 .....	173
4.4.1	<i>Dolk und Thimann: Anreicherung von ‚Rhizopin‘</i> .....	174
4.4.2	<i>Kögl's Entdeckung des ‚Auxins‘</i> .....	178
4.4.3	<i>Heyn, Bonner, Frey-Wyssling und die Zellwand</i> .....	182
4.4.4	<i>Ein Stoff, viele Aktivitäten – viele Stoffe, eine Aktivität</i> .....	187
4.4.5	<i>Hintertür und Schlüsselbart: neue feldübergreifende These</i> .....	193
4.5	Bewertung der Phytohormonforschung .....	199
4.5.1	<i>Ein Hoch auf die interdisziplinäre Kooperation</i> .....	199
4.5.2	<i>Beziehung zwischen Struktur und Aktivität</i> .....	205
<b>5.</b>	<b>Die Genetik der Anthocyan-Synthese</b> .....	<b>209</b>
5.1	Pigmentstudien im Gewächshaus und Labor .....	213
5.1.1	<i>Kreuzungs-Experimente in Merton</i> .....	213
5.1.2	<i>Blütenpigment-Analysen in Cambridge</i> .....	215
5.1.3	<i>Pigment-Synthesen in Oxford</i> .....	218
5.2	Komplementäre Ziele, Normen und Kapazitäten .....	219
5.2.1	<i>Robinsons Synthesen „natürlicher“ Anthocyane</i> .....	220
5.2.2	<i>Scott-Moncrieffs Isolierung von Anthocyanen</i> .....	222
5.2.3	<i>Lawrences genetische Studien zur Blütenfarbe</i> .....	226
5.3	Wheldales Vision: zwei Probleme, ein Mechanismus .....	230
5.3.1	<i>Über Biochemie die Genwirkung erschließen</i> .....	232
5.3.2	<i>Mittels Genetik die Biosynthese aufklären</i> .....	236
5.4	Wheldale Onslows Vision wird umgesetzt .....	239
5.4.1	<i>Ein Schnelltest dank charakteristischem Farbverhalten</i> .....	240
5.4.2	<i>Die Struktur der natürlichen Anthocyane</i> .....	242
5.4.3	<i>Chemico-genetische Determinanten der Blütenfarbe</i> .....	246
5.4.4	<i>Genetik und Chemie der Blütenfarbe von Dahlien</i> .....	249
5.4.5	<i>Schlüsse über die Biosynthese der Pigmente</i> .....	253
5.4.6	<i>Gezieltes Kreuzen als Hypothesentests</i> .....	256
5.4.7	<i>Aufklären der chemischen Wirkung der Gene</i> .....	257
5.5	Erfolgreiche feldübergreifende Forschung .....	260
5.5.1	<i>Die Kooperation geht weiter</i> .....	262
5.5.2	<i>Die Genetik braucht Ressourcen der Chemie</i> .....	265
5.5.3	<i>Genetische Ressourcen nützen der Chemie</i> .....	269
<b>6.</b>	<b>Die elektrische Struktur des Lebens</b> .....	<b>273</b>
6.1	Die Entwicklung elektrobiologischer Methoden .....	276
6.1.1	<i>Elektive Vitalfärbung von Tieren und Pflanzen</i> .....	277
6.1.2	<i>Die Messung der physikalischen Eigenschaften von Kolloiden</i> .....	280
6.1.3	<i>Messung des elektrischen Potentials biologischer Strukturen</i> .....	283

6.2	Kellers Idee, Fürths und Gicklhorns Expertise .....	284
6.2.1	<i>Kellers Thesen ohne empirische Grundlage</i> .....	285
6.2.2	<i>Gicklhorns histologische Expertise</i> .....	288
6.2.3	<i>Fürths Faible für physikalische Messverfahren</i> .....	291
6.3	Vitalfärbung als histo-physiologische Methode .....	296
6.3.1	<i>Kolloide als Bausteine biologischer Objekte</i> .....	297
6.3.2	<i>Kellers gewagte Theorie vom Mechanismus der Färbung</i> .....	299
6.4	Gemeinsames Erschließen und separates Auswerten der Daten .....	303
6.4.1	<i>Fürths DEK-Bestimmungen in Kellers Auftrag</i> .....	303
6.4.2	<i>Die erfolgreiche physikalische Verwertung der DEK-Messungen</i> .....	305
6.4.3	<i>Die Bedeutung der DEK für physiologische Phänomene</i> .....	307
6.4.4	<i>Anlass für Gicklhorns Zuversicht: organspezifische Färbung</i> .....	310
6.4.5	<i>Die physikalische Chemie der Farbstoffe</i> .....	313
6.4.6	<i>Elektrometrie: das Potenzial der Primel</i> .....	315
6.5	Evaluierung der biophysikalischen Forschung .....	315
6.5.1	<i>Limitierte Ressourcen und eine große Aufgabe</i> .....	317
6.5.2	<i>Zweifel an der Auswertung von Färbungen</i> .....	318
6.5.3	<i>Potenzielle Relevanz der Messungen</i> .....	320
6.5.4	<i>Keine Interdependenz, kein Risiko</i> .....	324
<b>7.</b>	<b>Diskussion: Interdisziplinarität in Aktion</b> .....	<b>327</b>
7.1	Das Konstruieren fächerübergreifender Mechanismus-Schemata ....	329
7.1.1	<i>Strategien der Schema-Konstruktion</i> .....	329
7.1.2	<i>Die Entwicklung einer Methode statt eines Mechanismus-Modells</i> ...	332
7.1.3	<i>Handlungsleitende feldübergreifende Annahmen</i> .....	332
7.2	Das Evaluieren der Schemata durch Experimente .....	333
7.2.1	<i>Experimente als Schema-Tests</i> .....	334
7.2.2	<i>Ohne Phänomen kein Mechanismus</i> .....	342
7.2.3	<i>Interlocking-Objekte und ihre Eigenschaften</i> .....	344
7.3	Planung disziplinenübergreifender Studien .....	348
7.3.1	<i>Mobilisierte Ressourcen und Fähigkeiten</i> .....	349
7.3.2	<i>Interdisziplinäre Studien zur Erfüllung disziplinärer Ziele</i> .....	350
7.3.3	<i>Subziele und Normen mechanistischer Forschung</i> .....	353
7.4	Die soziale Organisation der disziplinenübergreifenden Projekte ....	358
7.4.1	<i>Feldverbindende interlocking-Expertise</i> .....	358
7.4.2	<i>Zielabhängigkeit als Basis der Kooperation</i> .....	359
7.4.3	<i>Varianten kooperativer Konstellationen</i> .....	362

<b>8. Die Folgen der interdisziplinären Forschung</b> .....	367
8.1 Institutionelle Trends: Biochemische Forschung unter vielen Dächern .....	369
8.1.1 <i>Physikalische Instrumente für die Biologie</i> .....	369
8.1.2 <i>Zur Biologie hin orientierte Chemie</i> .....	373
8.1.3 <i>Chemikalisierung und Molekularisierung der Physiologie</i> .....	377
8.1.4 <i>Von der Chemie in die Biologie und aus Europa in die USA</i> .....	380
8.2 Inhaltliche Folgen: Molekularstruktur als Schlüsseleigenschaft .....	382
8.2.1 <i>Biosynthese und strukturspezifische physiologische Aktivität</i> .....	382
8.2.2 <i>Der Fokus auf Molekülen statt Kolloiden</i> .....	385
8.3 Fächerübergreifende Erforschung physiologischer Mechanismen ...	387
8.3.1 <i>Die Genese interdisziplinärer Forschungsprojekte</i> .....	387
8.3.2 <i>Integration über die Validierung von Mechanismus-Schemata</i> .....	389
8.3.3 <i>Feldübergreifende Analyse mechanistischer Forschungspraxis</i> .....	393
 <b>Dank</b> .....	 397
 <b>Archivquellen</b> .....	 399
 <b>Literatur</b> .....	 401
 <b>Personenregister</b> .....	 439



## Vorwort

Im Jahr 1937 erschien das Wort „interdisciplinary“ erstmals in gedruckter Form im *Journal of Educational Sociology*.<sup>1</sup> Der Trend des fächerübergreifenden Arbeitens hatte die Sozialwissenschaften erfasst. Aber nicht nur die: Auch in den Naturwissenschaften überschritten Forscher\*innen traditionelle Disziplinengrenzen. So erhellte zum Beispiel die Biochemikerin Rose Scott-Moncrieff die Wirkungsweise von Genen, der Biologe Josef Gicklhorn feilte an mikrophysikalischen Methoden. Der Zoologe Selig Hecht erläuterte im *Journal of Applied Physics* die photochemische Grundlage des Sehprozesses und der Chemiker Joseph Koepfli publizierte zusammen mit einem Biochemiker und einem Botaniker zu Pflanzenhormonen.<sup>2</sup> Die jungen Forscher\*innen hatten sich dafür entschieden, nach ihrer Promotion an der Schnittstelle von physikalischen und biologischen Wissenschaften zu arbeiten. Wie gingen sie dabei vor? Wie „fanden“ sie biophysikalische und biochemische Forschungsprobleme? Und was unternahmen sie, um sich der Lösung dieser Probleme zu nähern? Solchen Fragen widmet sich das vorliegende Buch mit dem Ziel, diese als besonders fruchtbar wahrgenommene Art des Forschens besser zu verstehen.

Das Verhältnis der Fächer zueinander beschäftigte auch die Wissenschaftsphilosophie der Zeit. Am vierten Internationalen Kongress für Einheit der Wissenschaft 1938 wurde unter anderem diskutiert, „wie man Querverbindungen von Wissenschaft zu Wissenschaft herstellen könne“.<sup>3</sup> Rudolf Carnap analysierte Fragen wie diese bevorzugt aus linguistischer Perspektive und prägte mit, wie die Wissenschaftsphilosophie

---

1 Abbott (2001), S. 131. Der Artikel, auf den in der 2. Auflage des *Oxford English Dictionary* (1989) verwiesen wird, bewarb Social Science Research Council Fellowships für „training of an interdisciplinary nature“. Anonymus (1937b), S. 251. Laut Sills (1986), S. 18 wird der Artikel auch in den Akten von *Merriam-Webster* als früheste veröffentlichte Verwendung des Wortes „interdisciplinary“ geführt.

2 Scott-Moncrieff (1937), Gicklhorn (1937), Hecht (1938c) sowie Koepfli/Thimann/Went (1938).

3 Neurath (1938), S. 1. Parallel zu den oben erwähnten biophysikalischen und biochemischen Arbeiten erschienen die ersten beiden Hefte der *International Encyclopedia of Unified Science*. Zu der 1934 von Otto Neurath ausgerufenen Unity of Science-Bewegung, siehe Cat (2021) und Cat/Cartwright/Chang (1996).



ihren Gegenstand in den folgenden Jahrzehnten behandelte.<sup>4</sup> Das Fach fokussierte auf das *Resultat* wissenschaftlicher Tätigkeit – verstanden als geordneter Wissensbestand in Form von Aussagen – und weniger auf die Forschungs*handlungen* selbst. Die Analyse der Forschungsaktivität betrachtete Carnap als Aufgabe der Wissenschaftsgeschichte, -psychologie, -soziologie und der Methodologie.<sup>5</sup>

Von der Idee, den Ablauf der Forschung und deren Resultate getrennt zu betrachten, ist die Wissenschaftsforschung inzwischen abgekommen.<sup>6</sup> Schließlich sind Vorgehen und Ergebnis eng verbunden: Von den Forschungshandlungen hängt ab, welche Resultate erzielt werden, und das angestrebte Resultat gibt die auszuführenden Handlungen vor. Oder, wie die Wissenschaftsphilosophin Lindley Darden schreibt: „The product shapes the process of discovery.“<sup>7</sup> Darden ist eine Vertreterin des *New Mechanism* und versteht einen erheblichen Teil der biologischen Forschung als Suche nach Mechanismen für biologische Phänomene. Diese Phänomene, so die zentrale Annahme der *New Mechanists*, werden durch die Beschreibung der ihnen zugrundeliegenden Mechanismen erklärt anstatt etwa durch Subsumierung unter allgemeine Gesetze.<sup>8</sup> Aus dieser Annahme lassen sich Thesen zur biologischen Forschungspraxis ableiten. Darden und ihr Kollege Carl Craver behaupten gar, dass man die moderne Biologie ohne das Konzept der Suche nach Mechanismen gar nicht verstehen könne.<sup>9</sup> Indes denken auch die *New Mechanists* die Forschungsaktivität vom angestrebten Resultat her.<sup>10</sup> Sie blicken auf die Forschungspraxis aus der Warte der zu entwickelnden Erklärung – und nicht aus der Perspektive der Akteure.<sup>11</sup>

4 Carnap (1938), S. 42. Quine (1971), S. xxii zufolge gehörte Carnap ab den 1930er-Jahren zu den dominierenden Figuren der Wissenschaftsphilosophie.

5 Carnap (1938), S. 42. Unter Methodologie verstand Carnap die Beschreibung der bei der wissenschaftlichen Arbeit verwendeten Verfahren und Geräte.

6 Vielmehr bedauert unter anderen Chang (2014), S. 67 die von Carnap mitgetragene Engführung der Wissenschaft auf eine Ansammlung von Propositionen und ihrer logischen Beziehungen. Infolge dieser Engführung habe die anglophone Wissenschaftsphilosophie Tätigkeiten wie das Experimentieren und andere nicht-verbale und nicht-propositionale Dimensionen der Wissenschaft lange vernachlässigt.

7 Darden (2018), S. 256.

8 Siehe Machamer/Darden/Craver (2000), Darden (2006, 2008) und für einen Überblick zum *New Mechanism* Glennan/Illari (2018). Zur Kerngruppe der *New Mechanists* zählt Piccinini (2018), S. 440 William Bechtel, Robert Richardson, Stuart Glennan, Peter Machamer, Lindley Darden und Carl Craver. Relevant für die vorliegende Studie sind vor allem Darden, Craver und Bechtels Thesen zu den auf die Entdeckung von Mechanismen zielenden Forschungsstrategien (mehr dazu in Kapitel 2).

9 Craver/Darden (2013), S. 202: „Indeed, if we are right, nothing in biology makes any sense without the idea that biologists are searching for mechanisms.“

10 Zwar entwickelte sich der *New Mechanism* laut Darden (2008), S. 958–959 aus der Betrachtung biologischer Forschung, insbesondere jener in den Feldern Molekularbiologie, Neurobiologie, Biochemie und Zellbiologie. Ebenda schreibt sie aber auch: „Much guidance for reasoning in discovery results from the goal to discover a mechanism.“ Hervorhebung im Original.

11 In Reaktion auf diese generelle Tendenz der Wissenschaftsphilosophie insistiert Feest (2017), S. 1175: „[I]f we aim for philosophical accounts of scientific practice, we are well advised to take a closer look at some other concerns [than explanation] and questions researchers in fact struggle with.“ Auch Schickore (2017), S. 2–3 identifiziert diesbezüglich einen blinden Fleck in der Wissenschaftsforschung. Zur Frage,

Im Gegensatz dazu handelt die vorliegende Studie von Forscher\*innen, die sich entschlossen, Mechanismen zu studieren. Ich untersuche, wie Wissenschaftler\*innen dazu kamen, die biochemische oder biophysikalische Basis physiologischer Phänomene zu studieren und welche Strategien sie wählten, um nicht direkt beobachtbare, im Zellinnern ablaufende Vorgänge zu erhellen. Die Analyse einzelner Beispiele disziplinenübergreifender Forschung ist von wissenschaftshistorischem und -philosophischem Interesse gleichermaßen. Denn um beurteilen zu können, ob die Annahmen des *New Mechanism* helfen, das Handeln von Forscher\*innen zu verstehen, braucht es Analysen der Forschungspraxis, wie Craver betonte: „If one hopes to understand the norms implicit in the practice of science [...] one must begin by looking at real science.“<sup>12</sup> Wenn es aber darum geht, die methodologischen Normen wissenschaftlicher Praxis zu identifizieren, darf die materielle, soziale und konzeptionelle Dimension der Forschungsprojekte nicht vernachlässigt werden. Im Gegenteil: Die Vorstellungen historischer Akteure von gutem wissenschaftlichen Arbeiten lassen sich umso präziser bestimmen, je mehr über die lokalen Bedingungen bekannt ist, unter denen sie ihre Forschungsvorhaben planten, ausführten und evaluierten.<sup>13</sup>

---

nach welchen methodologischen Kriterien Wissenschaftler\*innen selbst ihr Handeln bewerteten, erfahre man in der wissenschaftshistorischen und -philosophischen Literatur wenig.

12 Craver (2007), S. 235.

13 Schürch (2019).



# 1. Einleitung: Reizvolle physico-chemische Biologie

„I found out there was such a thing as Biology which I had not known before – an interesting and exciting Biology.“<sup>1</sup> Diese Entdeckung machte der amerikanische Chemiestudent James Bonner Ende der 1920er-Jahre. Bonner war ans California Institute of Technology gekommen, um bei Linus Pauling zu studieren und Physikochemiker zu werden („the ‚in thing‘ in those days“). Dann aber wurde er im Fach Biologie promoviert.<sup>2</sup> Bonner war nicht der einzige Nachwuchskemiker, der sich in der Zwischenkriegszeit den biologischen Wissenschaften zuwandte. Seine britische Fachgenossin Rose Scott-Moncrieff wechselte 1925 in die Biochemie und kooperierte ab 1929 mit Genetiker\*innen. Im Jahr darauf tat sich Fritz Kögl als neu berufener Professor für Organische Chemie mit den Mitarbeiter\*innen des Botanischen Instituts der Rijksuniversiteit Utrecht zusammen. Auch einige junge Physiker\*innen standen im Kontakt mit den biologischen Wissenschaften. Zum Beispiel engagierte sich Reinhold Fürth ab 1923 in der Prager biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft. Der fast gleichaltrige Selig Hecht hatte das Fach gleich ganz gewechselt: Nach dem Collegestudium der Mathematik, Physik und Chemie begann er 1915 ein Promotionsstudium der Zoologie an der Harvard University.

Diese Beispiele zeugen von der Attraktivität der physico-chemischen Biologie – des Studiums physikalischer und chemischer Vorgänge in Lebewesen – in den 1920er- und 1930er-Jahren.<sup>3</sup> Viele sahen großes Potenzial in der experimentellen Behandlung biologischer Probleme. Mit Blick auf die spektakulären Durchbrüche in der Kernphysik

---

1 Bonner, „Molecular biology and the understanding of life“, 1976, S. 1–2, Bonner Papers, Box 32, Ordner 24, Caltech Archives Pasadena.

2 Bonner (1980), S. 6. Besonders die Vorlesungen der Genetiker Thomas H. Morgan und Theodosius Dobzhansky sowie des Biochemikers Henry Borsook hatten ihn damals beeindruckt, erinnert sich Bonner. Chedd (1971), S. 700 ergänzt: „His new boss’s [i. e. Dobzhansky’s] habit of dropping everything for a trip to the beaches or mountains of California convinced Bonner that biology was indeed a great subject.“

3 Der Oberbegriff „physico-chemische Biologie“ umfasst diverse Spielarten der Erforschung biochemischer oder biophysikalischer Vorgänge, darunter die Biophysik, Biochemie und Allgemeine Physiologie. Davon unterscheidet sich die „physikochemische Biologie“ im engeren Sinne; die Verwendung der Methoden und Konzepte der Physikalischen Chemie zur Erforschung biologischer Phänomene.

und Quantenmechanik der Zeit behauptete etwa Frederick Gowland Hopkins, der das Biochemie-Institut leitete, in dem Scott-Moncrieff arbeitete: „[R]ecent progress in experimental biology, though to a superficial view less impressive, has been not less significant, and indeed not less revolutionary than the progress of modern physics.“<sup>4</sup> In einem Bericht für den amerikanischen National Research Council von 1929 steht: „[T]he study of biology is perhaps at present the highest form of intellectual activity.“<sup>5</sup> Gleichzeitig sei die Biologie auf die physikalischen Wissenschaften Chemie und Physik angewiesen. Diese Abhängigkeit sei offensichtlich, und die enge Zusammenarbeit der beiden Wissenschaftsbereiche absolut notwendig.<sup>6</sup> Genauso sah das der Biologe Josef Gicklhorn, der Kooperationspartner des erwähnten Physikers Fürth. Gicklhorn betrachtete die Verwendung physikalischer und chemischer Methoden in der Biologie als unbedingte Notwendigkeit und fruchtbarsten Leitsatz für die Forschung.<sup>7</sup> Analog dazu empfahl Thomas Hunt Morgan, der Leiter der Biologie-Abteilung, an der Bonner studierte: Physiker\*innen sollten zukünftig vermehrt in biologischen und Biolog\*innen in physikalischen Laboratorien arbeiten.<sup>8</sup>

Auch einige etablierte Physiker und Chemiker begrüßten die Annäherung der biologischen und physikalischen Wissenschaften. Der Leiter der physikalischen Abteilung des britischen National Physical Laboratory etwa hielt die Anwendung physikalischer Methoden auf biologische Probleme für ein ergiebiges und bedeutendes Forschungsgebiet.<sup>9</sup> Und der deutsche Chemiker Fritz Haber erklärte 1921, die größte Aufgabe der Chemie bestehe aktuell darin, jene „stofflichen Formen und die Gesetze ihrer Wechselwirkung aufzuhellen, die die Grundlage der Lebensvorgänge ausmachen.“<sup>10</sup> Überzeugt vom Potenzial der physico-chemischen Biologie waren auch Wissenschaftsmanager und Philanthropen. So finanzierte die Ledentsov-Gesellschaft das Moskauer Institut für Physik und Biophysik, Edmond James de Rothschild spendete dreißig Millionen Francs für den Bau des Institut de Biologie Physico-Chimique in Paris und die Rockefeller Foundation erklärte die Förderung der physico-chemischen Biologie 1933 zu einem programmatischen Schwerpunkt.<sup>11</sup>

4 Hopkins (1931), S. 414. Die Stelle stammt aus Hopkins' Ansprache am Jahrestreffen der Royal Society 1931.

5 Du Noüy (1929), S. 7. Nicht die „fundamentalen“ Wissenschaften Physik und Chemie galten dem Biophysiker Pierre Lecomte du Noüy als die intellektuell herausforderndsten, sondern die seiner Darstellung nach umfassenderen, theoretisch und praktisch interessanteren Probleme des Lebens.

6 Du Noüy (1929), S. 5.

7 Gicklhorn (1927), S. 95.

8 Morgan (1927a), S. 217.

9 Stellungnahme von George William Clarkson Kaye, zitiert in Weaver, „Modern Biology“, 22. März 1934, S. 3, Rockefeller Foundation records, Administration, Program & Policy, RG 3.1, Serie 915, Box 4, Ordner 38 „Vital Processes, 1933–1934“, RAC North Tarrytown.

10 Haber (1924), S. 50. Für ein umfassendes biografisches Portrait Habers siehe Szöllösi-Janze (1998).

11 Ivanitskii (2019), S. 713, Khouvine (1930), S. 1051 und Weaver, „Natural Sciences – Program and Policy“, 24. Oktober 1934, S. 3, Rockefeller Foundation records, Administration, Program & Policy, RG 3.1, Serie 915, Box 1, Ordner 7, RAC North Tarrytown.

Über die Gründung neuer Institute für Biophysik und Biochemie wurde die physico-chemische Biologie in der Zwischenkriegszeit aktiv gefördert. Morgan kommentierte diese institutionelle Entwicklung 1927:

That a closer association of these [physical] sciences with biology is imperative is becoming more and more apparent as indicated by the development of special institutes for such work. In England, Germany, Russia, Scandinavia, and France, research institutes, specializing in different biological fields, yet primarily concerned with the application of mathematical, physical and chemical methods to biological subjects, have developed in recent years.<sup>12</sup>

Tatsächlich konnte sich die Biochemie nach dem Ersten Weltkrieg institutionell etablieren.<sup>13</sup> Weltweit gab es 1928 über zweihundert Institute für Biochemie, unter anderem in Algier, Bahia, Bangalore, Fukuoka, Irkutsk, Jerusalem, Pretoria und Weihestephan.<sup>14</sup> Die Biophysik etablierte sich in der Zwischenkriegszeit nicht im selben Maße, aber auch ihr wurden spezialisierte Kurse und Institute gewidmet.<sup>15</sup> Zu den 23 im *Index Biologorum* aufgelisteten biophysikalischen Instituten gehören das Laboratoire de physique biologique in Lille oder das Biophysikalische Labor in Brno. 1919 hatte das Volkskommissariat für Gesundheit in Moskau das bereits erwähnte Forschungsinstitut für Physik und Biophysik gegründet. Ab Mitte der 1920er-Jahre entstanden in den USA unter anderem an der Columbia University, dem Cold Spring Harbor Laboratory, der University of Pennsylvania und am Caltech Professuren, Labore oder Institute für Biophysik.<sup>16</sup>

12 Morgan (1927b), S. 86.

13 Abir-Am (1997), S. 498 und Kay (1989a), S. 9. Beeindruckt von der rasanten Entwicklung des Fachs schrieb der deutsche Biochemiker Hans Pringsheim (1928), S. 604: „New chairs of biochemistry are being endowed, new laboratories with special equipment are being constructed in various universities and institutes devoted exclusively to research.“ Wie Morgan wertete Pringsheim die Institutionalisierung als Anerkennung. Biochemie erlange dadurch denselben Rang wie die Anorganische, Organische und Physikalische Chemie. Die Anfänge der modernen Biochemie reichen ins 19. Jahrhundert zurück, betonte Pringsheim. Die erste Ausgabe der *Zeitschrift für physiologische Chemie* erschien im Jahr 1877. Der Herausgeber Felix Hoppe-Seyler meinte in seinem Vorwort zur ersten Ausgabe, die Biochemie sei „zu einer Wissenschaft erwachsen, welche nicht allein der Biophysik sich ebenbürtig an die Seite gestellt hat, sondern an Thätigkeit und Erfolgen ihr den Rang streitig macht“. 1901 gründete Franz Hofmeister die *Beiträge zur physiologischen Chemie*. Vier Jahre später folgte das *Journal of Biological Chemistry* in den USA, und 1906 die *Biochemische Zeitschrift* in Deutschland sowie das *Biochemical Journal* in Großbritannien. Zur Frühgeschichte der modernen Biochemie, siehe Kohler (1982), Kapitel 2–5, Fruton (1972) und Weyer (2018), Kapitel 13.

14 Hirsch (1928).

15 Wie die oben zitierte Bemerkung Hoppe-Seylers illustriert, entstand auch die Biophysik nicht erst in der Zwischenkriegszeit. Schon ab 1906 hatte zum Beispiel Leon Asher an der Universität Bern eine außerordentliche Professur „mit einem Lehrauftrag für Biophysik und Ernährungsphysiologie“ inne. Von Muralt (1943), S. 288. Seit demselben Jahr erschien die von Carl Oppenheimer und Leonor Michaelis herausgegebene Zeitschrift *Biophysikalisches Centralblatt*. 1910 wurde dieses mit dem 1900 gegründeten *Journal Biochemisches Centralblatt zum Zentralblatt für Biochemie und Biophysik* zusammengeführt.

16 Kay (1989a), S. 14.

Neben der Biophysik und Biochemie stand ein weiteres Fach für die Anwendung physikalischer und chemischer Methoden auf biologische Probleme: die Allgemeine Physiologie.<sup>17</sup> Sie war noch weniger institutionell verankert als die Biophysik.<sup>18</sup> Labore oder Departemente für Allgemeine Physiologie gab es in Plymouth, Marseille, Paris, Straßburg, Iași, Klausenburg und Adelaide.<sup>19</sup> Noch vor Ende des Ersten Weltkriegs erschien außerdem die erste Ausgabe der Zeitschrift *The Journal of General Physiology*. Die beiden Herausgeber Jacques Loeb und Winthrop J. V. Osterhout wollten damit eine Publikationsplattform schaffen für „contributions relating to the physico-chemical explanation of life phenomena, no matter in what field of science they originate“.<sup>20</sup> Auch außerhalb der Vereinigten Staaten hatte das Fach prominente Fürsprecher, etwa William Maddock Bayliss in England oder Max Verworn in Deutschland.<sup>21</sup> Loeb, Bayliss und Verworn starben jedoch alle in der ersten Hälfte der 1920er-Jahre. Mein Interesse gilt denn auch einer jüngeren Generation von Wissenschaftler\*innen.

Die in diesem Buch porträtierten Personen waren nach 1890 geboren, hatten ab 1910 studiert und wollten sich in der Zwischenkriegszeit mit erstklassiger Forschung profilieren. Nur wenige von ihnen hatten Biochemie, Biophysik oder Allgemeine Physiologie studiert oder arbeiteten an Instituten mit entsprechender Bezeichnung. Disziplinenübergreifend gearbeitet wurde nämlich längst nicht nur unter dem Dach dieser „Interdisziplinen“. Fächerübergreifend zu arbeiten war vielmehr ein genereller Forschungstrend der Zeit. So befand der Autor eines Lehrbuchs von 1920, in der Biologie sei das „Bestreben, Brücken zu den exakten Wissenschaften hinüber zu schlagen“, omnipräsent.<sup>22</sup> Einige Jahre später meinte Hopkins' Mitarbeiter Joseph Needham, Zoologie sei mittlerweile komparative Biochemie und Physiologie Biophysik.<sup>23</sup> Laut dem Pflanzenphysiologen Ernst Georg Pringsheim war das Ziel, Lebensvorgänge „auf Grund der aus der Erforschung der unbelebten Natur bekannten Gesetze“ zu erklä-

17 In seinem Brief an William Mansfield Clark vom 30. Oktober 1920 definierte Loeb das Fach als „application of exact physico-chemical methods to biological problems“. Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence Am. Soc. of Naturalists“, LOC Washington. Zu Loeb's Forschung und Disziplinenpolitik siehe Pauly (1987a,b) und Fangerau (2010).

18 Laut Hirsch (1928) arbeiteten 1928 gerade einmal sechzehn Personen auf dem Gebiet.

19 Weitere Professuren für Allgemeine Physiologie gab es an den Universitäten Pennsylvania, Princeton und Oregon.

20 „Announcement of the Journal of General Physiology“, zitiert nach Andersen (2005), S. 5.

21 Verworn's *Allgemeine Physiologie: Ein Grundriss von der Lehre vom Leben* von 1894 (weitere Auflagen folgten 1897 und 1901) erschien auch in englischer, französischer, russischer und italienischer Übersetzung. Verworn edierte außerdem ab 1902 die *Zeitschrift für Allgemeine Physiologie*. Bayliss verfasste die Monografien *Principles of General Physiology* (1915) und *An Introduction to General Physiology* (1919). Als Gründer der Allgemeinen Physiologie galt der französische Physiologe Claude Bernard. Siehe etwa Hendersons Vorwort zu Bernard (1927), S. viii–ix oder Wald (1991), S. 85, Fußnote 3.

22 Abderhalden (1920), S. 4.

23 Needham (1925), S. 224.

ren, das „Wesentliche und das Bezeichnende für die gegenwärtige Forschungsweise“.<sup>24</sup> Der Trend weg von den traditionellen biologischen Fächern Botanik und Zoologie hin zur Biophysik und Biochemie beschäftigte Wissenschaftler auch in ihrer privaten Korrespondenz. William Bateson schrieb 1926 kurz vor seinem Tod einem befreundeten Botaniker: „There are fashions in all things, especially in research, and just now those who in our day would have been zoologists or botanists are bio-chemists, almost every one.“<sup>25</sup>

## 1.1 Interdisziplinäres Forschen als Herausforderung

Die physico-chemische Biologie erfreute sich in der Zwischenkriegszeit also großen Zuspruchs. Allerdings machten selbst ihre Befürworter keinen Hehl daraus, wie schwierig es ist, die Anliegen und Herangehensweisen verschiedener Disziplinen zusammenzuführen.

### 1.1.1 Die hohe Kunst, disziplinenübergreifend zu arbeiten

Eine große Hürde für die fächerübergreifende Forschung war die spezialisierte Ausbildung. Der wissenschaftliche Nachwuchs verfügte nur in Ausnahmefällen über Fachwissen in mehreren Disziplinen.<sup>26</sup> Der amerikanische Physiologe Alexander Forbes beklagte 1920, „[t]he physicist who must first of all be expert in his own line, can not digress to explore the field of biology with the thoroughness necessary to see where his methods would yield a harvest of data valuable to biology and instructive to himself.“<sup>27</sup> Auch Biolog\*innen seien in der Regel ungenügend ausgebildet für biophysikalische Forschung, die physikalisches Wissen und die Beherrschung physikalischer Techniken voraussetze. Pringsheim kommentierte, dass „jeder [...] in den Hilfsmitteln aus einer anderen Wissenschaft, die er so nötig braucht, sehr hinter seiner Zeit zurück“ sei. „Je schneller die Wissenschaften fortschreiten, besonders jetzt Chemie und Physik,

<sup>24</sup> Pringsheim (1929), S. 948. Ernst Georg war der jüngere Bruder des in Fußnote 13 zitierten Biochemikers Hans Pringsheim.

<sup>25</sup> Bateson an Sir David Prain, 8. Januar 1926, Bateson Papers, Ordner H. 43, CUL Cambridge. Längst nicht alle Biolog\*innen bejubelten diese Entwicklung. Wheeler (1923), S. 67–68 etwa machte klar, dass es ihm nicht darum ging, Vorgänge des Organismus und seiner Teile mit den Methoden der Physik und Chemie zu untersuchen. Stattdessen interessierte er sich für die Rolle der verschiedenen Organismen in der Ökonomie der Natur.

<sup>26</sup> Nickelsen (2022a), S. 369.

<sup>27</sup> Forbes (1920), S. 332.



um so ärger wird dies.<sup>28</sup> Biolog\*innen sei zudem oft nicht klar, wie sie physikalisches und chemisches Wissen nutzen könnten, so Bayliss.<sup>29</sup>

Für Forbes, Pringsheim und Bayliss war die physico-chemische Biologie alles andere als ein Selbstläufer. Nun könnte man einwenden, dass die Autoren die Schwierigkeit disziplinenübergreifender Forschung dramatisierten, um die Notwendigkeit ihrer Studiengänge und Lehrbücher herauszustreichen.<sup>30</sup> Es gibt aber noch mehr Indizien dafür, dass die Frage, ob sich die physikalisch-chemische und biologische Forschung gewinnbringend integrieren lässt, Wissenschaftler\*innen ernsthaft umtrieb. So schrieb der Physiologe und Biochemiker Otto Warburg über einen Vortrag von Kögls Kooperationspartner Friedrich Went, dieser habe alle „ermutigt“, „deren Ziel es ist, Lebensvorgänge auf Vorgänge der Physik und Chemie zurückzuführen.“<sup>31</sup> Warburg zeigte sich begeistert darüber, dass genau dies der Utrechter Gruppe gelungen war. Seine Reaktion legt nahe, dass er solche Erfolge keineswegs für selbstverständlich hielt.

Als weiteren Hinweis darauf, dass die Erforschung physico-chemischer Vorgänge in Lebewesen keinesfalls trivial war, lassen sich Selig Hechts Aussichten auf eine Anstellung Anfang 1926 deuten. Die Columbia University schuf eigens für ihn eine Biophysik-Professur. Gleichzeitig gab es auch an den Universitäten Oxford, Chicago und Stanford Bemühungen, Hecht zu verpflichten.<sup>32</sup> Als Hecht zwei Jahre später eine Stelle am Caltech angeboten wurde, versicherte ihm der Präsident der Columbia University: „The whole University is deeply interested in your field of activity, and I see no reason to doubt that support for it will be forthcoming and steady as the years pass.“<sup>33</sup> Wir sehen: Forscher wie Hecht, die physikalisch-chemische und biologische Methoden gewinnbringend zu verbinden wussten, waren so gefragt wie rar.

Die bisher unternommenen Versuche, Lebensvorgänge physikalisch-chemisch zu erforschen, seien mehrheitlich gescheitert, schrieb der deutsche Physikochemiker Rein-

28 Pringsheim an Keller, 8. August 1936, Cod. Ms. Pringsheim 240, SUB Göttingen.

29 Bayliss (1919), S. v: „[A]lthough a student may have attended good courses in these sciences, he does not readily apply the knowledge to physiological problems.“

30 Forbes bewarb einen neuen Lehrgang der Biophysik am Physik-Department der Universität Harvard. Bayliss' Aussage stammt aus dem Vorwort seiner *Introduction to General Physiology*.

31 Warburg an Went, 29. April 1932, Archive 79, Ordner „Warburg“, NMB Leiden. Warburgs Lob war mehr als eine nette Bemerkung. Im Jahr darauf schlug er Kögl und Friedrich Wents Sohn Frits Went für den Nobelpreis für Physiologie und Medizin vor, vgl. <https://www.nobelprize.org/nomination/archive/show.php?id=10514>.

32 Morgan verriet Hecht am 4. März 1926: „Doctor Ralph Lillie, of the University of Chicago, was laying plans to get you there.“ Central Files, Box 178, Ordner „Mi 1924–1926“, CUA New York. Crozier wiederum berichtete Hecht am 28. Mai 1925 von der Stelle in Stanford: „[President Wilbur] expressed great admiration for your work, plus a desire to re-awaken biology in the home of pickled fishes.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1925–1926)“, ebd. Hecht selbst wiederum erzählte Crozier am 29. März 1926 von dem Angebot aus Oxford: „It would have been a position especially created in order to keep me in England, – the point being that both my work in Vision and myself seemed desirable.“ HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S. 1923–27“, Crozier Papers, HUA Cambridge.

33 Butler an Hecht, 23. Februar 1928, Central Files, Box 123, Ordner „He 1926–1928“, CUA New York.

hard Beutner 1920. Der Physik seien „zu schwierige Probleme zugemutet“ worden.<sup>34</sup> Die Herausforderung, so impliziert Beutners Bemerkung, bestand darin, biologische Probleme zu finden, die sich mit den Methoden der Physik und Chemie bearbeiten ließen. So sah das auch der Autor eines 1929 erschienenen Biochemie-Lehrbuchs. Die Zusammenführung von Biologie und Chemie könne nur dann gelingen, wenn die involvierten Forscher\*innen die Probleme und Methoden der jeweils anderen Disziplin kennen.<sup>35</sup> Chemiker\*innen waren nach zeitgenössischer Diagnose aber genauso wenig vertraut mit den Fragestellungen der Biologie wie Physiker\*innen. „[The] regular chemist has no aptitude for biological problems and does not recognize them“, wurde etwa Hopkins zitiert.<sup>36</sup>

Wir können also festhalten: Wissenschaftler\*innen der Zwischenkriegszeit bekundeten Mühe, biologische Forschungsprobleme zu identifizieren, die sich mit den Verfahren der Physik und Chemie bearbeiten ließen, oder umgekehrt, physikalische oder chemische Methoden zu finden, die sich zur Bearbeitung biologischer Probleme anboten. Diese Herausforderung wurde in der wissenschaftshistorischen Literatur bisher wenig thematisiert. Das mag daran liegen, dass sich diese Untersuchungen selten schwerpunktmäßig mit der Forschungspraxis beschäftigten. Der Fokus lag eher auf den wirtschafts-, sozial- oder disziplinenpolitischen Motiven, die Staaten, Stiftungen und Individuen veranlassten, die physico-chemische Biologie zu fördern. Die Studien waren nicht darauf ausgelegt, die Entscheidungen der interdisziplinär arbeitenden Akteure zu erhellen. Entsprechend wissen wir wenig darüber, wie diese ihre Forschungsprobleme formulierten und die für ihre Vorhaben benötigten Ressourcen und Expertisen erschlossen. Um diese Prozesse besser zu verstehen, werden hier exemplarisch vier disziplinenübergreifende Forschungsprojekte beleuchtet. Dabei werden die Fähigkeiten und Ressourcen der involvierten Forscher\*innen herausgearbeitet sowie ihre inhaltlichen Ziele in Bezug gesetzt zu ihren normativen Vorstellungen davon, wie diese Ziele zu erreichen sind (mehr dazu in Abschnitt 1.3). Damit erhalten wir Einblicke in die noch wenig verstandenen Vorgänge der Forschungsplanung und der Genese interdisziplinärer Forschungsprojekte.

---

<sup>34</sup> Beutner (1920), S. 155 dachte dabei in erster Linie an die „organischen Physiker“ Carl Ludwig, Hermann von Helmholtz, Ernst von Brücke und Emil du Bois-Reymond. Diese hatten um 1850 daran gearbeitet, die Physiologie auf eine chemische und physikalische Basis zu stellen, vgl. dazu Leiber (2000). Mit diesen Forschern begann laut Rothschuh (1953), S. 93 die konsequente Anwendung physikalischer und chemischer Methoden auf [tier-]physiologische Probleme. Die erhofften Erfolge blieben laut Coleman (1977), S. 118–119 und Craneffeld (1957), S. 420 aber aus. Beutner selbst hatte vor 1914 mehrere Jahre in Loebs Institut in New York gearbeitet, um von dem „berühmten Biologen“ zu lernen, vgl. Beutner (1920), S. ix und Stoltzenberg (2004), S. 65.

<sup>35</sup> Gortner (1929), S. xi: „The greatest advance in the biological sciences can take place only when the chemists are fully aware of certain of the biological problems and the biological point of view, and only when the biologists appreciate the assistance which chemical knowledge and chemical technic can offer to the solution of the major problems.“

<sup>36</sup> Siehe Kohler (1982), S. 354.

### 1.1.2 Eine noch wenig verstandene Arbeitsweise

In der Zwischenkriegszeit nahmen Universitätsleitungen, Wissenschaftsmanager und Philanthropen das fächerübergreifende Arbeiten zunehmend als besonders fruchtbare und herausfordernde Form der Grundlagenforschung wahr.<sup>37</sup> An dieser Wahrnehmung hat sich seither wenig geändert. Die Zusammenführung verschiedener Disziplinen gilt als reizvoll und schwierig zugleich. In einem 1999 publizierten Sammelband der Europäischen Gemeinschaft zur Wissenschaftsorganisation heißt es: „[Interdisciplinarity] is an unalloyed virtue, as widely applauded as apple pie and motherhood. No effort is spared in officially fostering it. Yet it seems extraordinarily difficult to achieve.“<sup>38</sup> Mittlerweile gibt es fast flächendeckend Programme zur Förderung von interdisziplinärer Forschung, weil angenommen wird, dass es der Expertise verschiedener Fächer bedarf, um komplexe Probleme zu lösen.<sup>39</sup> Zudem besteht die Hoffnung, dass aus der Verbindung unterschiedlicher Fächer wertvolle neue Ideen und Entdeckungen hervorgehen.<sup>40</sup> Dass interdisziplinäres Forschen besonders ergiebig ist, wurde unter anderem mit Verweis auf die Wissenschaftsgeschichte behauptet.<sup>41</sup>

Für diese mit dem interdisziplinären Arbeiten verbundene Hoffnung auf wissenschaftlichen Erfolg interessiert sich die Wissenschaftsphilosophie. Hier würde man gerne besser verstehen, wie zuweilen allen Schwierigkeiten zum Trotz interdisziplinäre Forschungsprojekte zustande kommen.<sup>42</sup> Dazu brauche es vor allem Analysen der interdisziplinären Forschungspraxis,<sup>43</sup> und die vier Fallanalysen, die den Kern der vorliegenden Arbeit bilden, bieten genau das: empirische Studien disziplinenübergreifender Forschungsaktivität. In allen vier Projekten mobilisierten Forscher\*innen Ressourcen der physikalischen und der biologischen Wissenschaften, um biochemische oder biophysikalische Vorgänge aufzuklären (Abb. 1.1).

<sup>37</sup> Frank (1988), S. 91 zufolge strotzen die Dokumente des National Research Councils aus den 1920er- und 1930er-Jahren vor Begriffen wie „borderlands“, „borderline research“, „overlapping projects“ oder „interrelated research“. Zur Förderung kooperativer Forschung in den „borderland sciences“ durch den NRC siehe Bugos (1989). Auch die ersten interdisziplinären Ausbildungsprogramme entstanden laut Newell (2010), S. 361 in den 1930er-Jahren.

<sup>38</sup> Ziman (1999), S. 71.

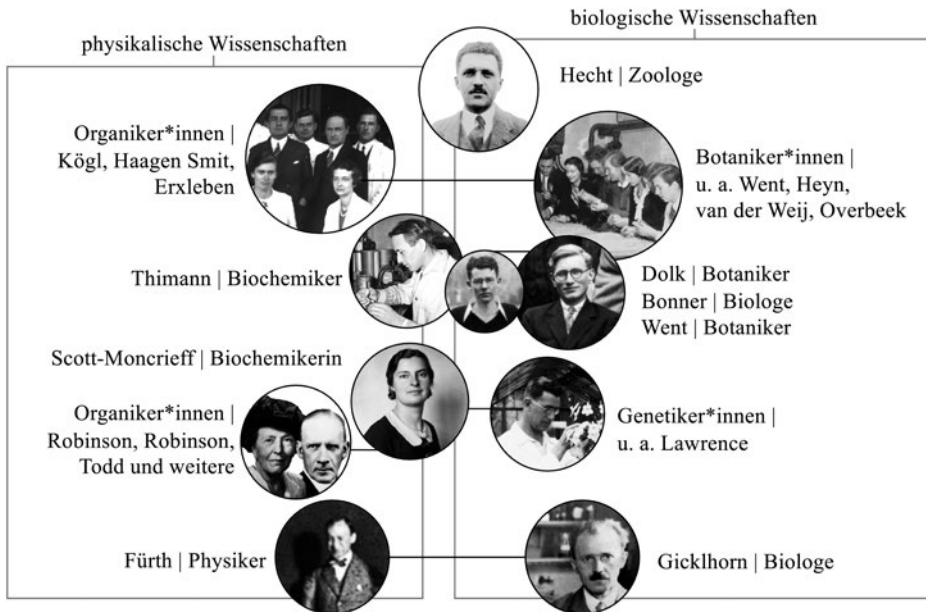
<sup>39</sup> Mennes (2020), S. 18.

<sup>40</sup> Graff (2015), S. 4. Diese Begründung findet man etwa beim European Research Council: <https://erc.europa.eu/sites/default/files/document/file/ERC-Grant%20Schemes.pdf>.

<sup>41</sup> Sretenova (1997), S. 382 etwa schreibt: „[T]he entire history of science unambiguously bespeaks the fact that progress in science is realized mainly in the border-line region, where two theoretical branches or two parts of one and the same subject meet.“

<sup>42</sup> Siehe Brigandt (2013), S. 462 und Boon/van Baalen (2019), S. 1: „[T]he epistemological processes that lead to effective interdisciplinary research are poorly understood.“

<sup>43</sup> Mäki/MacLeod (2016), S. 324: „[T]he philosophical study of interdisciplinarity must be a study of interdisciplinary processes *in action*.“ Hervorhebung im Original.



**Abb. 1.1** Protagonist\*innen der vier Fallstudien, verortet nach Fachbereich, in dem sie promoviert wurden. Die Verbindungslinien zeigen Kooperationsbeziehungen an. Eigene Darstellung.

### 1.1.3 Mechanismen: Reduktion und die Notwendigkeit vieler Methoden

Im Zuge der Fallanalysen soll geklärt werden, ob sich die vier Forschungsprojekte als „Suche nach Mechanismen“ verstehen lassen, wie sie in der jüngeren Philosophie der Biologie charakterisiert wurde. Dieser philosophische Ansatz ist für die Fragestellung in zweifacher Hinsicht interessant: Erstens bietet er eine Interpretation dafür an, was Forscher wie Warburg mit dem „Zurückführen“ oder „Reduzieren“ biologischer Vorgänge auf physico-chemische Vorgänge gemeint haben könnten, nämlich das Auffinden des für das biologische Phänomen verantwortlichen Mechanismus.<sup>44</sup> Zweitens liefert der Ansatz eine abstrakte Erklärung dafür, warum und wie im Zuge der Erforschung biologischer Phänomene die konzeptionellen und materiellen Ressourcen verschiedener Fächer mobilisiert werden müssen: Diese Ressourcen werden benötigt, um ein Mechanismus-Schema zu erstellen, das den für das Phänomen verantwort-

<sup>44</sup> Diese Interpretation stützt sich auf den Vorschlag des Wissenschaftsphilosophen William Wimsatt (1976), S. 671, der meint, „[a]t least in biology, most scientists see their work as explaining types of phenomena by discovering mechanisms, rather than explaining theories by deriving them from or reducing them to other theories, and this is seen by them as reduction, or as integrally tied to it.“ Die erste philosophische Analyse mechanistischer Erklärungen in der Biologie stammt laut Wimsatt (2018), S. xv von Kauffman (1971), S. 257: „Typical explanations in biology exhibit the manner in which parts and processes articulate together to cause the system to do some particular thing.“

lichen Zielmechanismus möglichst adäquat beschreibt.<sup>45</sup> Mit dem Formulieren eines hinreichend korrekten, vollständigen und tiefgründigen Mechanismus-Schemas für ein biologisches Phänomen werde dieses Phänomen erklärt.

Mechanismen im Sinne des *New Mechanism* sind relational definiert, sie sind Mechanismen von *Phänomenen*.<sup>46</sup> Sie umfassen materielle Objekte („entities“, „parts“ oder „component parts“) und das, was diese Entitäten tun („activities“, „interactions“ oder „operations“). Beispiele für Entitäten sind Organismen, Organe, Hormone, Gene oder Elektronen. Beispiele für Aktivitäten sind Zersetzen, Binden, oder Formieren. Eine Minimaldefinition des Konzepts lautet: „A mechanism for a phenomenon consists of entities (or parts) whose activities and interactions are organized so as to be responsible for the phenomenon.“<sup>47</sup> In der mechanistischen Forschung gehe es darum, die für ein Phänomen verantwortlichen Entitäten und Aktivitäten sowie deren räumliche und zeitliche Organisation zu bestimmen. Ziel sei es, beschreiben zu können, wie die Komponenten des Mechanismus zusammenwirken, sodass das zu erklärende Phänomen zustande kommt.<sup>48</sup>

Ob sich die biophysikalische und biochemische Forschung der Zwischenkriegszeit tatsächlich als mechanistische Forschung in dem oben beschriebenen Sinne auffassen lässt, ist eine offene Frage.<sup>49</sup> Wissenschaftshistoriker\*innen setzten sich bisher kaum mit den Thesen des *New Mechanism* auseinander.<sup>50</sup> Zu eruieren, inwiefern die philosophischen Thesen helfen, das Handeln historischer Akteure besser zu verstehen, drängt sich aber in mehrfacher Hinsicht auf: Erstens wurde in der wissenschaftshistorischen Literatur wiederholt darauf hingewiesen, dass mechanistische Erklärungen in der Zwischenkriegszeit an Bedeutung gewannen – allerdings ohne näher zu klären, was damit gemeint ist.<sup>51</sup> Zweitens bieten Annahmen des *New Mechanism* eine Erklärungsgrundlage für das wissenschaftliche und philanthropische Interesse, das der physico-chemischen Biologie im frühen 20. Jahrhundert entgegengebracht wurde. In der Wissenschaftsphilosophie wiederum wird dem *New Mechanism* das Verdienst zugeschrieben, die biologische Forschungspraxis adäquat zu beschreiben.<sup>52</sup> Eine diesem Urteil entsprechend breite empirische Stütze fehlt jedoch noch.

45 Craver/Darden (2013), S. 162–163: „The integration of biology is forged by building mechanism schemas that span many different levels, bridge across many different time scales, and that satisfy evidential constraints from many areas of biology (chemistry and physics too).“

46 Garson (2018), S. 104: „[M]echanisms are identified, and individuated, by the phenomena they produce.“

47 Glennan/Illari (2018), S. 2. Für einen Überblick über die Mechanismus-Charakterisierungen von Machamer/Darden/Craver (2000), Bechtel (2006, 2008) und Glennan (1996), siehe Kaiser (2018), S. 116.

48 Bechtel (2016), S. 705–706 sowie Craver/Darden (2013), S. 65.

49 Bechtel (2006), S. 2 zufolge wurde und wird in vielen Fächern mechanistisch geforscht, vor allem aber in den funktionellen Bereichen der Biologie – der Zellbiologie, Molekularbiologie, Physiologie, Pathologie, Entwicklungsbiologie, Neurobiologie – sowie in der Biophysik und Biochemie.

50 Zu den Ausnahmen gehören Scholl/Nickelsen (2015), Nickelsen (2015) und Matlin (2022).

51 Siehe etwa Kevles/Geison (1995), S. 102 oder Fox Keller (1990), S. 406–407.

52 So etwa Serban/Holm (2020), S. 689: „The success of the mechanistic outlook in philosophy of biology is in no small part due to its capacity to describe and analyse the discovery and reasoning strategies com-

## 1.2 Gründe für die Verbreitung der biophysikalischen und biochemischen Forschung in der Zwischenkriegszeit

Eine ganze Reihe wissenschaftshistorischer Arbeiten beschäftigte sich mit der Beziehung der biologischen und physikalischen Wissenschaften in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Die darin angebotenen Erklärungen für die Annäherung der beiden Wissenschaftsbereiche reichen von den sich aus dem Ersten Weltkrieg ergebenden wirtschafts- und sozialpolitischen Bedürfnissen bis zum Wunsch der Biolog\*innen, ihr Fach als exakte Wissenschaft zu profilieren. Auf den nächsten Seiten stelle ich diese Ansätze vor. Außerdem zeige ich, dass die Annahme, dass nach Mechanismen gesucht wurde, eine potenzielle gemeinsame Erklärung für verschiedene in der Literatur beschriebene Merkmale der physico-chemischen Biologie der Zwischenkriegszeit bietet.

### 1.2.1 Kontrolle und die soziale Relevanz der Biologie

Den Aufstieg der Biochemie in den 1920er-Jahren erklärte die Wissenschaftshistorikerin Pnina Abir-Am mit Verweis auf die spezifische wirtschaftliche und politische Situation.<sup>53</sup> Dank den im Ersten Weltkrieg erbrachten patriotischen Dienstleistungen habe sich das Fach zum Favoriten von Studierenden, Philanthropen und Politikern entwickelt.<sup>54</sup> Eine entsprechende Rhetorik finden wir etwa bei dem bereits erwähnten Chemiker Haber. In einer Rede von 1921 argumentiert er, die Chemie sei von übertragender Bedeutung für die Wirtschaft. Die Entwicklungen vor dem Krieg hätten diesen Zustand begründet, „die Wirkung des Krieges ihn gefördert, ja überstürzt“.<sup>55</sup> In Zukunft dürfe sich die Chemie nun nicht einseitig um die unbelebte Welt kümmern.

---

monly used in the life sciences.“ Machamer/Darden/Craver (2000), S. 23–24 behaupten: „Thinking about mechanisms offers an interesting and good way to look at the history of science. Thinking about mechanisms provides a descriptively adequate way of talking about science and scientific discovery.“

<sup>53</sup> Abir-Am (1997), S. 517: „The rise of biochemistry in the interwar period, [...] was both an outcome of chemistry’s rise to the status of a strategic science in World War I, and of post-World War I (temporary) stabilization.“

<sup>54</sup> Abir-Am (1997), S. 498. Zu diesen Leistungen zählte die Vermeidung von Mangelernährung oder Bereitstellung von Rohstoffen, z. B. Azeton für die Sprengstoffproduktion. Mit Blick auf das Vereinigte Königreich schreibt Smith (2003), S. 210–211: „Even before 1914, natural scientists had established connections with government and had considerable experience in putting their claims for support and their achievements before the public. The Great War gave them unprecedented opportunity to reinforce their standing.“ Der Status der Naturwissenschaften habe sich durch den Krieg verändert, meinte auch George E. Hale (1920b), S. 393. Gleichzeitig wies er, der dem National Research Council seit 1916 vorstand, auf die Verluste hin, die die Wissenschaft durch den Krieg erlitten hatte: „Able investigators have been killed or incapacitated, and with them a host of men who might have taken high places in research. Sources of revenue have been cut off, and the heavy financial burdens permanently imposed upon individuals, institutions and governments must tend to reduce the funds available for the advancement of science.“

<sup>55</sup> Haber (1924), S. 42.

Wichtiger für das Wohl der Menschheit sei die chemische Erforschung biologischer Prozesse. Der „glücklichere Zustand der Menschen“ sei „letzten Endes nur erreichbar durch eine Ausdehnung unserer Herrschaft über die belebte Natur, durch eine Vervollkommnung unserer Einsicht auf dem Felde der Biologie“.<sup>56</sup>

Haber zufolge war das Verstehen biologischer Vorgänge die Voraussetzung dafür, dringende wirtschaftliche, medizinische und soziale Herausforderungen bewältigen zu können. Diese Annahme legitimierte neben Investitionen in das Fach Biochemie die Förderung der experimentellen Lebenswissenschaften generell.<sup>57</sup> De Rothschild behauptete wie auch die Kuratoren der Rockefeller Foundation, mit der Förderung der Biologie die Menschheit voranbringen zu wollen.<sup>58</sup> Die Rockefeller Foundation entwickelte sich in den 1930er-Jahren zum größten Geldgeber biologischer Forschung in den Vereinigten Staaten und unterstützte darüber hinaus auch zahlreiche europäische Forscher\*innen.<sup>59</sup> Die Förderstrategie der Stiftung mag das Interesse von Chemiker\*innen und Physiker\*innen an der Biologie verstärkt haben. Dem Wissenschaftshistoriker Robert Kohler zufolge konnten Physiker\*innen im Verbund mit Biolog\*innen dank Rockefellergeldern Instrumente erwerben, die sie sich sonst nicht hätten leisten können. Kooperationen mit Biolog\*innen seien für Physiker\*innen vor allem deshalb reizvoll gewesen, weil sich auf diesem Weg Mittel für teure Instrumente akquirieren ließen.<sup>60</sup>

Die biologische Forschung wiederum war nach allgemeiner Diagnose auf die physikalischen Fächer angewiesen. Sie lasse sich am effektivsten dadurch fördern, dass man ihr die Ressourcen der Physik und Chemie zur Verfügung stellt, meinte de Roth-

<sup>56</sup> Haber (1924), S. 48.

<sup>57</sup> Kevles/Geison (1995), S. 99.

<sup>58</sup> Das 1933 verabschiedete, auf die experimentelle Biologie ausgerichtete Rockefeller-Programm für die Naturwissenschaften zielte auf die Genese von „knowledge which is basic for the improvement of the physical, mental and emotional status of man“. Weavers Dossier „The Program in Vital Processes“, 24. Oktober 1934, S. 2, Weaver Papers, Serie 3: Rockefeller Foundation, Box 13, Ordner 169 „Natural Sciences Program Statements and Reports, 1933–1936“, RAC North Tarrytown. In einem zweiten, dahinter eingeordneten Entwurf schrieb Weaver, S. 1–2: Inzwischen seien viele Physiker und Chemiker überzeugt, dass die Hoffnung für die Zukunft der Menschheit auf neuen Entwicklungen in den Fächern Biologie und Psychologie beruht. Zur sozialen Vision der Rockefeller Foundation siehe Kay (1993), Kapitel 1 und Kohler (1991); sowie Abir-Am (2002) zur Entstehung und Umsetzung von Weavers Programm zu „vital processes“. Zu dem von de Rothschild finanzierten Institut siehe Morange (2007), S. 109. Übrigens war laut Ivanitskii (2019), S. 714–715 auch die Gründung des ersten biophysikalischen Instituts der Sowjetunion durch ein medizinisches Anliegen motiviert. Nach dem Attentat auf Lenin am 30. August 1918 wurde dieser einer Röntgenuntersuchung unterzogen. Das benutzte Gerät produzierte qualitativ minderwertige Bilder, worauf die Entwicklung besserer Röntgeninstrumente zur Staatssache erklärt wurde.

<sup>59</sup> Fox Keller (1990), S. 395 und Kohler (1978b). Aaserud (1990), S. 2 beschreibt die Zwischenkriegszeit als Blütezeit der organisierten privaten philanthropischen Wissenschaftsförderung. Die biologische Forschung am Caltech etwa wurde vor dem Zweiten Weltkrieg nicht staatlich gefördert, so Bonner (1980), S. 20: „we ran completely on endowments and gifts and money supplied by the Rockefeller Foundation“.

<sup>60</sup> Kohler (1991), S. 305. Auf S. 390 räumt Kohler ein, dass es daneben auch Kooperationen unter anderen Vorzeichen gab.

schild.<sup>61</sup> Haber formulierte es drastischer: Die Biologie sei „nicht imstande, die Aufgaben unserer Zeit und insbesondere unseres Landes auf ihre Schultern zu nehmen.“<sup>62</sup> Im Vergleich zu den physikalischen Fächern galten die Biowissenschaften als unterentwickelt. Dieses Narrativ bediente Warren Weaver, der Architekt des Rockefeller-Programms für physico-chemische Biologie:

[O]ur understanding and control of inanimate forces has outrun our understanding and control of animate forces. This, in turn, points to the desirability of an increased emphasis, within science, on biology and psychology, and on the special development in mathematics, physics, and chemistry which are themselves fundamental to biology.<sup>63</sup>

Das erklärte Ziel Habers, Weavers und vieler ihrer Zeitgenossen war die Kontrolle, Steuerung und Verbesserung biologischer Vorgänge. Genau dies ist laut Craver und Darden ein typisches Ziel mechanistischer Forschung. Das Interesse für Mechanismen sei alles andere als zufällig. Kenne man den für ein Phänomen verantwortlichen Mechanismus, könne man dieses gezielt hervorrufen, verhindern oder verändern:

Biological mechanisms [...] are of interest because we want to bring them under our control: for production (as in agriculture and farming), for healing (for the purposes of medicine and pharmacology), and for environmental management and protection (in ecology).<sup>64</sup>

Das Anliegen, biologische Vorgänge zu kontrollieren und vorherzusagen, betont auch der Wissenschaftshistoriker Garland Allen in seiner Analyse der Biologie des frühen 20. Jahrhunderts. Allen verbindet dieses Anliegen mit der philosophischen Position des mechanistischen Materialismus. Auf dieselben Industrien wie Craver und Darden verweisend argumentiert er, der mechanistische Materialismus habe den Bedürfnissen des industriellen Kapitalismus des späten 19. Jahrhunderts entsprochen und sich deshalb durchsetzen können.<sup>65</sup>

61 Laut Khouvine (1930), S. 1051 hatte de Rothschild dies von seinem Freund, dem Physiologen Claude Bernard gelernt.

62 Haber (1924), S. 50. Die Führung müsse vorerst die Chemie übernehmen, so Habers Verdikt. Dass der Biologie die Lösung der drängenden sozialen Probleme nicht zugetraut wurde, behauptet auch Morange (2007), S. 108.

63 Weaver, „Benefits from science. Science and foundation program. The proposed program“, 27. Januar 1933, S. 9, Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

64 Craver/Darden (2013), S. 6: „Biologists look for mechanisms because they serve the three central aims of science: prediction, explanation, and control.“

65 Allen (2002), S. 71: „[I]ndustrial capitalism fostered a new brand of mechanistic materialism in [...] the life sciences, especially as they related to food production, agriculture, animal husbandry, mariculture, and, by the end of the century, biochemical production (from lab equipment of an ever-increasing number of pharmaceuticals).“



### 1.2.2 Mechanismus als Weltbild vs. Form der Erklärung

Allen zufolge war der mechanistische Materialismus ein Weltbild und weniger eine Form der Erklärung, wie sie im Zentrum des *New Mechanism* steht.<sup>66</sup> In der Biologie habe sich dieses Weltbild im frühen 20. Jahrhundert durchgesetzt.<sup>67</sup> Tatsächlich behauptete Needham 1925, die überwiegende Mehrheit der aktiven Biolog\*innen seien Mechanisten.<sup>68</sup> Mechanistische Vorstellungen habe es seit frühester Zeit gegeben. Sie seien aber lange lediglich Mutmaßungen über die Natur biologischer Systeme gewesen. Seit dem 16. Jahrhundert aber könne man die mechanistische Theorie der Biologie mit experimenteller Evidenz stützen.<sup>69</sup> In neuerer Zeit seien überzeugende mechanistische Erklärungen vorgelegt worden,

the work of Loeb on animal tropisms, which has provided us with a mechanistic theory of the actions of the lower organisms, the researches of Barcroft and Henderson, which have shown the intricate physico-chemical mechanisms in the blood [...], and the work of Lillie on fertilisation, all point in the same direction; all implicitly disprove the contentions of the vitalists.<sup>70</sup>

Eine der Physik und Chemie unbekannte, nicht an materielle Entitäten gebundene „Lebenskraft“ brauche es nicht, um biologische Phänomene zu erklären.<sup>71</sup> Dass sich Naturphänomene durch eine begrenzte Anzahl nicht-okkultur, nicht-vitaler, nicht-emergenter Aktivitäten erklären lassen, ist die grundlegende metaphysische Annahme der mechanischen Philosophie.<sup>72</sup>

Needham führte Loeb als Formulierer mechanistischer Erklärungen für biologische Phänomene auf. Allen konzentriert sich ebenfalls auf Loeb, als er 2005 und 2018 die Thesen der *New Mechanists* mit Blick auf die Biologiegeschichte diskutiert. Seiner Darstellung nach zielte Loeb nicht auf mechanistische Erklärungen im Sinne des *New Mechanism*. Loeb habe biologische Phänomene weniger *erklären*, sondern vielmehr

---

<sup>66</sup> Allen (2005), S. 263. Unter Materialismus versteht Allen (2018), S. 60 die Ansicht, dass alle Phänomene von den Wechselwirkungen materieller Teilchen abhängen. Zum Bedeutungswandel des Begriffs „Mechanismus“ von der Antike bis zum 17. Jahrhundert siehe Dijksterhuis (1961) und Boas (1952).

<sup>67</sup> Allen (1983), S. 829. Auch Nicholson (2012), S. 156 meint: „[T]he mechanistic conception of life became widely accepted as an elementary presupposition of biological research in the early decades of the twentieth century.“

<sup>68</sup> Needham (1925), S. 235.

<sup>69</sup> Needham (1925), S. 224. Needham dachte etwa an Friedrich Wöhlers Harnstoff-Synthese von 1828. Jedoch gab es auch gegenteilige Einschätzungen. So meinte etwa der schottische Physiologe John Scott Haldane (1916), S. 621: „[T]he mechanistic theory has not been a success in the past, and shows no sign of being a success in the future.“

<sup>70</sup> Needham (1925), S. 234.

<sup>71</sup> Needham (1925), S. 256.

<sup>72</sup> Craver/Darden (2013), S. 4 und Allen (2018), 61.

kontrollieren wollen.<sup>73</sup> Außerdem habe er zeigen wollen, dass biologische Vorgänge den Gesetzen der Physik und Chemie gehorchen.<sup>74</sup> An diesem letzten Punkt besteht kein Zweifel. In einem Brief von 1922 hatte Loeb den mechanistischen Ansatz mit der Berücksichtigung physikochemischer Gesetze in der Biologie gleichgesetzt:

The difference between the mechanistic viewpoint as I conceive it and that of the anti-mechanistic viewpoint lies in this: I try to reduce, wherever possible, life phenomena to the laws of physical chemistry, such as the Bunsen-Roscoe law in the case of heliotropism or the law of mass action in the case of regeneration, and so on. The non-mechanistic attitude has consisted chiefly in the non-application of these laws.<sup>75</sup>

Allen interpretiert Loeb's Einsatz für die mechanistische Position in erster Linie als disziplinenpolitisches Manöver. Loeb habe die Biologie professionalisieren wollen.<sup>76</sup> Tatsächlich hatte Loeb 1916 geschrieben: „Biology will be scientific only to the extent that it succeeds in reducing life phenomena to quantitative laws.“<sup>77</sup> Die Wissenschaftlichkeit des Fachs zu betonen, war ihm definitiv ein Anliegen. Das schließt aber nicht aus, dass Loeb gleichzeitig an der Formulierung mechanistischer Erklärungen interessiert war, zumal seine Publikationen Ausführungen zu Entitäten und deren Aktivitäten enthalten. Um etwa zu erklären, wie Spermien die Ei-Entwicklung in Gang setzen, beschrieb Loeb zwei vom Spermium mitgeführte Substanzen und deren Wirkung auf die Eizelle.<sup>78</sup> Mit der Beschreibung dessen, wie diese chemischen Stoffe auf Bestandteile der Eizelle wirken, hielt er die Aktivierung der Eizelle für erklärt.<sup>79</sup>

Die für den *New Mechanism* zentrale Idee von Mechanismen als *Phänomene produzierende Systeme* scheint Wissenschaftler\*innen der Zwischenkriegszeit keineswegs fremd gewesen zu sein. So ist in einem Fachartikel die Rede von „mechanisms by

73 Allen (2005), S. 273.

74 Allen (2018), S. 66.

75 Loeb an Palmer, 2. Dezember 1922, Loeb Papers, Box 13, Ordner „Correspondence PA“, LOC Washington. Die Gegner des mechanistischen Standpunktes seien in der Regel nicht in Physikalischer Chemie ausgebildet oder „biased and hence inclined to interpret our temporary ignorance of the physico-chemical laws as being permanent, which, of course, does not seem very judicious to me“, erklärte Loeb weiter. Bayliss (1919), S. 7 war derselben Ansicht: „As physiologists, our task is to refer, as far as we can, all phenomena of life to the laws of physics and chemistry.“

76 Allen (2018), S. 66: „Loeb's commitment to Mechanism was part of a larger program he shared with many colleagues to make biology a hard science, and thus to professionalize it as an equal to the physical sciences.“

77 Loeb (1916), S. 11.

78 Loeb (1912), S. 13: „[The spermatozoon] carries first a substance into the egg which destroys the cortical layer of the egg in the same way as does butyric acid; and secondly a substance which corresponds in its effect to the influence of the hypertonic solution in the sea-urchin egg after the membrane formation.“

79 Loeb (1912), S. 14: „[T]he process of the activation of the egg by the spermatozoon, which twelve years ago was shrouded in complete darkness, is today practically completely reduced to a physico-chemical explanation.“

which any such cellular response is produced or rendered specific“.<sup>80</sup> Diesen Artikel zitierte Weaver im Zuge seines Versuchs, das Fach Allgemeine Physiologie zu definieren: „[General physiology] is concerned [...] with an attempt, drawing heavily upon the experimental procedures of chemistry and physics, to analyze the detailed mechanisms upon which depend the functioning of the various organs and physiological systems of the body.“<sup>81</sup> Und der Präsident der Rothschild Foundation erklärte 1927, Ziel des Institut de Biologie Physico-Chimique sei es, die physikalisch-chemischen Mechanismen der Lebensphänomene zu erforschen.<sup>82</sup> Es ist deshalb durchaus denkbar, dass Forscher\*innen der Zwischenkriegszeit nach Mechanismen im Sinne des *New Mechanism* suchten.<sup>83</sup> Dieser Befund ist für die vorliegende Studie deshalb relevant, weil sich aus der Annahme, dass Akteure auf die Entdeckung von Mechanismen zielten, Thesen zu ihrem Vorgehen ableiten lassen, beispielsweise dass sie experimentierten.<sup>84</sup>

### 1.2.3 Neue Biologie: Experimente und Prestige

Zur experimentellen Arbeitsweise seien inzwischen praktisch alle amerikanischen Zoolog\*innen „konvertiert“, schrieb Loeb 1915.<sup>85</sup> Im selben Jahr erklärte Edmund B. Wilson, Biolog\*innen hätten die Unzulänglichkeit ihrer traditionellen Methoden – der Beobachtung und des Vergleichs – erkannt:

[T]hey turned more and more to the method by which all the great conquests of physico-chemical science had been achieved, that which undertakes the analysis of phenomena by deliberate control of the conditions under which they take place – *the method of experiment*.<sup>86</sup>

<sup>80</sup> Langdon-Brown (1935), S. 39.

<sup>81</sup> Weaver, „Progress Report. Natural Sciences Program in Experimental Biology“, 16. Mai 1936, S. 17, Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

<sup>82</sup> Paul Appell, Ankündigung vor der Académie des Sciences, 2. Mai 1927, nach Chevassus-au-Louis (2010), S. 17.

<sup>83</sup> Allen (2005), S. 264 räumt ein, dass der von 1890 bis 1940 vertretene philosophische Mechanismus wie der *New Mechanism* davon ausgeht, dass sich jeder Prozess anhand seiner Bestandteile und die Aktivitäten, durch die diese zusammenwirken, um ein Ergebnis zu erzielen, beschreiben lässt.

<sup>84</sup> Siehe Craver/Darden (2013), S. 125: „[C]ontrolled experimentation is an important method for testing hypothesized mechanism schemas.“

<sup>85</sup> Loeb an Morse, 8. April 1915, Loeb Papers, Box 10, Ordner „Correspondence Morse, Max“, LOC Washington.

<sup>86</sup> Wilson (1915), S. 3–4. Maienschein (1986), S. 190 bestätigt dieses Narrativ: „Nearly all biologists accepted by 1900 that some forms of manipulative work could be useful for some types of study.“ Sie betont weiter, dass die Praxis des Experimentierens jene des Beobachtens keineswegs ablöste.

Die Übernahme der experimentellen Methode ließe sich als Indiz für die Verbreitung mechanistischer Forschung interpretieren. Allen hingegen deutet diese Übernahme als Ausdruck eines größeren kulturellen Wandels innerhalb der biologischen Wissenschaften. Die nach 1865 geborenen Biolog\*innen hätten sich von dem deskriptiven Stil und den spekulativen Theorien ihrer Vorgänger distanziert und sich stattdessen an der Arbeitsweise der Physik und der Chemie orientiert.<sup>87</sup> Umfassende Theorien zur Phylogenese und Evolution von Autoren wie Ernst Haeckel oder August Weismann habe Loeb's Generation als spekulativ und nicht überprüfbar zurückgewiesen.<sup>88</sup> Auch 1920 noch grenzte sich Loeb demonstrativ von der spekulativen, nicht-experimentellen Biologie ab, als er erklärte:

Thirty years ago biology was still largely devoted to speculation on phylogeny and its relation to ontogeny. It was impossible to test these speculations experimentally and their fate has been oblivion. This era of speculation was followed by the introduction of experimental methods in biology.<sup>89</sup>

Anhand experimenteller Daten lassen sich Hypothesen testen, betonte Loeb. Das war laut Allen aber nicht der einzige Grund für die Übernahme der Methode des Experiments. Indem sie wie Vertreter\*innen der Physik und Chemie arbeiteten, hätten Biolog\*innen die Wissenschaftlichkeit ihres Fachs unterstreichen und sich von der „überholten“, nicht experimentell arbeitenden Morphologie distanzieren können.<sup>90</sup> Mit dem Vorgehen der physikalischen Wissenschaften hofften sie, auch deren Anspruch auf Prestige zu übernehmen.<sup>91</sup> Diese „revolt from morphology“ war laut Allen um 1920 vollendet.<sup>92</sup> Also hielt er weder die Experimentalisierung der Biologie noch die Verbreitung des mechanistischen Weltbilds für spezifische Erscheinungen der Zwischenkriegszeit. Charakteristisch für die zwei Dekaden sei aber, wie die Wissenschaftshistorikerin Lily Kay behauptet, eine – besonders in den USA ausgeprägte – Kultur der Kooperation.

<sup>87</sup> Allen (1978a), S. xxiii.

<sup>88</sup> Allen (2002), S. 48–49.

<sup>89</sup> Loeb's „Introductory remarks“ anlässlich eines Symposiums zur General Physiology vom 30. Dezember 1920, an dem auch Hecht teilnahm. Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence American Society of Naturalists“, LOC Washington.

<sup>90</sup> Für diese Gegenüberstellung von morphologischer und experimenteller Forschung wurde Allen mehrfach kritisiert, etwa von Maienschein/Rainger/Benson (1981) oder Churchill (1981).

<sup>91</sup> Allen (2005), S. 262–263.

<sup>92</sup> Allen (1978b), S. 113.

### 1.2.4 Kultur der Kooperation

Die Diskussionen der Biolog\*innen beim Treffen der American Association for the Advancement of Science 1918 waren laut dem Pflanzenpathologen Cornelius Lott Shear geprägt von dem Plädoyer für mehr Zusammenarbeit in der Wissenschaft. Zweifellos sei Kooperation entscheidend gewesen, um den Ersten Weltkrieg zu gewinnen. Auch in anderen Lebensbereichen habe sie sich als effizientes Mittel der Problemlösung erwiesen. Forscher\*innen sollten deshalb prüfen, ob sich dieser Arbeitsmodus auch zur Lösung wissenschaftlicher Probleme eignet.<sup>93</sup> Shear war überzeugt:

[I]t is only by organized cooperative effort that many of the great scientific problems now presenting themselves for solution can be successfully attacked. No single human mind can encompass all the knowledge necessary to solve many of the complex problems, which involve a profound knowledge of various branches of science.<sup>94</sup>

Die Idee des disziplinenübergreifenden kooperativen Forschens fand auch außerhalb der USA Anklang. So wünschte sich der britische Biologe William Bate Hardy, Mathematiker\*innen und Physiker\*innen würden sich mehr mit Biolog\*innen austauschen.<sup>95</sup> Der in Prag arbeitende Gicklhorn plädierte ebenfalls nachdrücklich für die persönliche Zusammenarbeit von Expert\*innen aus der Physik und Biologie.<sup>96</sup> Und das Pariser Institut de Biologie Physico-Chimique wurde eingerichtet, um Forscher\*innen aus den Fächern Biologie, Chemie und Physik zusammenzubringen, damit sie gemeinsam Probleme anpackten, die sie alleine nicht lösen könnten.<sup>97</sup>

Auch einflussreiche Geldgeber wie der NRC oder die Rockefeller Foundation hielten Kooperation für die aussichtsreichste Form interdisziplinärer Forschung. Weaver suchte nach „worthwhile opportunities to assist in the active collaboration between biologists, on the one hand, and chemists, physicists, or mathematicians, on the other“.<sup>98</sup> Zwar war er wie Shear überzeugt, dass sich Forschungsk Kooperationen nicht erzwingen ließen. Programme wie das der Rockefeller Foundation könnten jedoch die Rahmenbedingungen des interdisziplinären Arbeitens verbessern. Forschung, die sich der traditionellen Organisation der meisten Institutionen entziehe, sei in besonderem Maße auf externe Unterstützung angewiesen.<sup>99</sup>

<sup>93</sup> Shear (1919), S. 342–343. Diese Einschätzung teilte Hale (1920a), S. 150: „[T]he spirit of cooperation that played so large a part during the war must be applied to the lasting advantage of science and research.“

<sup>94</sup> Shear (1919), S. 343.

<sup>95</sup> Hardy (1930), S. 865.

<sup>96</sup> Gicklhorn (1927), S. 95.

<sup>97</sup> Khouvine (1930), S. 1051.

<sup>98</sup> Weaver, „Program and Administration“, 1. Oktober 1937, S. 7, Rockefeller Foundation records, Administration, Program and policy, Gruppe 3, Serie 915, Box 1, Ordner 8, RAC North Tarrytown.

<sup>99</sup> Ebd. Weaver schrieb außerdem: „[C]ooperation is a tender plant which will stand no forcing – but it deserves all the light, air, and nutriment that it can spontaneously absorb.“ Shear (1919), S. 344 seinerseits

Den Trend des Kooperierens stellen Wissenschaftshistoriker\*innen in einen größeren Kontext. Die Universitäten des Upper Midwest hätten eine Tradition der transdisziplinären, programmatischen Forschung gepflegt. Daran habe Weavers Vision von Biolog\*innen, Chemiker\*innen und Physiker\*innen angeknüpft, die in gemeinsamer Arbeit die Grenzen dessen sprengten, was innerhalb einzelner Disziplinen möglich ist.<sup>100</sup> Das Ideal der Kooperation habe in den USA nach dem Ersten Weltkrieg Unternehmensstrukturen generell geprägt, in der Wissenschaft wie auch in der Industrie und Wirtschaft.<sup>101</sup> Und im Vereinigten Königreich sei der Wert „Integration“ in der Biologie, Soziologie und vom Rest der Gesellschaft hochgehalten worden.<sup>102</sup>

Zusammenfassend zeigt sich: Die wissenschaftshistorische und -philosophische Literatur bietet komplementäre Erklärungen für die Annäherung der physikalischen und biologischen Wissenschaften im frühen 20. Jahrhundert. Historiker\*innen verweisen auf Faktoren wie das politische und ökonomische Interesse an den Produkten biophysikalischer und biochemischer Forschung oder das kulturelle Ideal der Kooperation sowie das disziplinenpolitische Anliegen, die Biologie als experimentelle Wissenschaft zu positionieren. Die Erwartungen der *New Mechanists* hingegen basieren auf Annahmen zu den epistemischen Zielen und methodologischen Normen der Akteure. Die Suche nach Mechanismen sei typischerweise ein disziplinenübergreifendes Unterfangen, bei dem die Ressourcen und Fähigkeiten mehrerer Fächer mobilisiert werden. Um die einem biologischen Phänomen zugrunde liegenden Vorgänge aufzudecken, werde eine Vielzahl unterschiedlicher Instrumente, Konzepte und Verfahren benötigt. Deswegen sei es unwahrscheinlich, dass einzelne Fächer über alle relevanten Kenntnisse, Materialien und Instrumente verfügten.<sup>103</sup>

Dieser wissenschaftsphilosophische Ansatz ist historiografisch hochinteressant: Er bietet eine gemeinsame Erklärung für Entwicklungen, die Historiker\*innen mehr oder weniger unabhängig voneinander beschrieben und zu erklären versucht haben: die zunehmende staatliche und philanthropische Förderung der biologischen Grundlagenforschung mit dem Ziel, biologische Prozesse besser kontrollieren zu können;

---

schrieb: „[S]uccessful cooperation [cannot] be inaugurated and carried on by command or direction of those in authority.“

**100** Kohler (1991), S. 35: „It was, indeed, another of the varied manifestations of the holistic, integrating trend that was a hallmark of science between the wars.“

**101** Kay (1993a), S. 7 zufolge hatte diese Umstrukturierung bereits während des Krieges begonnen.

**102** Smith (2003), S. 212.

**103** Dieser Punkt wird ausführlicher in Kapitel 2.3 entwickelt. Bereits in der Zwischenkriegszeit wurde das Ziel, Mechanismen zu erforschen, verbunden mit der Notwendigkeit der Zusammenarbeit von Physiker\*innen, Chemiker\*innen und Biolog\*innen. So meinte der Präsident der Rothschild Foundation im Anschluss an seine weiter oben zitierte Ankündigung, dass die Mechanismen biologischer Phänomene untersucht werden sollen: „[T]he new institute will bring together physicists, chemists and biologists to study the problems posed by various physiological questions. This cooperation, often desired but to date not organised, will be the essential character of the Institut Edmond de Rothschild.“ Appells Ankündigung vom 2. Mai 1927, zitiert nach Chevassus-au-Louis (2010), S. 17.

die Verbreitung des mechanistischen Weltbildes und der experimentellen und kooperativen Arbeitsweise sowie der mit dem Vorlegen überzeugender mechanistischer Erklärungen einhergehende Prestigegewinn.<sup>104</sup> Die Plausibilität der Annahmen der *New Mechanists* wird durch die Fallanalysen dieses Buches gestützt. Aber auch unabhängig von diesen spezifischen Annahmen ist die detaillierte Analyse historischer Forschungsprojekte das Mittel der Wahl, um die biochemische und biophysikalische Forschung der Zwischenkriegszeit zu studieren. Denn das Zustandekommen und die Umsetzung dieser disziplinenübergreifenden Forschung ist mit den bisher vorgelegten philosophischen und historiografischen Erklärungsansätzen noch nicht hinreichend verstanden.

### 1.3 Verständnislücke Forschungspraxis

Die von Kohler aufgeführten finanziellen Anreize erklären das Zustandekommen interdisziplinärer Forschung nur begrenzt. Förderprogramme wie jenes der Rockefeller Foundation waren kaum ursächlich verantwortlich für die Annäherung der physico-chemischen und biologischen Forschung.<sup>105</sup> Hecht jedenfalls hatte sich über die scheinbare Originalität des 1933 initiierten Rockefeller-Programms amüsiert. Einem Freund schrieb er:

Believe it or not, they've discovered the startlingly original fact that Biology grows in contact with the inorganic sciences, and are therefore planning to encourage a „program“ of research on the borderline of biology. Bright bunch that, even if a trifle slow in maturing.<sup>106</sup>

Hecht hatte sich schon seit 1917 und unabhängig von finanziellen Anreizen bemüht, die einem physiologischen Vorgang zugrunde liegenden physico-chemischen Prozesse zu identifizieren.

Auch die von Kay betonten, für die USA der Zwischenkriegszeit typischen kooperativen Unternehmensstrukturen tragen als Erklärung der Entstehung interdisziplinärer Forschungsprojekte nicht weit. Die Vorteile des Kooperierens wurden bereits vor dem

---

**104** So schreiben etwa Kevles/Geison (1995), S. 102: „Like biochemistry and molecular biology, neurophysiology attained its privileged status partly by demonstrating the fertility of the mechanistic approach to biological problems – specifically, by showing the extent to which extremely complex events in the nervous system could be explained by or ‚reduced to‘ electrical-chemical and other basic physical concepts.“

**105** Eher fiel deren Politik zusammen mit wissenschaftlichen und philosophischen Entwicklungen der 1930er-Jahre, so Abir-Am (1982), S. 344, 368. Aaserud (1990), S. 2 stellt grundsätzlich fest: „Although much has been written about science funding in the interwar period, its effect on actual scientific work has received much less attention.“

**106** Hecht an Crozier, 1. März 1934, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S.“, HUA Cambridge.

Ersten Weltkrieg diskutiert.<sup>107</sup> Vor allem aber wurde auch außerhalb der USA über Disziplinengrenzen hinweg kooperiert. Das illustrieren nicht zuletzt die Fallbeispiele dieser Arbeit: die Kollaboration von Chemiker\*innen und Botaniker\*innen in Utrecht, die Kooperation einer Biochemikerin mit Chemiker\*innen und Genetiker\*innen in Südengland sowie die Prager biologisch-physikalische Arbeitsgemeinschaft. Keines dieser Projekte kam zustande, weil die Akteure sich davon die Akquise externer Gelder versprachen.

Drittens gab es in der Chemie ein traditionelles inhaltliches Interesse an der Biologie, das bislang weder die philosophische noch die historiografische Literatur hinreichend würdigt. So lautete Justus von Liebig in den 1840er-Jahren formuliertes Credo: „[L]et chemist speak directly to physiologist and be confident that both will benefit from the meeting.“<sup>108</sup> Sechzig Jahre später berief sich der deutsche Organiker Emil Fischer auf Liebig und dessen Befürwortung der interdisziplinären Kooperation. Dieses Ideal werde die Forschung wieder stärker prägen, prophezeite Fischer 1907:

[Dass das Verhältnis der organischen Chemie] zur Biologie sich wieder ebenso innig gestalten wird, wie es zu Zeiten von Liebig und Dumas gewesen ist, halte ich für wahrscheinlich und sogar für wünschenswert, denn nur durch gemeinsame Arbeit ist die Aufklärung der großen chemischen Geheimnisse des Lebens möglich.<sup>109</sup>

Tatsächlich meinte Kögl 1930, dass sich Expert\*innen aus der Chemie und Biologie zur Lösung der „schwierigen Zukunftsprobleme [...] zu gemeinsamer Arbeit vereinigen müssen“.<sup>110</sup> Sein (und Bonners, Koepflis, Scott-Moncrieffs oder Thimanns) Interesse an der Biologie war historisch gesehen also kein Novum. In der Organischen Chemie gab es dafür eine fast hundertjährige Tradition. Auch zwischen der Physikalischen Chemie und der Biologie identifizierten Zeitgenossen „innere“ und „historische“ Verbindungen.<sup>111</sup> Was versprachen sich Chemiker\*innen von der Zusammenarbeit mit Biolog\*innen? Und wie prägten ihre Erwartungen die biologische Forschung? Diesen Fragen wurde noch kaum nachgegangen. Überhaupt wurde die Bedeutung der Chemie für die Entstehung der modernen Biologie bisher unterschätzt und wenig erforscht.<sup>112</sup> Für

<sup>107</sup> Siehe etwa Lillie et al. (1908), eine in der Zeitschrift *Science* publizierte Sammlung von Meinungen zum Thema „Cooperation in Biological Research“.

<sup>108</sup> Coleman (1977), S. 131. Ausdruck dieses Manifests ist nach Coleman Liebig's Lehrbuch *Die Tierchemie, oder die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie* von 1842. Liebig (2014 [1844]), S. 113 zufolge versucht die Pflanzen- und Tierchemie „im Verein mit der Physiologie die geheimnisvollen Quellen des organischen Lebens zu erforschen“.

<sup>109</sup> Fischer (1908), S. 6. Jean-Baptiste Dumas hatte mit dem Physiologen, Chemiker und Embryologen Jean Louis Prévost kooperiert und das 1846 erschienene Lehrbuch *Chimie Physiologique et Médicale* verfasst.

<sup>110</sup> Kögl (1931), S. 84.

<sup>111</sup> Asher (1922), S. 193.

<sup>112</sup> Creager (2017), S. 352, Creager/Landecker (2009) sowie Grote et al. (2021). Allen (1978b) etwa widmet dem Aufstieg der Biochemie zwar ein ganzes Kapitel, nach dem Interesse der Chemiker\*innen an biologischen Phänomenen fragt er aber nicht.



die Wissenschaftshistorikerin Angela Creager ist dies mehr als eine verpasste Chance, denn Konzepte, Werkzeuge und Praktiken der Chemie haben erheblich beeinflusst, wie Biolog\*innen dachten und arbeiteten.<sup>113</sup> Auch die *New Mechanists* formulieren kaum Thesen dazu, was Physiker\*innen und Chemiker\*innen dazu brachte, sich an der Erforschung von Mechanismen biologischer Phänomene zu beteiligen.

### 1.3.1 Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten

Ohne Kenntnis der inhaltlichen Motive der Akteure sind deren Forschungshandlungen schwer zu verstehen. Schließlich ist die Absicht der Agierenden, ein bestimmtes Ziel zu erreichen, ein zentrales Element von Handlungserklärungen.<sup>114</sup> Dass Person A eine bestimmte Handlung H vollzog, wird in der Regel mit dem Verweis darauf erklärt, dass A Ziel Z anstrebte.<sup>115</sup> Weiter muss A die Freiheit sowie die Fähigkeiten und Ressourcen gehabt haben, H zu tun.<sup>116</sup> Dazu kommt eine normative Prämisse: A erachtete H als geeignet, um Z normgerecht zu erreichen. Dieses allgemeine Schema lässt sich auf den Forschungskontext übertragen: Forschungshandlungen werden ausgeführt, um epistemische Ziele normgerecht zu erreichen (Abb. 1.2).<sup>117</sup>

Wer Forschungshandlungen verstehen will, muss also die Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der betreffenden Akteure kennen. Das gilt auch für deren allfällige Entscheidung, mit Vertreter\*innen anderer Disziplinen zu kooperieren. Kooperation sei nur dann eine geeignete Form der Forschung, wenn sich alle Beteiligten für die Bearbeitung des Problems interessieren, meinte der bereits erwähnte Pflanzenpathologe Shear. Außerdem müsse das zur Problemlösung benötigte Fachwissen vorhanden sein:

The cooperation must be voluntary and the problem attacked must be adapted to cooperative effort. Cooperation can not be applied to advantage in all cases and under all conditions. Its applicability and effectiveness must depend upon the particular problem and the individuals involved.<sup>118</sup>

113 Creager (2017), S. 343–344.

114 Nach Graßhoff/May (1995), S. 58 bestimmen die Ziele die Art und Abfolge einzelner Forschungshandlungen.

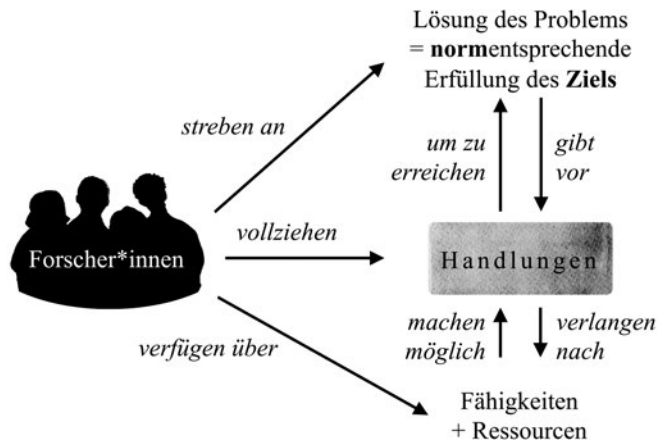
115 Chang (2014), S. 70–71: „The agent takes the kind of actions that she believes will contribute to the satisfaction of her desires.“

116 Chang (2012), S. 15–16: „[R]ational decisions should be based on an accurate sense of the agent’s own capacities and skills.“

117 Graßhoff/May (1995), S. 57–60 und Chang (2012), S. 15–16: „An epistemic activity is a more-or-less coherent set of mental or physical operations that are intended to contribute to the production or improvement of knowledge in a particular way, in accordance with some discernible rules.“

118 Shear (1919), S. 344. So sah das auch Hale (1920b), S. 403–404: „Coöperative research should always be purely voluntary, and the development of improved methods of observation and novel modes of procedure, not foreseen in preparing the original scheme, should invariably be encouraged.“

Die Fallanalysen unterstreichen das: Für das Zustandekommen interdisziplinärer Projekte brauchte es nicht nur finanzielle Mittel und Apparaturen, sondern vor allem auch inhaltliche Gründe, also Forschungsprobleme, zu deren Lösung die Ressourcen und Fähigkeiten mehrerer Fächer nötig waren.<sup>119</sup>



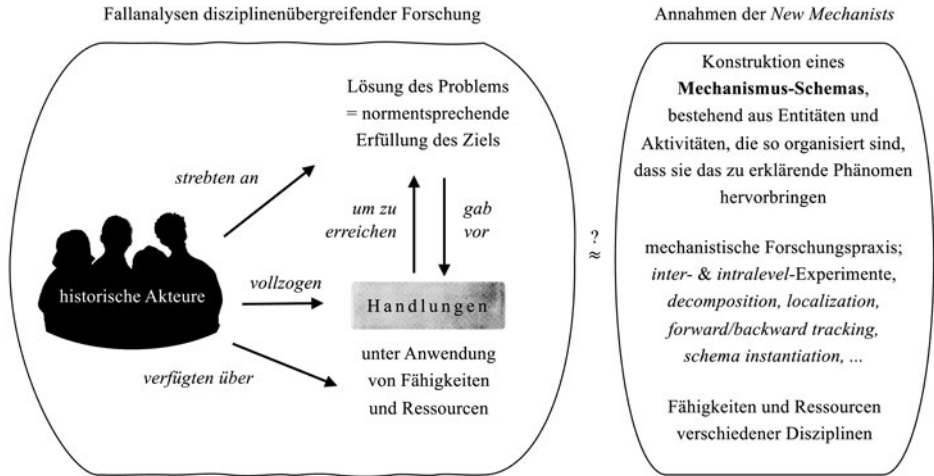
**Abb. 1.2** Um sich der normentsprechenden Erfüllung ihrer epistemischen Ziele zu nähern, vollziehen Wissenschaftler\*innen Forschungshandlungen. Die Ausführung dieser Handlungen setzt die Verfügbarkeit der dafür notwendigen Fähigkeiten und Ressourcen voraus. Die Fallstudien legen nahe, dass Forscher\*innen auf der Basis der ihnen zur Verfügung stehenden Fähigkeiten und Ressourcen und ihrer methodologischen Vorstellungen entscheiden, welche epistemischen Ziele sie verfolgen. Eigene Darstellung.

Die Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der betrachteten Akteure zu kennen, hilft nicht nur, ihr Vorgehen besser zu verstehen. Von diesen Faktoren hängt auch ab, ob sich ihr Handeln als Erforschen von Mechanismen im Sinne des *New Mechanism* auffassen lässt.<sup>120</sup> Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Art und Weise, wie die Akteure ihre Forschungsprobleme beschrieben, die Handlungen, die

<sup>119</sup> Probleme bestehen laut Nickles (1981), S. 111 aus einem inhaltlichen Ziel, dem Bedürfnis, das Ziel zu erreichen sowie Kriterien, welche die Lösung erfüllen muss. Love (2008), S. 875 zufolge wird Forschung um Problemagenden koordiniert, mit denen bestimmte Kriterien verbunden sind. Von diesen „criteria of explanatory adequacy“ – „such as logical consistency for a conceptual problem or the need to include a causal factor when addressing an empirical problem“ – hänge ab, ob eine Antwort als Lösung akzeptiert wird (S. 877). Für eine aktuelle Übersicht zum Konzept des Forschungsproblems in der Wissenschaftsphilosophie siehe Elliott (2021).

<sup>120</sup> Die Frage ist zwar anachronistisch, führt aber deshalb nicht automatisch zur verfälschten Darstellung historischer Vorgänge. Die Annahmen des *New Mechanism* wären nach Jardine (2000) als Modell zur Erklärung der interdisziplinären Forschungspraxis des frühen 20. Jahrhundert disqualifiziert, wenn die betrachteten Akteure den Grundannahmen des *New Mechanism* widersprechende Überzeugungen vertraten oder gegenläufig handelten.

sie vollzogen, um diese Probleme zu lösen sowie die Fähigkeiten und Ressourcen, die sie dazu mobilisierten (Abb. 1.3).



**Abb. 1.3** Im Rahmen der Fallstudien werden die Erwartungen der *New Mechanists* zur mechanistischen Forschungspraxis mit den Problemstellungen, Forschungshandlungen sowie den mobilisierten Ressourcen und Fähigkeiten der betrachteten Akteure verglichen. Eigene Darstellung.

Wie aber lassen sich die Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der Akteure bestimmen? Ihre epistemischen Ziele beschreiben Wissenschaftler\*innen mitunter in Briefen und Forschungsskizzen oder in Publikationen. Ihre Ressourcen und Fähigkeiten lassen sich ebenfalls über ihre Publikationen erschließen sowie über Quellen wie Rechnungen, Inventarlisten, Baupläne oder Anfragen zur Kooperation, zur Bedienung von Instrumenten oder zum Verschicken von Proben. Schwieriger gestaltet sich die Identifizierung der handlungsleitenden methodologischen Normen. Zwar werden solche Normen gerne in Methodenkapiteln oder in Lehrbüchern diskutiert.<sup>121</sup> Der Pflanzenphysiologe Wilhelm Pfeffer forderte zum Beispiel 1904, dass zur Erklärung physiologischer Phänomene „die Kette von Actionen und Factoren“ darzustellen ist, „die zu der Modification der Thätigkeit und zu dem endlichen Erfolge“ führt.<sup>122</sup> Idealerweise kenne man das „Lebensgetriebe“ so gut, dass man „wie bei einem wohlbekannten Mechanismus“ das Phänomen „als nothwendige Folge aus den maassgebenden Constellationen, also aus Bau und Betrieb“ ableiten kann.<sup>123</sup> Allerdings können wir nicht ohne

121 Schickore (2017), S. 5–6.

122 Pfeffer (1904), S. 2.

123 Pfeffer (1904), S. 1. Fünfzehn Jahre später schrieb Bayliss (1919), S. 1–2: „[We have] to try to find the way in which living machines work. [...] Like every other machine, a living organism does its work because

Weiteres annehmen, dass diese Maßgaben tatsächlich Pfeffers Forschungshandlungen anleiteten.<sup>124</sup> Wohl nicht zuletzt deshalb wurden Historiker\*innen nicht einig in der Frage, welche methodologischen Normen die biologische Forschung der Zwischenkriegszeit prägten. Während Evelyn Fox Keller feststellt, dass sich in den 1930er-Jahren ein linearer, kausaler Mechanismus durchsetzte, findet Allen: „The philosophical mood was changing throughout the world in the 1920s and 1940s; mechanism was on the decline.“<sup>125</sup> Es lohnt sich in jedem Fall, die Rhetorik der Vitalismus-Mechanismus-Debatte von der Beurteilung von Forschungshandlungen zu trennen, zumal viele Zeitgenossen die Debatte für uninteressant hielten und pragmatisch abhandelten. Wilson etwa meinte 1915, auf Debatten zur ultimativen Legitimität der mechanistischen Weltansicht wolle und müsse er sich nicht einlassen:

---

it is made in a certain way. We must know its structure, therefore.“ Ähnlich Wilson (1923), S. 32: „In our mechanistic treatment of the problem we commonly assume this equilibrium to be somehow traceable to an original pattern or configuration of material particles in the system, as is the case with a machine. Most certainly conceptions of this type have given us an indispensable working method – the method which almost alone is responsible for the progress of modern biology.“

124 Siehe Schickore (2017), S. 5 und Roll-Hansen (1992), S. 70: „[Scientists] may change their epistemological and methodological views over time, or even hold conflicting ideas at the same time. Or their philosophical tenets may conflict with their actual scientific beliefs or behaviour.“ Zu den durch Förderinstitutionen vorgegebenen Normen meint Abir-Am (1982), S. 343: „The impact of policy on practice has often been assumed or inferred (on the basis of such macrolevel indicators as the size of grants) rather than demonstrated in terms of actual (especially long-term) changes in the scientific practice of the grantees.“

125 Fox Keller (1990), S. 406–407 und Allen (1978b), S. 111. Allen unterscheidet weiter zwischen mechanistischem und holistischem Materialismus und beschreibt Loeb als Vertreter der ersten und Lawrence Henderson als Anhänger der zweiten Richtung (S. 103). Die Relevanz dieser Unterscheidung ist jedoch unklar. Loeb war jedenfalls derart angetan von Hendersons Arbeit, dass er ihn unbedingt als einen der ersten Beitragenden für die *Monographs on Experimental Biology* verpflichten wollte. An Morgan schrieb er am 23. Oktober 1917: „[T]he first four volumes will be your monograph, Osterhout’s, my own and Lawrence Henderson’s, all of them living up to our program.“ Loeb Papers, Box 9, Ordner „Morgan, T. H“, LOC Washington. Henderson (1918), S. 576 wiederum bezeichnete sich als Mechanisten und stellte klar: „[A] mechanistic philosophy which leaves organization out is meaningless.“ Weiter hatte sich Loeb für Jakob von Uexküll und Richard Goldschmidt eingesetzt, die laut Allen (2005), S. 298 Exponenten der nicht-materialistischen, nicht-mechanistischen Biologie waren. Siehe Loeb an Curt Herbst, 29. Dezember 1913 und an Paul M. Warburg, 16. Dezember 1920, Loeb Papers, Box 6, Ordner „Herbst, C“ sowie Box 16, Ordner „Correspondence WA“. Selbst mit dem Vitalisten Hans Driesch divergierte er lediglich in einem Punkt, schrieb Loeb 1922: Sie hätten gegensätzliche Ansichten zur Frage, ob abschließende physico-chemische Erklärungen in der Biologie möglich sind. Nichtsdestotrotz schätzten sich die beiden als Forscher. Driesch habe keine Einwände gegen seine Forschung, erklärte Loeb Kellogg am 26. Juli 1922: „Driesch, who happens to be a personal friend of mine, [...] has never to my knowledge questioned the correctness of any of my results. He, being a Vitalist, only believes that it will never be possible to explain life on a purely physico-chemical basis. But this is merely a personal belief of his in which I have not the slightest intention of disturbing him.“ Loeb Papers, Box 8, Ordner „Correspondence Ke“. Als Loeb im Frühjahr 1924 starb, klagte Driesch in seinem Brief an Anne Loeb vom 4. April 1924: „The loss is irreparable [...] for all those who are lovers of truth.“ Loeb Papers, Box 16, Ordner „Corres. Re. death of Loeb“, ebd.

However philosophy may answer, science can find but one reply. *The scientific method is the mechanistic method.* [...] We have, it is true, no proof whatever of its final validity. We do not adopt the mechanistic view of organic nature as a dogma but only as a practical program of work, neither more nor less.<sup>126</sup>

Ähnlich schrieb der Physiologe und Biochemiker Emil Abderhalden 1920:

Unsere Kenntnisse sind gegenwärtig auf allen Gebieten der Physiologie noch so lückenhaft, daß keine Zeit übrig bleibt, um das Problem der sogenannten Lebenskraft in Angriff zu nehmen. Jeder auch noch so winzig kleine Fortschritt auf dem Gebiet der experimentellen Forschung ist zurzeit unendlich viel bedeutungsvoller als eine noch so lange Abhandlung über Sein oder Nichtsein einer Lebenskraft!<sup>127</sup>

Vor demselben Hintergrund fragte Morgan 1926:

[M]ight it not be worth while to find out all we can in the way of method from physics and chemistry and see what they will give us and not indulge in ultra-physical speculations in our present state of ignorance about the simplest conditions relative to living things?<sup>128</sup>

Wilson, Abderhalden und Morgan waren wenig interessiert daran, die ontologischen Annahmen der mechanistischen Philosophie zu verteidigen.<sup>129</sup> Der Gebrauch physico-chemischer Methoden in der Biologie impliziere keinen krassen Materialismus, stellte Morgan klar. Ob biologische Phänomene mechanistisch sind oder „something more“, sei eine philosophische Frage.<sup>130</sup> Wissenschaftlich lasse sich die Richtigkeit der einen oder anderen Auffassung nicht beweisen. Hecht fügte einige Jahre später hinzu, dass die Entscheidung dieser Frage für die Forschungspraxis ohnehin irrelevant sei:

The pursuit of science has no bearing on this mechanism-vitalism discussion, it does not deal with free-will and determinism. The method of science, as always, is independent of these ideas. Measurements, verifications, ideas, computations – these are the stuff of science.<sup>131</sup>

126 Wilson (1915), S. 6. Hervorhebung im Original.

127 Abderhalden (1920), S. 11.

128 Morgan (1927a), S. 218.

129 Nicholson (2012), S. 153 zufolge basiert der philosophische Mechanismus auf zwei ontologischen Prämissen: (1) „The commitment to an ontological continuity between the living and the nonliving, exemplified by the quintessential mechanistic conception of organisms as machines [...]“ (2) „The view that biological wholes [...] are directly determined by the activities and interactions of their component parts, and that consequently all properties of organisms can be characterized from the bottom up in increasing levels of complexity.“ Die weiteren Annahmen betreffen laut Nicholson die Epistemologie und Methodologie: (3) „The focus on the efficient and material causes of organisms, and the unequivocal repudiation of final causes in biological explanation.“ (4) „The commitment to reductionism in the investigation and explanation of living systems.“ Wilson, Abderhalden und Morgan hätten diese wohl akzeptiert.

130 Morgan (1927a), S. 217. Zum naturwissenschaftlichen Materialismus des 19. Jahrhunderts siehe Spengler (2021).

131 Hecht (1935), S. 242.

Dementsprechend wird die Mechanismus-Vitalismus-Debatte im Weiteren keine Rolle spielen.<sup>132</sup> Unser Interesse gilt methodologischen Normen nur *insofern diese die Forschungspraxis beeinflussen*. Die Tatsache, dass sich diese Normen in Handlungen niederschlagen, ermöglicht ihre Identifizierung.<sup>133</sup> Zugegebenermaßen ist die Rekonstruktion vergangener Forschungshandlungen alles andere als einfach. Selbst wenn Laborbuchnotizen und zeitnah verfasste Briefe überliefert sind, kann man kaum beanspruchen, die Forschungspraxis adäquat und vollständig zu erfassen. Deswegen rückt diese Studie den Vorgang der Forschungsplanung in den Fokus und untersucht, wie die Akteure ihre Forschungsprobleme konzipierten.<sup>134</sup>

### 1.3.2 Kapitelübersicht und Thesen

Das folgende zweite Kapitel bereitet die Bühne für die Fallstudien. Zunächst wird dargestellt, wie Disziplinen die Normen, Ziele, Ressourcen und Fähigkeiten von Wissenschaftler\*innen prägten, und damit beeinflussten, wie diese ihre zukünftige Forschung planten. Danach verschaffen wir uns einen Überblick über zentrale Fragestellungen der Physik, Chemie und Physiologie um 1920. Dabei lernen wir zeitgenössische Voten für und wider die Zusammenführung biologischer und physico-chemischer Forschung kennen. Abschließend skizziere ich, wie sich die *New Mechanists* die Zusammenführung wissenschaftlicher Felder im Zuge der Suche nach Mechanismen vorstellen.

In den Kapiteln 3 bis 6 folgt die Analyse der interdisziplinären Forschungsprojekte zum Sehprozess, zum Pflanzenwachstum, zur Blütenfarbenausprägung und zur Vitalfärbung. Dabei werden jeweils die für das Projekt charakteristischen Forschungshandlungen vorgestellt. Zweitens werden die Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der beteiligten Akteure herausgearbeitet. Drittens identifiziere ich die dem Projekt zugrunde liegenden inhaltlichen Hypothesen und zeige auf, wie diese empirisch getestet wurden. In einem vierten Schritt verfolge ich die Entwicklung der Projekte bis zum Ende der 1930er-Jahre. Zuletzt wird untersucht, wie die disziplinenübergreifende Forschung von den beteiligten Akteuren und ihrem Umfeld bewertet wurde.

<sup>132</sup> Allgemeine Konzepte wie Vitalismus, Reduktionismus oder Vereinheitlichung sagen wenig über die konkrete disziplinenübergreifende Forschungspraxis aus, so Holmes (2002), S. 219–220: „these views did not determine the pace or nature of the application to the life sciences of explanations and investigative methods based in the physical sciences“. Vgl. auch O'Malley et al. (2014), S. 812: „Traditional philosophical frameworks, such as reduction or unification, do not capture how various local epistemic considerations organize interdisciplinary research.“

<sup>133</sup> Machamer/Wolters (2004), S. 2: „[V]alues as they occur, at least in this [scientific] context, can be elucidated and made explicit, for they must play a substantive role in thinking or acting.“

<sup>134</sup> In Problemformulierungen ist laut Nickles (1981), S. 113 typischerweise die Strategie zur Erreichung einer normentsprechenden Lösung angelegt: „[C]onstraints can and usually do provide positive guidance toward a problem solution.“ Die Problemformulierung reicht also über das Setzen eines Ziels hinaus.

In Kapitel 7 werden die Fallbeispiele auf einer abstrakteren Ebene ausgewertet, wobei sich drei der vier Projekte gewinnbringend als mechanistische Forschung im Sinne des *New Mechanism* verstehen lassen. Auch wenn nicht alle Akteure ihr Vorgehen in diesen Worten beschrieben hätten, argumentiere ich anhand meiner quellengestützten Rekonstruktion ihrer Forschungshandlungen, dass sie Mechanismus-Schemata für physiologische Phänomene konstruierten und prüften. Beim Formulieren der Schemata trafen sie Annahmen über die dem physiologischen Geschehen zugrunde liegenden biochemischen oder biophysikalischen Vorgänge. In ihren Experimenten wiederum manipulierten sie Versuchsobjekte, in denen sich diese Vorgänge mutmaßlich abspielten. So überprüften sie, ob der zu bestimmende Zielmechanismus unter verschiedenen Versuchsbedingungen so operierte, wie sie es aufgrund ihres hypothetischen Mechanismus-Schemas erwarteten.<sup>135</sup>

An ein Konzept anschließend, das für das Verständnis interdisziplinärer Forschung ganz allgemein vorgeschlagen wurde, können wir die Mechanismus-Schemata und die Versuchsobjekte als mentale und materielle *interlocking*-Modelle auffassen.<sup>136</sup> Das mentale Modell bestimmte einerseits, wie die Forscher\*innen ihr materielles Modell experimentell behandelten. Andererseits evaluierten sie die ins mentale Modell einfließenden konzeptionellen Annahmen anhand der durch das Manipulieren des materiellen Modells erhaltenen empirischen Ergebnisse.

Solche *interlocking*-Modelle zu rekonstruieren hilft uns Historiker\*innen, zu verstehen, warum interdisziplinäre Forschungsprojekte zustande kamen und auf die erfolgte Weise umgesetzt wurden. Über mentale Modelle verständigten sich Forscher\*innen verschiedener Fächer darüber, dass sie sich für Aspekte desselben Vorgangs interessierten. Die Ressourcen und Fähigkeiten anderer Fächer wiederum wurden benötigt, um das Verhalten des materiellen *interlocking*-Modells zu charakterisieren, manipulieren und interpretieren. Die untersuchten Beispiele legen nahe, dass das Auffinden materieller *interlocking*-Modelle besonders herausfordernd war: Die den Projekten zugrunde liegenden Hypothesen zur Beziehung physiologischer und physico-chemischer Vorgänge waren jeweils bereits seit Jahrzehnten im Umlauf. Experimentell prüfen ließen sie sich indes erst, als einschlägige Interventions- und Detektionstechniken vorlagen und Versuchsobjekte gefunden wurden, die die zu untersuchenden Phänomene auf regelmäßige Art und Weise zeigten. Damit unterstreicht die historische Studie die Bedeutung des biologischen Phänomens für die mechanistische Forschung. Die Akteure konnten die im Zellinnern ablaufenden physico-chemischen Vorgänge nicht direkt

<sup>135</sup> Die Akteure des vierten Projekts konzentrierten sich nicht auf die physico-chemische Grundlage eines bestimmten physiologischen Phänomens, sondern zielten auf die Entwicklung einer Methode zur Bestimmung der physikalischen Eigenschaften von Biokolloiden. Sie hofften, so zur Charakterisierung der Entitäten einer ganzen Reihe von Mechanismen beitragen zu können.

<sup>136</sup> Über *interlocking*-Modelle werden Verbindungen zwischen den Disziplinen hergestellt. Dieser Vorgang wird in der englischsprachigen Literatur als „integration“ bezeichnet. *Interlocking*-Modelle bilden die konzeptionelle und operative Grundlage disziplinenübergreifender Forschungsprojekte.

beobachten, sondern ihre Hypothesen über die biochemische oder -physikalische Basis physiologischer Phänomene einzig über das Verhalten der Versuchsobjekte infolge bestimmter Interventionen plausibilisieren.<sup>137</sup>

Die in dieser Studie vorgeschlagene Analyse bietet auch eine Antwort auf die Frage, warum Chemiker\*innen mit Biolog\*innen kooperierten, obwohl sie nicht auf die Erklärung biologischer Phänomene zielten: Sie interessierten sich (wie die Biolog\*innen, mit denen sie zusammenarbeiteten) für in lebenden Zellen ablaufende chemische Prozesse. Um diese erforschen zu können, waren sie auf die Fähigkeiten und Ressourcen ihrer Kolleg\*innen aus der Biologie angewiesen. Generell lässt sich die soziale Organisation der vier Projekte darauf zurückführen, wie die inhaltlichen Ziele der beteiligten Akteure verschränkt und die Ressourcen und Fähigkeiten unter ihnen verteilt waren. Besonders stabile Kollaborationen entstanden, wenn alle involvierten Parteien auf die Forschungsergebnisse ihrer Kooperationspartner\*innen angewiesen waren, um ihre jeweiligen Ziele normgerecht zu erreichen. Die eigene Forschung mit derjenigen fachfremder Forscher\*innen zu koordinieren, war aber auch dann reizvoll, wenn die auszuführenden Forschungshandlungen keinen Zusatzaufwand bedeuteten und für das andere Fach relevante Ergebnisse versprachen.

Kapitel 8 fragt abschließend nach den Auswirkungen der betrachteten interdisziplinären Forschung der Zwischenkriegszeit. Am Werdegang der untersuchten Akteure verfolgen wir exemplarisch die institutionelle Entwicklung der physico-chemischen Biologie. Dabei zeigt sich, dass sich zwischen Biologie und Chemie engere Allianzen entwickelten als zwischen Biologie und Physik, und dass es einfacher war, aus der Chemie in die Biologie zu migrieren als umgekehrt. Die inhaltlichen Folgen der interdisziplinären Forschung verfolgen wir anhand der Forschungspläne, die die Akteure um 1945 entwarfen. Bis auf wenige Ausnahmen planten die Wissenschaftler\*innen, die während der 1920er- und 1930er-Jahre etablierten feldübergreifenden Beziehungen weiter zu erforschen. Dabei fokussierten sie auf die Entitätseigenschaft der molekularen Struktur – als Ergebnis der Aktivität von Genen sowie als aktivitätsermöglichende Eigenschaft chemischer Stoffe.

Im Ergebnis stützen die betrachteten Beispiele biophysikalischer und biochemischer Forschung der Zwischenkriegszeit das Bild, das der Wissenschaftshistoriker Frederick L. Holmes für die Beziehung der physikalischen und biologischen Wissenschaften des 19. Jahrhunderts entworfen hatte: Biolog\*innen griffen die Ressourcen der physikalischen Wissenschaften auf, sobald sie verfügbar waren, und trugen ihrer-

---

<sup>137</sup> Es waren jeweils die Biolog\*innen, die Lebewesen mit dem betreffenden Verhalten identifizierten und Wege fanden, diese zu kontrollieren, zu manipulieren und die Auswirkungen der Manipulationen zu detektieren. Die physikalischen Wissenschaften boten ihrerseits wichtiges Wissen zu den Eigenschaften physikalischer und chemischer Prozesse sowie Methoden zur physikalischen und chemischen Charakterisierung subzellulärer Entitäten.



seits zu Fortschritten der Physik und Chemie bei.<sup>138</sup> Andere die physico-chemische Biologie des frühen 20. Jahrhunderts betreffende Narrative werden hingegen infrage gestellt: So entsteht bei keinem der Projekte der Eindruck, dass Chemiker\*innen und Physiker\*innen im Alleingang „echte Lösungen“ in die Biologie gebracht hätten oder die Biologie durch die Physik und Chemie „kolonisiert“ worden wäre.<sup>139</sup> Zu behaupten, dass mit physico-chemischen Methoden biologische Probleme gelöst wurden, wäre grob verkürzt. Vielmehr kombinierten Forscher\*innen die Ressourcen verschiedener Fächer, um ihre jeweiligen disziplinären Ziele zu erreichen. Weil der Erfolg des Vorhabens von den Fähigkeiten und Ressourcen aller Beteiligten abhing, kooperierten sie auf Augenhöhe.

Für die in diesem Buch untersuchte, auf die Erhellung physiologischer Mechanismen zielende Forschung waren physico-chemische und biologische Ressourcen und Expertisen gleichermaßen essenziell. Parallel dazu zeigt sich, dass es sich aus historiografischer Sicht lohnt, die soziale Organisation von Forschungsvorhaben und die methodologischen Vorstellungen der involvierten Akteure zusammen zu betrachten.

---

138 Holmes (2002), S. 236.

139 Solche Narrative entwarfen etwa Fleming (1969), Abir-Am (1997), S. 495 oder Kohler (1991), S. 305.

## 2. Physik, Chemie und Physiologie um 1920

Dieses Kapitel bereitet die Bühne, inhaltlich wie konzeptionell, für die nachfolgenden Fallanalysen. Zunächst wird die Rolle akademischer Disziplinen bei der Planung und Umsetzung von Forschungsvorhaben herausgearbeitet. Dies hilft uns, die Herausforderungen zu benennen, die mit der Umsetzung interdisziplinärer Projekte verbunden waren. Anschließend werden Problemstellungen der Fachbereiche Physik, Chemie sowie der (Tier- und Pflanzen-)Physiologie um 1920 skizziert. Dabei lernen wir Letztere als ein Fach kennen, das den physikalischen Wissenschaften größte Bedeutung für die Erforschung subzellulärer Vorgänge zuschrieb. Umgekehrt wurde die Physiologie nur von wenigen Vertreter\*innen der Physik und Chemie als Fach wahrgenommen, das wertvolle Ressourcen zur Lösung physikalischer und chemischer Probleme bereithielt. Das lag nicht zuletzt an den methodologischen Ansprüchen, die sie an ihre Arbeit stellten. Im dritten Teil wird disziplinenübergreifendes Forschen als Aktivität charakterisiert, bei der konzeptionelle und materielle Elemente verschiedener Fächer mobilisiert werden. Im Weiteren wird erläutert, warum die Suche nach Mechanismen im Sinne des *New Mechanism* ein interdisziplinäres Unterfangen ist. In mechanistischen Forschungsprojekten, so die Grundidee, werden Beziehungen zwischen Ereignissen verschiedener Ebenen – zum Beispiel der physiologischen und der chemischen – geklärt. Forscher\*innen stellen Hypothesen zu solchen Beziehungen auf und überprüfen diese experimentell. Diese in jüngerer Zeit in der Philosophie der Biologie diskutierten Thesen zur mechanistischen Forschungspraxis leiten die Analyse der historischen Beispiele disziplinenübergreifender Projekte in den Kapiteln 3 bis 6 an.

Wertvolle Einblicke in das Selbstverständnis und die thematischen Schwerpunkte naturwissenschaftlicher Forschung zu Beginn unseres Betrachtungszeitraumes vermittelt eine Jubiläumsausgabe der Zeitschrift *Nature* vom November 1919.<sup>1</sup> Darin beleuchteten Wissenschaftler die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand ihres Fachs. Das öffentliche Bewusstsein für die Bedeutung naturwissenschaftlicher Forschung sei

---

<sup>1</sup> Die erste Ausgabe der Zeitschrift war am 4. November 1869 erschienen. Die Jubiläumsausgabe diskutiert auch das Verhältnis von Wissenschaft und Kirche, den naturwissenschaftlichen Unterricht an Schulen und Universitäten sowie die Politik der Forschungsförderung.

gestiegen, freute sich ein Autor.<sup>2</sup> Der *Nature*-Herausgeber seinerseits forderte, dass besonders die Grundlagenforschung staatlich unterstützt werden sollte:

It is the duty of universities to provide encouragement and training for men and women who possess special capacities for carrying on work of this kind; and a wise State will see that these workers are provided with full facilities for the cultivation of their abilities, as well as freedom to follow what seem to them the most promising paths of investigation.<sup>3</sup>

Der Begriff „Biologie“, so erfahren wir weiter, war im Jahr 1869 anders als „Chemie“ oder „Physik“ noch nicht allgemein verbreitet und Vorlesungen in „elementary biology“ wurden im Vereinigten Königreich gerade erst neu angeboten.<sup>4</sup> Als um 1910 die älteren unserer Protagonist\*innen ihr Studium aufnahmen, waren die Fächer Botanik und Zoologie hingegen längst standardmäßig an europäischen und nordamerikanischen Universitäten repräsentiert.<sup>5</sup> Die meisten unserer Akteure kamen zwischen 1891 und 1910 zur Welt, begannen ihr Studium zwischen 1909 und 1929 und wurden im Zeitraum von 1917 bis 1934 promoviert.<sup>6</sup> „Biologie“ studierte nur der jüngste unter ihnen, James Bonner. Die anderen schlossen entweder in Botanik (Dolk, Went und Heyn) oder Zoologie (Hecht und Wald) ab. Gicklhorn's Studium der Naturgeschichte umfasste die Fächer Botanik, Zoologie und Mineralogie. Thimann und Scott-Moncrieff promovierten nach ihrem Chemie-Bachelor im Fach Biochemie. Robinson, Kögl, Koepfli und Todd schlossen in Chemie und Fürth in Physik ab. J. B. S. Haldane studierte Mathematik und Klassische Altertumswissenschaft. Keller und Lawrence erwarben keinen Universitätsabschluss.

## 2.1 Disziplinär geprägte Forschungspraxis

In der Einleitung wurden *Ziele*, *Normen*, *Fähigkeiten* und *Ressourcen* als Kategorien zur Analyse von Forschungshandlungen eingeführt. Im Folgenden wird gestützt auf zeitgenössische Quellen und theoretische Arbeiten dargelegt, dass diese Faktoren disziplinär geprägt waren (und sind).

<sup>2</sup> Nichols (1919), S. 262.

<sup>3</sup> Gregory (1919), S. 261. Gregory, der ab 1919 die Zeitschrift *Nature* herausgab, war außerdem überzeugt: „Investigations and discoveries on the borderlands of science [...] are often in the end the most valuable.“

<sup>4</sup> Lankester (1919), S. 199. Für eine zeitgenössische Begriffsgeschichte der „Biologie“ siehe Schmid (1935) und für eine historiografische Analyse Nyhart (1995).

<sup>5</sup> Penzlin (2000), S. 431.

<sup>6</sup> Aus diesem zeitlichen Rahmen fallen Robert Robinson und Rudolf Keller. Ersterer war 1886 geboren worden, studierte ab 1902 und promovierte 1910. Keller kam 1875 zur Welt und erhielt die Ehrendoktorwürde der Universität Basel.

### 2.1.1 Disziplinen charakterisieren sich über Ziele und Methoden

Physiology is concerned primarily with the objective study of the properties, processes, and functions of living matter, so far as these determine the behaviour of living organisms, but always with the aim – and this is very important – of expressing the behaviour in terms of physical processes and physical laws.<sup>7</sup>

Das Fach Physiologie wird in diesem Zitat nicht nur über den Forschungsgegenstand bestimmt, sondern auch über die Art und Weise, wie dieser verfolgt wird und in welcher Form die Ergebnisse dargestellt werden. Für den amerikanischen Chemiker Joseph Koepfli (einem der Akteure aus Kapitel 4) war die benutzte Methode sogar entscheidender als das verfolgte Ziel, wenn es darum ging, Forscher\*innen disziplinär zu verorten.<sup>8</sup> Die Methode gibt vor, welche Handlungstypen auszuführen sind, um sich Typen von Zielen normgerecht zu nähern.<sup>9</sup> Die Methoden, die Forscher\*innen beherrschen, bestimmen ihren Handlungsspielraum und grenzen die Forschungsprobleme ein, die sie gewinnbringend bearbeiten können.<sup>10</sup>

Die fachspezifischen Ansätze, Gepflogenheiten und Denkstile werden den Studierenden im Fachunterricht vermittelt.<sup>11</sup> Dabei internalisieren sie die methodologischen Normen ihres Fachs: „A commitment to a discipline is a way of ensuring that certain disciplinary methods and concepts are used rigorously and that undisciplined and undisciplinary objects, methods and concepts are ruled out.“<sup>12</sup> Von den in einer Disziplin

<sup>7</sup> Drever (1917), S. 3.

<sup>8</sup> Er bezeichnete seinen schottischen Kollegen Alexander Todd (dem wir in Kapitel 5 begegnen werden) als Organiker, weil er einen für die Organische Chemie typischen Ansatz verfolgte, obwohl er biochemische Vorgänge untersuchte: „Although Todd’s objective is usually to better understand fundamental biological processes, he is primarily an organic rather than a biochemist in that he uses the synthetic approach to structural problems of a complex nature.“ Koepfli, „Report on Organic Chemistry in Great Britain“, 1948, S. 14, Koepfli Papers, Box 2, Ordner „5: Reprints“, Caltech Archives Pasadena. Der Bericht wurde am 14. Oktober 1948 ans US-Außenministerium gesandt. Analog schrieb Sterling H. Emerson (1979), S. 5 über Robert Emerson, der sich 1930 Caltechs Biologieabteilung anschloss: „He was also, in a way, a plant physiologist, but he was appointed as a biophysicist, because he used methods that were more like physics.“ Nach diesem Verständnis zählen alle Forscher\*innen zu einer bestimmten Disziplin, die Forschungsprobleme so angehen, wie es in dieser Disziplin üblicherweise geschieht.

<sup>9</sup> Methoden-Darstellungen sind also abstrakte Beschreibungen von zielgerichteten, regelgeleiteten Forschungshandlungen. Chandler (2009), S. 733 etwa definiert: „A method is a means to an end, a systematic way of proceeding toward a goal.“ Und Andersen/Hepburn (2016) schreiben: „The study of scientific method is the attempt to discern the activities by which that success is achieved.“ Diese Definitionen aus der Sekundärliteratur decken sich mit dem Verständnis der Akteure. So bezeichnete der deutsche Physiologe Wilhelm Trendelenburg (1935), S. 1 die „Methodik“ als „die Lehre vom Weg, den die Forschung zu gehen hat“.

<sup>10</sup> Diese Verbindung thematisierte der österreichische Pharmakologe Otto Loewi (1960), S. 10 mit Blick auf seine eigene Forschung: „Frequently, because of my poor training in the methods required, I dropped ideas that occurred to me. This meant, of course, a serious limitation of my scientific activity.“

<sup>11</sup> Olesko (1991), S. 5.

<sup>12</sup> Barry/Born/Weszkalnys (2008), S. 20–21.

hochgehaltenen Normen hängt ab, wie geforscht wird, welche Ressourcen und Fähigkeiten als relevant betrachtet werden und welche Art von Resultat angestrebt wird.<sup>13</sup> Dass im Fachunterricht Haltungen und Handlungskompetenzen eingeübt werden sollten, geht auch aus dem Studienplan für Chemie und Physik des California Institute of Technology von 1919 hervor.

[T]he undergraduate courses [...] combine the following elements: the discipline resulting from the preparation of recitations from textbooks; the benefits of the instructor's point of view as developed in lecture courses; the acquiring of the technique of expression and design in the drafting room; the use of instruments of precision in the laboratories; training in accuracy by the use of field instruments; the importance of system in tests of commercial equipment; the knowledge of physical limitations as shown by the testing of materials; and the impetus for original work as emphasized in the experimental laboratories.<sup>14</sup>

Im Rahmen ihres Studiums erschlossen die angehenden Forscher – am Caltech konnten nach wie vor nur Männer studieren – das konzeptionelle und technische Wissen ihrer Disziplin. Sie lernten die fachspezifische Herangehensweise und Form der Darstellung kennen, übten Handgriffe und Handlungsabläufe ein, und wurden so zu Experten in der Ausführung der erforderlichen Forschungshandlungen.

Die für ein Fach relevanten Fragestellungen, Konzepte und Methoden werden in Lehrbüchern kanonisiert. Allerdings beherrschen nicht alle Studienabgänger\*innen eines Fachs dieselben Verfahren.<sup>15</sup> Je nach Lehrstuhl und Forschungstradition werden unterschiedliche Fertigkeiten kultiviert und inhaltliche Schwerpunkte gesetzt. Oft geben Professor\*innen ihre Spezialisierung an ihre Schüler\*innen weiter. Darauf bezog sich Koepfli, als er erwähnte, dass William Henry Perkin Jr. – bei dem Robinson promoviert und Koepfli Ende der 1920er-Jahre gearbeitet hatte – die Forschungstradition Adolf von Baeyers in Großbritannien eingeführt habe:

[A]fter his studies in Germany, [Perkin] brought to England the von Baeyer tradition. This was the classical organic chemistry of experimentation without concern for theory. [Perkin] [...] was responsible for a whole succession of leaders in the chemistry of natural products.<sup>16</sup>

13 Rosenberg (1979), S. 443: „[The discipline] defines the scholar's aspirations, sets appropriate problems, and provides the intellectual tools with which to address them.“

14 Anonymus (1920), S. 51.

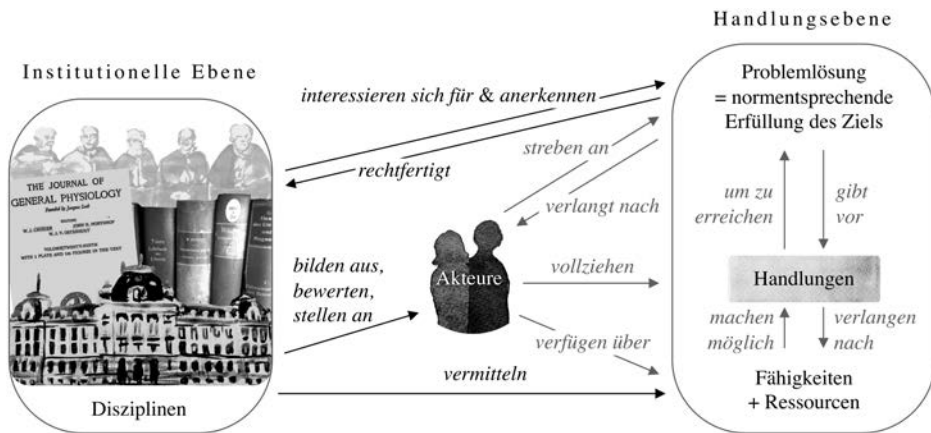
15 Kohler (1982), S. 7: „Disciplines are not homogeneous, consensual communities. They consist of diverse segments, often identified with competing styles or programs.“

16 Koepfli, „Report on Organic Chemistry in Great Britain“, 1948, S. 2, Koepfli Papers, Box 2, Ordner „5: Reprints“, Caltech Archives Pasadena.

Welche Probleme Wissenschaftler\*innen wie bearbeiteten, hing also sowohl von der Disziplin ab, in der sie ausgebildet worden waren, als auch von den Interessen, Ansprüchen und speziellen Fähigkeiten ihrer Lehrer\*innen.

2.1.2 Institutionen vermitteln Kompetenzen und sichern Normen

Forscher\*innen werden während ihrer Ausbildung „diszipliniert“, einen gewissen Typus von Fragen zu stellen und bei deren Beantwortung bestimmte argumentative und technische Verfahren anzuwenden.<sup>17</sup> Zentrale Arbeitsschritte, Konzepte und Theorien sowie Ziele und Normen ihres Fachs verinnerlichen sie in Hörsälen, Seminarräumen und Laboren (Abb. 2.1).<sup>18</sup> Dort erhalten sie das Rüstzeug und den Fähigkeitsnachweis,



**Abb. 2.1** Die Bedeutung von Disziplinen – institutionalisiert in Form von Departementen, Zeitschriften und Gesellschaften – für die Forschungspraxis. Forschungshandlungen sind disziplinär geprägt, weil den Wissenschaftler\*innen während des Studiums fachspezifische Fähigkeiten, inhaltliche Ziele und methodologische Normen vermittelt werden; weil Institute die für die Forschung benötigten materiellen Ressourcen bereitstellen; und weil sich Forschungsergebnisse nur dann in Fachjournals und an Fachtagungen kommunizieren lassen, wenn sie zur normgerechten Lösung von Fachproblemen beitragen. Eigene Darstellung.

<sup>17</sup> Chandler (2009), S. 732: „The kinds of practices associated with the academic disciplines might be said to involve styles of thought, that is, procedures for identifying and gathering evidence, ways of posing and sequencing questions, conventions for distinguishing productive from unproductive questions, and practices for establishing sound demonstrations, building arguments, citing authorities, or making cases.“

<sup>18</sup> Bechtel (1986), S. 33. Suárez-Díaz (2009), S. 45 nennt folgende Beispiele für epistemische Ziele: das Formulieren von Erklärungen oder Theorien, die Entwicklung neuer Untersuchungsmethoden, die Stabilisierung eines experimentellen Phänomens oder das Herausarbeiten einer robusten Klassifikation. Im Rahmen von Disziplinen lassen sich auch nicht-epistemische Ziele verfolgen. So argumentieren etwa Lenoir (1988) und Tuchmann (1993), dass sich Bildungspolitiker der Kaiserzeit von dem Fach Physio-

um anschließend eigenständig forschen oder im außeruniversitären Arbeitsmarkt Fuß fassen zu können.<sup>19</sup>

Bei der Entstehung neuer Disziplinen zeigt sich besonders deutlich, dass die methodologische und die institutionelle Ebene eng verwoben sind. So besteht ein wichtiges sozio-professionelles Moment der Disziplinenbildung im Aufbau institutioneller Strukturen in Form von Zeitschriften, Lehrbüchern, Lehrstühlen, spezialisierten Instituten und Gesellschaften. Über diese Strukturen wird unter anderem die Einhaltung methodologischer Normen sichergestellt.<sup>20</sup> Dieser Zusammenhang lässt sich am Beispiel der Buchreihe *Monographs on Experimental Biology* illustrieren. In ihrem Vorwort zu dieser Reihe drängten die Herausgeber Loeb, Morgan und Osterhout darauf, dass sich in der Biologie das quantitative Experimentieren durchsetzen müsse. Loeb schrieb im Vorfeld an Morgan: „If our series does nothing else but hammer this idea into the consciousness of our young biologists, I think we shall accomplish something.“<sup>21</sup> In der Buchreihe sah er ein Mittel, eine bestimmte Methode und damit verbundene Normen zu fördern.<sup>22</sup> Mit derselben Absicht gründete er gemeinsam mit Osterhout 1918 *The Journal of General Physiology*. Einem Briefpartner legte Loeb dar: „[The Journal] is devoted to the common ideal in physiology [...], namely the application of physical chemistry or modern physics to the explanation of life phenomena.

---

logie auch „kulturelle Indoktrination“ versprochen. Studierende dieses Fachs würden zu Bürgern ausgebildet, die den Ansprüchen der industrialisierten Wirtschaft gerecht werden, so die Hoffnung. Mediziner wiederum konnten über physiologische Forschung die Wissenschaftlichkeit ihres Fachs herausstellen und chirurgische Techniken üben. Dass solche allgemeineren Erwartungen an Fächer gestellt wurden, legt folgende Aussage Pearls (1922), S. 581 über sein Biologiestudium Ende des 19. Jahrhunderts nahe: „Much doubt existed and was often expressed as to whether this novel subject had any disciplinary value in the training of the youthful mind, or had any particular cultural worth in the producing of better citizens.“ Loeb (1917), S. 76 schlug sogar vor, dass zur Sicherung des Weltfriedens Politiker\*innen in den exakten Wissenschaften ausgebildet werden sollten: „If we succeed in substituting for the present a new type of statesmen, who are familiar with and follow the development of the *exact – i. e.*, the experimental and quantitative – sciences, and who are willing and capable of applying the results of exact science to the intellectual, moral, physical and economic uplift of the masses, we shall at least diminish the danger of war.“

<sup>19</sup> Hopkins (1931), S. 414 zufolge waren ausgebildete Biologen in der Wirtschaft sehr gefragt.

<sup>20</sup> Laut Kremer (2009), S. 343–344 umfasst Disziplinenbildung die Festsetzung neuer Forschungsmethoden und neuer Konzepte zur Organisation theoretischer Erklärungen.

<sup>21</sup> Loeb an Morgan, 21. Dezember 1917, Loeb Papers, Box 9, Ordner „Correspondence Morgan, T. H.“, LOC Washington.

<sup>22</sup> Ein weiteres Motiv für die Gründung der Reihe beschrieb Loeb in seinem Brief an Arrhenius vom 21. Dezember 1917: „It will be very hard for the young men to return to scientific work after the war so I thought it would be a good thing to start a series of monographs on Experimental Biology, which can serve as a bridge to take the young scientists back into research problems after the war.“ Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence Arrhenius, Svante“, ebd. Ebendieses Motiv erwähnte Loeb auch in Briefen an Lawrence J. Henderson und Ernest Rutherford. Für Loeb's Korrespondenz-Netzwerk und seine Haltung zum Umgang mit deutschen Wissenschaftlern während und nach dem Ersten Weltkrieg siehe Fangerau (2009 und 2010).

I try to make the Journal as quantitative as possible.<sup>23</sup> Dem schwedischen Physikochemiker Svante Arrhenius wiederum erklärte er: „It seemed almost imperative to me to start this journal, both for educational purposes (to point out to the biological workers the necessity of quantitative methods) as well as to make further publication of scientific articles easier.“<sup>24</sup> Zur weiteren Etablierung der Allgemeinen Physiologie sollten außerdem Lehrstühle für das Fach eingerichtet werden.<sup>25</sup> Lehrbücher wie Bayliss' *Introduction to General Physiology* sah Loeb als ersten Schritt zur Erfüllung dieses disziplinenpolitischen Ziels. Seinem britischen Kollegen schrieb er: „[I]t puts the subject so to speak, on the ‚scientific map‘ here. I wish I could say that it might lead to the creation of chairs for general physiology, but it will take more effort than that.“<sup>26</sup> Loeb's Formulierung passt zu Kohlers These, wonach über Disziplinen akademisches Territorium in Form von Expertise und finanziellen Mitteln beansprucht wird.<sup>27</sup> Umgekehrt ließen sich neue Institute und Lehrgänge mit der Begründung fordern, dass entsprechend ausgebildete Expert\*innen gefragt waren. Dieses Argument finden wir zum Beispiel bei Hardy, der 1918 darlegte, warum in Cambridge ein Institut für Biochemie gebaut werden sollte:

At the present time [Biochemistry] needs special housing and equipment because it calls for a special class of workers, who must be familiar not only with the literature and technique of chemistry, but also familiar with the spirit and needs of biology. It is moreover rapidly developing a special technique of its own.<sup>28</sup>

Fehlten Ressourcen, beeinträchtigte das die Forschung.<sup>29</sup> Klagen von in Deutschland arbeitenden Wissenschaftlern, denen es infolge der Hyperinflation an materiellen Ressourcen mangelte, erreichten Loeb in den frühen 1920er-Jahren viele.<sup>30</sup> Vor diesem

23 Loeb an Höber, 10. Dezember 1920, Loeb Papers, Box 6, Ordner „Correspondence Höber“, LOC Washington.

24 Loeb an Arrhenius, 4. Februar 1919, Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence Arrhenius, Svante“, ebd.

25 Loeb an Flexner, 25. Januar 1921, Loeb Papers, Box 4, Ordner „Correspondence Flexner, Simon“, ebd.

26 Loeb an Bayliss, 14. Juni 1921, Loeb Papers, Box 2, Ordner „Correspondence Ba“, ebd.

27 Kohler (1982), S. 1. Für Loeb's Bemühungen, die Allgemeine Physiologie zu institutionalisieren, siehe Pauly (1987a und 1987b).

28 Hardy, „The Dunn Estate“ von 1918 oder 1919, S. 2–3, BCHEM, Box 3, Ordner 5, CUL Cambridge. Mit dem Vermächtnis Sir William Dunns wurde ein Biochemie-Institut für Hopkins gegründet. Siehe dazu Kohler (1978a).

29 McBain (1923), S. 429: „Lack of equipment means that work is stultified or crippled [...]; whereas with it the possibilities of the future are infinite.“

30 Der Physiologe Albrecht Bethe klagte in einem Brief an Loeb vom 22. März 1920, an wissenschaftliches Arbeiten sei „nicht mehr zu denken“: „Ich muss daran denken, fast alles Personal zu entlassen und mich auf den notwendigsten Lehrbetrieb zu beschränken.“ Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence Bethe, A.“, LOC Washington. Schon am 20. Dezember 1915 hatte der Chemiker Richard Willstätter geschrieben: „Meine Arbeitspläne und die Schaffungsmöglichkeiten meines Laboratoriums sind durch den Krieg vereitelt worden.“ Box 16, Ordner „Correspondence Wi“. Am 5. März 1921 schrieb Richard Goldschmidt: „Jetzt zum 1. April ist die Abteilung für Entwicklungsmechanik in unserem Institut aufgelöst worden, da kein Geld für ihre Weiterführung vorhanden ist und wie weit es für die übrigen Abteilungen reichen



Hintergrund riet er Hecht 1921 davon ab, die Photochemiker Robert Luther in Dresden oder Fritz Weigert in Leipzig zu besuchen.<sup>31</sup>

Auch in materieller Hinsicht ermöglichten und prägten disziplinäre Strukturen also die Forschungspraxis: Es waren in aller Regel disziplinär organisierte Institutionen, die Ressourcen in Form von Salären, Infrastruktur und Materialien bereitstellten. Die verfügbaren Mittel bestimmten mit, wie und wozu geforscht wurde.<sup>32</sup> Konsequenterweise wählten Forscher\*innen ihre Wirkstätte auch nach der dort vorhandenen Ausstattung. Gicklhorn zum Beispiel verließ 1923 das Institut für allgemeine und experimentelle Pathologie und Pharmakologie der medizinischen Fakultät in Zagreb, weil „ein wissenschaftliches Arbeiten dort nicht möglich“ war.<sup>33</sup> Hechts Freund William Crozier wiederum klagte über die sich ihm bietenden institutionellen Optionen und fragte sich, wo er passable Arbeitsbedingungen finden könnte:

Where to go? I'm damded [sic] if I can think of an inhabitable zoological laboratory in the whole country. The Columbia place is packed, is filthy, and has no precision equipment, Penn. and Princeton and Yale have cleanliness[,] room and apparatus, but scarcely ideas that one is enthusiastic about associating with. A puzzle.<sup>34</sup>

Hecht seinerseits wünschte sich eine besser ausgestattete Bibliothek. Er bedauerte außerdem, sich nicht mit Fachleuten aus der Chemie und Physik austauschen zu können.<sup>35</sup> In der Folge setzte sich Loeb dafür ein, dass Hecht seine Studien an einem anderen Ort fortsetzen konnte.<sup>36</sup>

---

wird, ist sehr schwer zu sagen. Ich selbst habe z. B. meine ganzen Enten-Experimente aufgeben müssen, da ihre Kosten weit über den ganzen Etat der Abteilung herausgehen.“ Box 5, Ordner „Correspondence Goldschmidt, R.“, ebd.

**31** Die deutschen Universitäten seien so arm, dass sie keine ausländischen Studierenden aufnehmen könnten, erklärte Loeb Hecht in seinem Brief vom 12. Mai 1921. Loeb Papers, Box 6, Ordner „Correspondence Hecht, Selig“, ebd. Drei Jahre später besuchte der damalige Chemiestudent Koepfli universitäre Chemie-labore in Frankfurt, München und Berlin. Nach Hodes (1985), S. 6 kam er zum Schluss, dass sich ein längerer Forschungsaufenthalt in Deutschland nicht lohnen würde: „The laboratories were run down. The only thing that was really functioning at that time in Germany were the physicists and the mathematicians.“

**32** Lillie et al. (1908), S. 378: „The problems that engage [the productive investigators'] attention are determined by personal interests or accidents of equipment or opportunity.“

**33** Röhrich (1968), S. 15.

**34** Crozier an Hecht, 2. April 1924, Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1922–1924)“, CUA New York.

**35** Hecht an Loeb, 1. Februar 1921: „I have no contact with chemists or physicists except one old Jesuit father who hasn't gotten beyond Millikan's first experiments with cloud formation around ions.“ Loeb Papers, Box 6, Ordner „Correspondence Hecht, Selig“, LOC Washington.

**36** Loeb klärte ab, ob Hecht als Kandidat für ein National Research Fellowship infrage käme.

### 2.1.3 Herausforderungen interdisziplinärer Forschung

Hecht hatte seine akademische Ausbildung zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen. Er war wie die meisten der übrigen Akteure der Fallstudien Postdoktorand und wollte sich mit eigenständiger Forschung profilieren. Die Nachwuchsforscher\*innen standen vor der Aufgabe, eigene Forschungsprobleme zu definieren und möglichst aussichtsreiche Lösungsstrategien zu entwerfen.<sup>37</sup> Sie alle entschieden sich dafür, ein Problem zu bearbeiten, zu dessen Lösung sie sowohl biologische als auch physico-chemische Ressourcen benötigten. Dies stellte sie vor zweierlei Herausforderungen: Einerseits waren sie zur Umsetzung ihrer Pläne auf Fähigkeiten angewiesen, die sie während ihrer eigenen Fachausbildung nicht erworben hatten, und auf Ressourcen, die an ihrem Institut im Zweifelsfall nicht verfügbar waren. Andererseits war nicht absehbar, ob die Fachgemeinschaft ihre unkonventionellen Lösungsvorschläge als normgerecht akzeptierten. Auf diese Akzeptanz waren sie aber dringend angewiesen, um ihre Studien publizieren und Mittel für weitere Forschung erschließen zu können. Zudem empfahlen sich die Forscher\*innen nur dann für Universitätsposten, wenn ihre Arbeit geeignet schien, zur Lösung zentraler Probleme des betreffenden Fachs beizutragen.

Um einen Eindruck von dem intellektuellen Umfeld zu erhalten, in dem Hecht und die übrigen unserer Akteure ihre Forschung planten, beschäftigen wir uns als Nächstes in aller Kürze mit den dominierenden Problemstellungen der Physik, Chemie und Physiologie zu Beginn der Zwischenkriegszeit. Außerdem sehen wir, wie unterschiedlich Zeitgenossen die Beziehungen zwischen den physikalischen und biologischen Wissenschaften bewerteten.

## 2.2 Disziplinäre Forschungstrends um 1920

Die folgende sehr schematische Darstellung stützt sich auf Artikel der *Nature*-Jubiläumsausgabe von 1919 sowie auf Einträge zu Physik, Chemie und Biologie in dem *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, dessen zehn Bände zwischen 1912 und 1915 erschienen – also in den Jahren, in denen die älteren der betrachteten Akteure studierten.<sup>38</sup> Ergänzt werden diese Publikationen mit zeitgenössischen Lehrbüchern, Festreden und Auszügen aus der persönlichen Korrespondenz einzelner Wissenschaftler.

<sup>37</sup> Der britische Physiologe und Biochemiker Henry Hallett Dale beschrieb diese Aufgabe wie folgt: „to find my own problems, to plan my own experimental attack upon them, to learn and devise methods for myself“. So zitierte Otto Loewi Dale in seinem „Salute to Henry Hallett Dale“ zu dessen 80. Geburtstag im Jahr 1955, S. 2, Loewi Papers, OL 3/17/1, RSA London.

<sup>38</sup> Die Profession der *Handwörterbuch*-Editoren verrät, welche Fächer zu Beginn des 20. Jahrhunderts standardmäßig zu den Naturwissenschaften gezählt wurden: Zoologie, Mineralogie und Geologie, Botanik, Chemie, Physik und Physiologie. Die *Nature*-Jubiläumsausgabe deckte darüber hinaus beziehungsweise

### 2.2.1 Physik: Gesetze und Struktur der Materie

Die 1920er- und 1930er-Jahre gelten in der physikhistorischen Literatur als eine Zeit der großen theoretischen Durchbrüche, in deren Folge die Forschung in den Kern des Atoms vordrang und die Disziplin als solche wuchs und gestärkt wurde.<sup>39</sup> Vertreter des Fachs schrieben in der *Nature*-Jubiläumsausgabe über Atome und Moleküle, Röntgenstrahlen, über das Element Radium und das Elektron. Ernest Rutherford zufolge befanden sich die physikalischen Wissenschaften in einer neuen und fruchtbaren Epoche, „in which discoveries of fundamental importance have followed one another in almost unbroken sequence“. Die Physik habe sich in letzter Zeit mit den ganz großen Problemen beschäftigt: mit der Natur der Elektrizität und der Radioaktivität sowie mit der Struktur des Atoms.<sup>40</sup> Die Vorstellungen zum Atom hatten sich in den vergangenen fünfzig Jahren grundlegend gewandelt, führte Frederick Soddy aus: Während 1869 noch kaum jemand an die Existenz von Atomen und Molekülen geglaubt habe, besitze man nun klare Vorstellungen von deren Masse, Größe und Konstitution.<sup>41</sup> Soddy verglich das Atom mit einem Sonnensystem: Ein winziger positiv geladener Kern, der bis auf einen vernachlässigbaren Bruchteil die Gesamtmasse des Atoms ausmacht, bilde die massive Zentralsonne dieses Systems. Dieser Kern sei umgeben von zahlreichen

---

mit spezialisiertem Fokus die Bereiche Geografie, Metallurgie, Astronomie, Aviatik, Fotografie, Medizin und Psychologie ab.

**39** Katzir (2018), S. 251. Morange (2008), S. 33 beschreibt das erste Drittel des 20. Jahrhunderts als eine Periode des rasanten Fortschritts, in der die Konzepte „Materie“ und „Energie“ vollständig naturalisiert wurden. Karlson (1972), S. 49 bezeichnet die 1920er-Jahre als die „große Zeit der theoretischen Physik“ und Weisskopf (1979), S. v als „goldene Periode der Physik“. Davon, dass die neuen Entdeckungen der Physik in den ersten Zwischenkriegsjahren die Schlagzeilen beherrschten, berichtete etwa Desch (1925), S. 403.

**40** Rutherford (1919), S. 226. Bragg (1919), S. 237 umriss die aktuellen Probleme des Fachs ganz ähnlich, als er über Röntgenstrahlen schrieb: „Their unique properties help [...] to a knowledge of the relations between radiation and matter, ether-waves and electrons, atoms and the forces that bind them together, which are among the greatest of the fundamental problems of physics.“

**41** Das Narrativ des radikalen Wandels der Physik seit der Jahrhundertwende finden wir auch bei anderen Autoren. So meinte der amerikanische Physiker Henry A. Bumstead (1918), S. 52: „No one can doubt that there has been something very like a revolution in the ideas and methods of theoretical physics since the beginning of the twentieth century.“ Vor dem Ersten Weltkrieg habe man Jahr für Jahr wichtige Phänomene entdeckt; etwa den Stark-Effekt, die Kristalldiffraktion von Röntgenstrahlen, Supraleiter oder chemische Isotope. Gleichzeitig seien eine Reihe origineller Theorien entwickelt worden; darunter Debyes Theorie der spezifischen Wärme, Rutherfords Modell vom Atomkern, Bohrs Erweiterung dieses Modells, das Moseleysche Gesetz und Einsteins Gravitationstheorie. Der österreichische Physiker Arthur Haas (1924), S. 1 sprach von einer „radikalen Umwälzung“ der „Grundlagen der Naturlehre“ seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts. Ins öffentliche Bewusstsein sei vor allem Einsteins Relativitätstheorie gedrungen. Die Quantentheorie und die Vorstellungen zur elektrischen Struktur der Materie seien aber nicht minder bedeutend. Historiker\*innen übernahmen dieses Narrativ. So etwa Nye (2018), S. 587: „The [...] era of the 1890s to the 1920s is well examined as a revolutionary period in physics when discoveries and theories of X-rays, radioactivity, the electron, quantum mechanics, and relativity flourished.“

Ringen oder Schalen fast massenloser Elektronen.<sup>42</sup> Einer der Entdecker des Elektrons, Joseph John Thomson, erläuterte, warum elektrisch geladene Entitäten eine so wichtige Ressource für die Erforschung der Feinstruktur der Materie sind, und unterstrich dabei die Bedeutung des genauen Messens in der physikalischen Forschung.<sup>43</sup> Quantitative Adäquanz war eine zentrale methodologische Norm des Fachs, die auch die Debatte zum Verhältnis der Physik zur Biologie prägte, wie wir noch sehen werden.<sup>44</sup> Die Massen verschiedener Gasmoleküle anhand ihrer elektrischen Eigenschaften zu ermitteln, war ein Anliegen der Physik der Zeit, genauso wie das Aufklären der Atomstruktur verschiedener Elemente. Dazu war die genaue Stellung der Elektronen zu eruieren. Auf „Probleme der Atomtheorie bzw. Quantentheorie“ konzentrierte sich „das Interesse des größten Teiles der jungen Physiker“.<sup>45</sup> Auch der junge Prager Physiker Fürth zählte die „Erforschung des Mikrokosmos von Materie und Elektrizität“ zu „den Hauptbestrebungen der modernen Physik“.<sup>46</sup>

Die Physik war in der Zwischenkriegszeit eine gut etablierte, klar umgrenzte Disziplin mit einer starken Tradition und Identität.<sup>47</sup> Seit Newton bemühe man sich, „aus so wenigen Versuchsergebnissen wie irgend möglich sämtliche übrigen als logisch notwendig nachzuweisen“, schrieb Felix Auerbach in seinem Eintrag zur Physik im *Handwörterbuch*.<sup>48</sup> Die Vorstellung, dass physikalische Phänomene erklärt werden können, indem sie auf andere zurückgeführt werden, war weit verbreitet.<sup>49</sup> Laut einem ame-

42 Soddy (1919), S. 232: „[W]hen an atom or molecule is charged we can by acting upon it by electrical forces increase its energy a million-fold, and thus enable it to produce effects by which its presence can be detected. We obtain in this way very powerful and accurate methods for measuring some of the fundamental constants associated with atoms and molecules.“

43 Thomson (1919), S. 225.

44 Die zitierten Physiker feierten etwa, dass die zunächst vagen Vorstellungen von der Masse und Größe der Atome und Moleküle zunehmend durch genaues quantitatives Wissen ersetzt wurden. Weil deren quantitative Charakterisierung gelang, habe sich die Meinung durchgesetzt, dass diese Entitäten existieren, meinte Soddy (1919), S. 231: „[This quantitative knowledge] invites our literal acceptance“. Quantitative Adäquanz führte auch Rutherford (1919), S. 227 als Kriterium für gute Theorien auf, als er die von Paul Drude und Thomson entwickelte Elektronentheorie der Elektrizität besprach. Diese Theorie habe zwar eine Reihe von Beziehungen geklärt, sei aber auf der quantitativen Seite unbefriedigend gewesen.

45 Thirring (1921), S. 1026. Bei Zweitem ging es unter anderem darum, die diskreten Energieniveaus in Atomen, die Niels Bohr 1913 postuliert hatte, empirisch nachzuweisen.

46 Fürth (1920a), S. 319.

47 Katzir (2018), S. 252. Seit über einem halben Jahrhundert konnte man das Fach in Europa und Nordamerika in spezialisierten Universitätsinstituten und an Technischen Hochschulen studieren. Heilbron (2015), S. 127.

48 Auerbach (1912), S. 822. Zum Beispiel habe man die Pendelgesetze aus den Gesetzen der Schwerkraft und der unfreien Bewegung herleiten können und erst kürzlich sei die „Zurückführung des Lichts auf elektro-magnetische Schwingungen“ gelungen.

49 Haas (1919), S. 3 zufolge gilt eine Tatsache A als erklärt, wenn sie sich „auf eine andere zurückführen“ lässt. A ist dann auf B zurückgeführt, wenn bewiesen wurde, dass die Existenz von A aus der Existenz von B mit logischer Notwendigkeit folgt. In der zehnten, überarbeiteten Auflage von *Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik* steht: Die Physik ist ein „System von geordneten und einfach dargestellten Erfahrungen“ und Physiker streben danach, „diese Erfahrungen untereinander in kausalen Zusammenhang zu bringen“. Pfaundler

rikanischen Lehrbuch von 1917 strebten Physiker\*innen danach, die Kenntnisse der Materie derart zu systematisieren, dass alle Beobachtungen als Beispiele allgemeiner Sätze aufgefasst werden können.<sup>50</sup> Bezüglich der Arbeitsmethode des Fachs schrieb Auerbach, die Physik sei „zunächst und vor allem eine Experimentalwissenschaft“.<sup>51</sup> In Experimenten würden Versuchsbedingungen einzeln geändert und die damit einhergehenden Wirkungen festgestellt.<sup>52</sup> Über das gezielte Manipulieren und Detektieren der involvierten Faktoren werde die kausale Struktur physikalischer Systeme erfasst. Die entwickelten physikalischen Theorien sollten im Idealfall nicht nur quantitativ adäquat, sondern außerdem schön, widerspruchsfrei und ökonomisch sein.<sup>53</sup>

Obwohl längst nicht alle in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts formulierten physikalischen Theorien alle diese Kriterien erfüllten, wurde die Physik als äußerst erfolgreiches Fach wahrgenommen. Daher erstaunt es wenig, dass fachfremde Wissenschaftler\*innen die Arbeitsweise der Physik genau studierten. Die Physik sei derart fortgeschritten, mutmaßte etwa der Biologe Morgan,

because, in the first place, she accepted the uniformity of nature; because, in the next place, she early discovered the value of exact measurements; because, in the third place, she con-

---

(1905), S. 5. Die Lehrbücher von Haas, Müller-Pouillet und Berliner (1911) empfahl Blüh (1937), S. 562–563 übrigen weiterhin zur Lektüre.

50 Kimball (1917), S. 1: „when a given phenomenon is analyzed in this way into separate parts or phases each of which is but a special case under some general law, the phenomenon is said to be explained“. Laut Emil Warburg (1915), S. 654–655 bestand die Aufgabe der Physik in der „Aufstellung der Naturgesetze für ein gewisses Erscheinungsgebiet der leblosen Natur“. Berliner (1911), S. 1 zufolge suchten die physikalischen Naturwissenschaften nach den Gesetzen, „durch die die einzelnen Vorgänge in der Natur auf allgemeine Regeln zurückgeleitet und aus den Regeln wieder bestimmt werden können“. Berliner berief sich dabei auf Hermann von Helmholtz. Für nähere Angaben zu Helmholtz und dessen physiologische Forschung siehe Cahan (2018).

51 Auerbach (1912), S. 822–823.

52 So erklärte Kimball (1917), S. 2: „The usual course of an experimental inquiry is to modify the circumstances one by one, noting the corresponding effect until the influence of each is thoroughly understood.“ Pfaundler (1905), S. 6 beschrieb die physikalische Methode als dreistufigen Prozess. Auf der ersten, qualitativen Stufe werde der allgemeine Verlauf der Phänomene beobachtet. In der darauffolgenden quantitativen Stufe würden die „voneinander als abhängig erkannten veränderlichen Größen“ gemessen. Dabei ändere man die Bedingungen des Experiments jeweils so, dass „alle möglichen Hauptfälle zur Beobachtung gelangen“. Schließlich werde drittens ein empirisches Gesetz formuliert, das die Beobachtungen exakt wiedergibt (S. 6–7). Aus empirischen Gesetzen würden universelle durch die Annahme, dass zwischen den Größen ein kausaler Zusammenhang besteht (S. 8).

53 Von Beobachtungen sollte man möglichst weiter abstrahieren und Hypothesen verringern und vereinfachen, so Haas (1919), S. 4 und 6. Dass das Kriterium der Widerspruchsfreiheit Physiker\*innen der Zwischenkriegszeit umtrieb, legt das Beispiel Bumsteads (1918), S. 62 nahe, der anmerkte, dass die verschiedenen Elemente der neuen Theorien sehr uneinheitlich und widersprüchlich schienen. Diese „scheinbare“ Widersprüchlichkeit müsse durch eine noch zu formulierende Synthese aufgehoben werden. Dass auch auf die Schönheit von Theorien Wert gelegt wurde, illustriert eine Zeile in einem Brief Peter Debyes an James Franck vom 30. September 1920. Debye wollte einen Vortrag halten, bei dem die Zuhörer beim Fortgehen „den Eindruck der inneren Notwendigkeit und Schönheit der Quantenauffassung mitnehmen müssen“. Hervorhebung im Original. NL Peter Debye, Rep. 19, Nr. 225, James Franck, MPGA Dahlem.

centrated her attention on the regularities that underlie the complexities of phenomena as they appear to us; and lastly, and not least significant, because she emphasized the importance of the experimental method of research.<sup>54</sup>

Morgan empfahl, dass Biolog\*innen dieses Vorgehen kopieren und Wert auf experimentelles Arbeiten, exaktes Messen und das Suchen nach Regelmäßigkeiten legen sollten.

Wie sah es umgekehrt aus? Betrachteten Morgans Zeitgenossen die biologische Forschung als relevant für das Studium physikalischer Prozesse? Der österreichische Physiker Ernst Mach schrieb 1885, die biologische Forschung habe bereits „einige physikalische Tatsachen ans Licht gefördert“ und die Physik werde ihrerseits „in der Biologie viel mehr leisten, wenn sie erst noch durch die letztere gewachsen sein wird“.<sup>55</sup> Machs Überzeugung, dass biologische Forschung relevant für die Entwicklung der Physik sein konnte, war um 1920 indes wenig verbreitet. Biologische Phänomene und Methoden wurden in Physik-Lehrbüchern allenfalls am Rande erwähnt, mit Ausnahme der Sinnesphysiologie: Optische und akustische Phänomene würden in der Physiologie wie in der Physik untersucht, und Physiker\*innen gewannen ihr Wissen über die Welt in erster Linie über optische Reize.<sup>56</sup> Außerdem hatte der Physikochemiker Walther Nernst 1899 im Zuge seiner experimentellen Arbeiten über schnelle elektrische Schwingungen eine Theorie der elektrischen Nervenreizung formuliert. Damit sei es „zum ersten Mal gelungen, eine Empfindung einer, wie es scheint, strengen mathematisch-physikalischen Behandlungsweise zu unterwerfen“.<sup>57</sup> Nernst hatte mit Mitarbeitern den Nerven-Muskelapparat von Fröschen untersucht, die Ergebnisse

<sup>54</sup> Morgan (1927a), S. 217.

<sup>55</sup> Mach (1922), S. 77. Diesen Satz zitierte Alfred Lotka 1925 in seinem *Elements of Physical Biology*. Siehe dazu Tanner (2017), S. 87. Die beiden Fächer enthielten „wohl dieselben Grundtatsachen“, so Mach. Jedoch äußerten sich manche Aspekte dieser Tatsachen „nur in dem einen, manche nur in dem andern merklich, so daß nicht nur die Physik der Biologie, sondern auch die letztere der ersteren hilfreich und aufklärend zur Seite stehen“ könne. Wichtig für die Physik seien etwa die Arbeiten Luigi Galvanis und Wilhelm Pfeffers gewesen.

<sup>56</sup> Berliner (1911), S. 295 erklärte etwa, dass Schallempfindungen auf einer besonderen Art der Bewegung basieren. Die Lehrbücher von Lecher (1919) und Pfaundler (1905) enthalten ebenfalls Abhandlungen zur Akustik. Trendelenburg (1935), S. 4 zufolge bildete die Sinnesleistung die Grundlage der physikalischen Erkenntnis. Insofern stehe „die Physiologie als Wissenschaft der Erforschung dieser Sinnesleistungen am Anfang der Physik“.

<sup>57</sup> Nernst (1908), S. 311. Die Reizschwelle lasse sich in ihrer Abhängigkeit von der Natur des Stromes berechnen (S. 313). Nernst verortete den Sitz der elektrischen Reizung in Salzen, die halbdurchlässige Membrane passieren und die Stromleitung durch die Membran übernehmen können. Überschreite die elektrolytisch bewirkte Änderung der Ionenkonzentration einen bestimmten Wert, werde die Reizschwelle erreicht und der physiologische Effekt trete ein (S. 277). Nernst freute sich, dass sich mit seinem Gesetz der „relativen Löslichkeitserniedrigung eines Lösungsmittels [des Protoplasmas der Zellen] gegen ein anderes der Mechanismus des Vorganges [der Nervenreizung] vollkommen klarstellen“ ließ (S. 306). Lecher (1919), S. 311 erwähnte Nernsts Entdeckung in seinem Lehrbuch.

zahlreicher biologischer Studien diskutiert und einen „sehr anregenden Briefwechsel“ mit dem Physiologen Johannes von Kries unterhalten.<sup>58</sup>

## 2.2.2 Chemie: Atombau, Kolloide und Naturstoffe

Hinsichtlich der Beziehung der Physik zur Chemie machte Auerbach im *Handwörterbuch*-Eintrag zur Physik klar: Die beiden Fächer sind nicht durch eine „Kluft getrennt, sondern durch eine Brücke verbunden“. Weil es keine Energie gibt, „die nicht in irgendeinem Sinne an Materie haftete“, und „keine Materie, die sich anders offenbarte als durch ihre Energie“, müsse „jeder Vorgang in der Natur wie im Laboratorium [...] physikalisch und chemisch zugleich sein“.<sup>59</sup> Die bereits angesprochene Erforschung des Atomkerns und der Radioaktivität galten unbestritten als disziplinenübergreifende Projekte.<sup>60</sup> Zur engen Beziehung der beiden Fächer schrieb der Chemiker James C. Philip in seinem Beitrag zum *Nature*-Jubiläumsband:

The cultivation of the border-lands between the various sciences, so actively prosecuted in the last few decades, has nowhere led to more notable results than on the frontiers of physics and chemistry. This particular field of investigation, covering phenomena in some measure common to both these sciences, has gradually taken shape, and has attracted crowds of workers, keen to apply the exact methods of physics to the wealth of problems and material presented by chemistry.<sup>61</sup>

Philip hielt es für möglich und ergiebig, Probleme der Chemie mit physikalischen Methoden zu bearbeiten. Dieselbe Überzeugung finden wir im *Handwörterbuch*-Eintrag zur Chemie: Die Aufgabe dieses Fachs bestehe „in der Untersuchung der Stoffe und derjenigen Vorgänge, bei denen die physikalischen Eigenschaften der Stoffe dauernde Änderungen erleiden“. Physikalische Methoden seien für das Studium dieser Vorgänge unverzichtbar, schließlich seien die „Veränderungen, welche durch chemische Vorgänge herbeigeführt werden, nur aus dem Wechsel der physikalischen Eigenschaften“ zu erkennen.<sup>62</sup> Die Vorstellung, dass Ressourcen einer Disziplin relevant sind für

<sup>58</sup> Nernst (1908), S. 278 und 280. Die „neuen Arbeiten von J. Loeb“ hätten gezeigt, dass Konzentrationsänderungen in organisierter Materie erregend wirken können. Ebd., S. 310 betonte Nernst, seine Theorie sei bedeutsam und ihre Existenz berechtigt, weil sie für einen beachtlichen Geltungsbereich „mit sehr grosser Genauigkeit“ zutrefte und mit „weitgehender Exaktheit die Beobachtungen“ wiedergebe.

<sup>59</sup> Auerbach (1912), S. 821.

<sup>60</sup> Rutherford (1919), S. 229, Soddy (1919), S. 232 oder Hardin (1916), S. 664: „The interior of the atom is the common ground where chemistry and physics meet, and there is probably no problem before the scientific world to-day that offers greater difficulty or promises greater reward than that of determining the nature and arrangement of the constituents of the atom, and the laws which govern their motion.“

<sup>61</sup> Philip (1919), S. 223.

<sup>62</sup> Löb (1912), S. 300.

die Bearbeitung der Probleme einer anderen, war also alles andere als unerhört. Im Gegenteil: Den Austausch, den Loeb und andere zwischen den biologischen und physikalischen Wissenschaften forderten, pflegten Physik und Chemie zu Beginn der Zwischenkriegszeit ganz selbstverständlich und allgemeinem Urteil nach sehr erfolgreich.

Als Kernkompetenz der Chemiker\*innen führen zeitgenössische Lehrbücher die Stoffanalyse auf – nach der Formel: „When exact information in regard to any sort of material is required, we hand the material to a chemist.“<sup>63</sup> Chemiker\*innen seien dafür zuständig, das „Wirrsal von Stoffen zu sondern und zu sichten, d. h. aus den Gemischen die einheitlichen Bestandteile, die Individuen, abzutrennen, zu isolieren und dann ihr Verhalten kennenzulernen.“<sup>64</sup> Identifiziert würden Stoffe dabei anhand ihrer Eigenschaften.<sup>65</sup>

Die Methoden zur Analyse und Synthese chemischer Stoffe hätten sich in letzter Zeit enorm verbessert, freute sich Henry E. Armstrong, ein weiterer Autor des *Nature*-Jubiläumsbands. Armstrong hielt diese Methoden und die entsprechenden Fertigkeiten für ungleich relevanter als theoretisches Wissen: „[T]houghtful, dextrous fingers and knowledge of materials are the chemist's chief needs.“<sup>66</sup> Deshalb bestehe auch keine Gefahr, dass die Chemie angesichts der Fortschritte der Physik obsolet werde, meinte ein Kollege Armstrongs.<sup>67</sup>

Ein Chemiker, der immer wieder auf die enge Beziehung zwischen der Organischen Chemie und der Biologie hinwies, war Emil Fischer. Das Fach stehe aufgrund der untersuchten Substanzen – Eiweißstoffe, Kohlenhydrate und Fette – „in engerer Fühlung mit den biologischen Wissenschaften.“<sup>68</sup> Deshalb sei die Organische Chemie dazu berufen, an der Lösung wichtiger biologischer Probleme wie der Ernährung,

63 Smith (1916), S. 1. Analog meinte Sommer (1906), S. 9: „Chemistry is the science which treats of the composition of bodies, their changes in composition, and the laws governing such changes.“

64 Hofmann (1924), S. 6.

65 Smith (1916), S. 3: „A substance [...] is a species or kind of matter, and all specimens of it show the same set of properties. The substance is recognized by its properties.“ Siehe auch Morgan/Lyman (1915), S. 8: „Substances are identical when they possess identical properties.“ Um einen Stoff auf seine Eigenschaften hin analysieren zu können, musste er gereinigt werden: Flüssigkeiten wurden destilliert, feste Körper umkristallisiert und sublimiert. Der österreichische Chemiker Hans Meyer (1922), S. 13 erläuterte: „Wenn eine Substanz befähigt ist, kristallisiert aufzutreten, muß man immer trachten, sie in diesen Zustand zu überführen, weil Krystalle durchgängig viel leichter in reiner Form zu erhalten sind als amorphe Massen und weil man bei der ersteren durch die Bestimmung der Konstanten (Schmelzpunkt, Löslichkeit, optische und kristallographische Daten) sichere Anhaltspunkte für die Erkennung des Reinheitsgrads hat.“ Um die Reinheit eines Stoffs festzustellen, kristallisierte man ihn in Fraktionen und untersuchte, „ob der erste und der letzte Anteil denselben Schmelzpunkt zeigen“ (S. 51).

66 Armstrong (1919), S. 221.

67 Selbst wenn die Atomtheorie dereinst vollständiges Wissen über die chemische Struktur von Molekülen lieferte, werde man daraus kaum die Eigenschaften eines organischen Stoffes oder den Pfad seiner Synthese ableiten können, argumentierte Desch (1925), S. 504. Für einen Abriss der verschiedenen mit der Chemie verbundenen Industrien, etwa der Produktion von Alkalien, Düngemitteln, Farbstoffen, Medikamenten, Sprengstoffen und Metallen siehe Hirota (2016), S. 143–150.

68 Fischer (1908), S. 4.



des Wachstums oder der Vererbung mitzuarbeiten.<sup>69</sup> Fischers Spezialgebiet war die Naturstoffchemie. Dieses Feld interessierte sich für die Molekülstruktur organischer Stoffe und deren Synthese. Zu bestimmen waren die in Naturstoffen enthaltenen Elemente, deren Atomverhältnis und die „Art, wie in einer organischen Substanz die Atome und Atomkomplexe miteinander verbunden sind“.<sup>70</sup> Dazu werde „zuerst das Molekül in immer kleinere Stücke“ zerlegt. Nachdem man auf diese Weise „auf lauter bekannte Stücke gestoßen ist“, folge „die Umkehr der Zertrümmerung, der Wiederaufbau oder die Synthese“.<sup>71</sup> Gerade was das Verständnis von Synthesewegen angeht, sei die Biologie wichtig für die Organische Chemie, argumentierte der deutsche Chemiker Richard Willstätter. Chemiker\*innen sollten ermuntert werden, „analytisch in die Chemie der Zelle tiefer einzudringen und dadurch mit neuen Anregungen die synthetische Chemie zu beleben“. Dass die Organische Chemie „wieder mehr in die Richtung der physiologischen Chemie geleitet“ wird, sei ganz im Interesse des Fachs.<sup>72</sup> Abgesehen von der Isolierung und der Synthese organischer Stoffe und der Bestimmung ihrer Eigenschaften interessierten sich Naturstoffchemiker\*innen auch für die „Gesetzmäßigkeiten zwischen der Konstitution und den Eigenschaften der Materie“.<sup>73</sup>

Naturstoffchemie und Biochemie standen in den 1910er-Jahren indes abseits der Fachaufmerksamkeit. Erstere wurde weder im *Handwörterbuch* noch in der *Nature-Jubiläumsausgabe* erwähnt. Zur Biochemie findet man im *Handwörterbuch*, anders als im Jubiläumsheft, zumindest ein paar Sätze.<sup>74</sup> Fischer und Willstätter waren, ähnlich wie Mach und Nernst, Ausnahmen innerhalb ihres Fachs.<sup>75</sup> Dank Fischer sei die „Thierchemie“ nicht mehr als „Schmierchemie“ verschrien, würdigte Armstrong. Zur Biologie neigten jedoch nur wenige Chemiker\*innen.<sup>76</sup> Für den Biochemiker Hopkins war dies schwer verständlich: „The chemist, at least, if he desires to survey the chemical

69 Fischer (1911), S. 18–19. Die „zahlreiche[n] Berührungspunkte“ der beiden Fächer, wiederholte Fischer (1915), S. 2 anlässlich der Eröffnung des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie 1915, würden „zur gemeinsamen Arbeit einladen“. Verbinde man die Ressourcen der beiden Fächer, ließen sich womöglich auch ambitionierte Ziele wie die Modifikation von Zellbausteinen erreichen (S. 13). Zu den „Aufgaben, an denen die Biologie und Chemie gleich stark interessiert“ sind, zähle die Erforschung von Fermenten oder Enzymen (S. 6). Auch Löb (1912), S. 301 schrieb im *Handwörterbuch*, „daß die Enzymchemie trotz der Unkenntnis über die chemische Natur der Enzyme eins der wichtigsten Gebiete der Biochemie ist“.

70 Diels (1919), S. 3 und 11. Hierbei mache man sich zunutze, dass Unterschiede im Bau des Moleküls in der Regel Unterschiede in deren Verhalten bewirken.

71 Fischer (1915), S. 4.

72 Willstätter (1914), S. 2832.

73 Diels (1919), S. 12. Anhand gelungener Synthesen lasse sich die „Abhängigkeit der Eigenschaften einer Verbindung von ihrer chemischen Zusammensetzung studieren“. Die sich dabei ergebenden Gesetzmäßigkeiten seien „von großer Bedeutung für die Entwicklung der chemischen Theorien“ (S. 2).

74 Löb (1912), S. 301. Die „biologische Chemie oder Biochemie“ – die „Kenntnis aller derjenigen Reaktionen, die sich im pflanzlichen oder tierischen Organismus abspielen“ – wurde hier der Chemie zugeordnet.

75 Dazu kommt, dass es in den USA, anders als etwa in Deutschland, vor Mitte der 1920er-Jahre gar keine prosperierende Organische Chemie gab, so Servos (1985), S. 138.

76 Armstrong (1919), S. 221.

field as a whole, must include in his survey the events which happen in the living cell.“<sup>77</sup> Auch Beutner beklagte das fehlende Interesse der Chemie an der Biologie. Seinem Vorgesetzten Haber zufolge war für „alle physikalisch-chemischen Arbeiten auf dem Grenzgebiet zur Biologie [...] gegenwärtig sehr wenig Interesse vorhanden, weil die physikalische Chemie heute nur noch ein grosses Interesse hätte: die Atom-Struktur-Forschung“.<sup>78</sup>

Ein Physikochemiker wurde indes nicht müde, die Relevanz seines Fachs für die biologische Forschung herauszustreichen: Arrhenius war überzeugt, dass physikochemische Methoden für die Entwicklung einer exakten Biologischen Chemie unverzichtbar waren.<sup>79</sup> Die Bedeutung der Physikalischen Chemie für andere Fächer, beispielsweise die Metallurgie, die Physiologie oder die Geologie, erwähnte auch Philip.<sup>80</sup> Die Tatsache, dass sich physikochemische Konzepte und Methoden auch in anderen Fächern bewährten, wertete er als Auszeichnung und als Bestätigung der Relevanz seines Fachs: „This ever widening influence is the guarantee of the future validity of physical chemistry.“ Der Physiologe Leon Asher betonte umgekehrt, dass die Physiologie der Physikalischen Chemie einen „fast unerschöpflichen Reichtum von Tatsachen, Problemen und Anregungen“ liefere.<sup>81</sup>

Ein Bereich der Physikalischen Chemie, dem viele Zeitgenossen eine Bedeutung für das Verständnis biologischer Vorgänge zuschrieben, war die Kolloidchemie. So erklärte der Chemiker Richard Zsigmondy 1920, Pflanzen wie Tiere seien zum größten Teil aus Kolloiden aufgebaut. Ohne Kolloide sei „kein Lebewesen möglich; aus Kolloiden bestehen die Zellen, ihr Inhalt und ihre Membranen; das Blutserum, die Pflanzensäfte sind im wesentlichen kolloide Lösungen“.<sup>82</sup> Deshalb erhofften sich die

<sup>77</sup> Hopkins (1924), S. 1248.

<sup>78</sup> Beutner an Loeb, 14. Juni 1920, Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence Beutner“, LOC Washington.

<sup>79</sup> Arrhenius (1915), S. v–vi.

<sup>80</sup> Philip (1919), S. 224: „[T]he physical chemist of to-day may point with legitimate pride to the fact that the principles of his science are welcomed by the metallurgist, the physiologist, the geologist, and others, as valuable aids in the elucidation of their respective problems.“ Bereits 14 Jahre früher schrieb der Chemiker Frederick Bayliss am 15. April 1905: „It’s a delightful omen for physical chemistry to find English physiologists of your standing bringing their attention to this field [*i. e.* the kinetics of tryptic action]. Please go on working at things like this!“ Bayliss Papers, GC/223/A/2, Wellcome Collection London. Pfäundler (1905), S. 2 und Diels (1919), S. 3 erwähnten die Funktion der Physik und Chemie als Hilfswissenschaften der Biologie ebenfalls freimütig.

<sup>81</sup> Asher (1922), S. 193 identifizierte „innere wie auch historische“ Beziehungen zwischen der Physikalischen Chemie und der Physiologie: Der Gründer der Physikalischen Chemie, Jacobus Henricus van ’t Hoff, habe Probleme behandelt, die von dem Pflanzenphysiologen Pfeffer aufgestellt und weitgehend experimentell geklärt worden seien. Weitere Fundamente des Fachs hätten die Physiologen Frans Donders und Carl Ludwig gelegt. Auch Nernst (1913), S. 130–131 hatte hervorgehoben, „daß gerade pflanzenphysiologische Forschungen, u. a. diejenigen von Traube, de Vries und besonders Pfeffer, den Anlaß zur näheren Untersuchung des osmotischen Druckes boten, dessen Gesetze die Grundlage der modernen Theorie der Lösungen bilden“.

<sup>82</sup> Zsigmondy (1920), S. 4.

„Physiologie der Pflanzen und Tiere, die allgemeine Zytologie, die verschiedenen medizinischen Wissenszweige“ alle von der „physiko-chemischen Erforschung des Protoplasmas die Lösung mancher bisher aussichtslos verworrener Rätsel“.<sup>83</sup>

Die in den Fallkapiteln beleuchteten Projekte sind sowohl von der organisch-chemischen Tradition Fischers und Willstätters als auch von der physikochemischen Tradition Arrhenius' beziehungsweise der Kolloidchemie geprägt: Die Organiker Kögl, Koepfli, Robinson und Todd betrieben Naturstoffchemie, während Hecht und die biologisch-physikalische Arbeitsgemeinschaft Ressourcen der Physiologie mit solchen der Physikalischen Chemie verbanden.

### 2.2.3 Physiologie: Lebensäußerungen und ihre physico-chemische Basis

Während einzelne Physiker und Chemiker eingeräumt hatten, dass biologische Forschung für ihre Arbeit relevant ist, schrieb der britische Physiologe Edward Sharpey-Schafer im *Nature*-Jubiläumsband: Der Fortschritt seines Fachs korreliere aktiv mit der parallel laufenden Entwicklung der Physik und Chemie, „the sciences upon which physiology is based“.<sup>84</sup> Auch Max Verworn schrieb in seinem *Handwörterbuch*-Eintrag zur Physiologie, „[w]enn die Aufgabe der Physiologie in der mechanistischen Analyse der Lebensäußerungen besteht, so ist es klar, daß diese Analyse nur mit den Mitteln der exakten Naturforschung, wie sie besonders von der Physik und Chemie entwickelt sind, erfolgen kann“.<sup>85</sup>

Gemäß dem allgemeineren *Handwörterbuch*-Eintrag zur Biologie analysiert die Physiologie die „Funktionsweise der Einzelorganismen“. Mit Blick auf einzelne Organe, Gewebe, oder Zellen untersuche sie die „Vorgänge des Stoffwechsels, des Kraftwechsels und der Formbildung“.<sup>86</sup> Die Ziele und Methoden der Biologie hatten sich laut dem amerikanischen Genetiker Raymond Pearl seit dem späten 19. Jahrhundert

<sup>83</sup> Spek/Weber (1926), S. ii.

<sup>84</sup> Sharpey-Schafer (1919), S. 207.

<sup>85</sup> Verworn (1912), S. 878.

<sup>86</sup> Hesse (1912), S. 1142–1143. Lankester (1919), S. 199 zufolge studierten Physiolog\*innen die Aktivitäten des Organismus. Für einen Überblick über die Historiografie der Physiologie siehe Kremer (2009) und Johnson (2019). Erst in der zweiten Auflage des *Handwörterbuchs* schrieb Hesse (1931), S. 991 zur Genetik, sie behandle als Spezialfall „die Bedingtheit der Formbildung durch die von den Eltern übernommenen Erbfaktoren (Gene) und deren Beschaffenheit, Lokalisierung und Wertigkeit“. Hesse (1912), S. 1139 zählte zur Biologie außerdem die Morphologie, Evolution, Ökologie, Zoologie, Botanik, Psychologie und Anthropologie, die Protistenkunde, Mykologie, Entomologie, Ornithologie und Paläontologie. In Frankreich setze man „Biologie“ gerne mit der Physiologie gleich, erklärte er weiter, und in England mit der Abstammungslehre und Selektionstheorie. Für Charakterisierungen des Fachs durch amerikanische Autoren siehe etwa Pearl (1922), S. 586 oder Kellogg (1923), S. 373. Verworn (1912), S. 873 schlug vor, den „neueren“ Begriff Biologie zu gebrauchen als alle einzelnen Wissenschaften umfassend, „die sich mit irgendeinem Problem des organischen Lebens beschäftigen“.

stark verändert: Probleme der Morphologie und Taxonomie treibe die Studierenden kaum mehr um. Mittlerweile interessiere man sich für dynamische statt statische Phänomene und arbeite hauptsächlich experimentell.<sup>87</sup> Nach dem Ersten Weltkrieg etablierte sich die experimentelle Biologie neben der Evolutionsbiologie als wichtiger Pfeiler des Fachs.<sup>88</sup>

In den vergangenen Jahrzehnten habe man in der Physiologie weit tiefere Einblicke in die Lebensprozesse erhalten, als man sich 1869 hätte träumen lassen, schreibt Sharpey-Schafer. Seine Aufzählung von Erfolgen vermittelt einen Eindruck von der Art der Einsichten, auf die das Fach zielte:

Fifty years ago nothing was known of the constitution of the proteins or of the manner in which they are built up into the tissues. The mode of action of the heart and the factors which regulate circulation and respiration were still obscure. The localisation of functions in the brain had not been discovered. The important changes which cells undergo in the performance of their functions and in multiplication were unknown.<sup>89</sup>

Man habe viel darüber gelernt, wie das Zentralnervensystem arbeitet und physiologische Prozesse steuert. Völlig neu sei das Wissen um die Stoffe, die der Körper zur Regulierung seiner Aktivitäten produziert, die Hormone.<sup>90</sup> Den (für die in Kapitel 4 behandelte Forschung zentralen) Begriff „Hormon“ sucht man in den 1912 erschienenen *Handwörterbuch*-Einträgen zur Biologie und Physiologie noch vergeblich, genau wie die Begriffe „Mendelismus“ oder „Gen“. In der *Nature*-Jubiläumsausgabe hingegen berichtete William Bateson über die Entwicklung der Genetik.<sup>91</sup> Pearl betrachtete Bateson als führenden Vertreter des Fachs – und dieses als „the reigning mode in present-day biology“.<sup>92</sup> Ein Problem ignorierte die Genetik aber völlig:

It is altogether usual in current discussions of variation and heredity to neglect completely everything which comes between the two end terms of the ontogenetic series, the germ cell on the one hand, and the adult soma on the other. [...] It is astonishing how little has been done on these extremely obvious problems.<sup>93</sup>

<sup>87</sup> Pearl (1922), S. 582–586.

<sup>88</sup> Abir-Am (1997), S. 495.

<sup>89</sup> Sharpey-Schafer (1919), S. 207. Schon Verworn (1912), S. 878 schrieb, die Physik und die Chemie, insbesondere die Physikalische Chemie, habe „der allgemeinen Physiologie zahlreiche neue methodisch wichtige Mittel an die Hand gegeben“ und so sei diese zu „einer immer tieferen Erkenntnis des Stoffwechsels und Energieumsatzes in der lebendigen Substanz gelangt“.

<sup>90</sup> Sharpey-Schafer (1919), S. 208.

<sup>91</sup> Bateson (1919), S. 215: „[M]ost important is a determination of the moment or moments at which segregation may occur. To the solution of this problem most of the investigations contribute.“ Bateson, der den Begriff „Genetik“ 1905 eingeführt hatte, forschte seit 1910 an der John Innes Horticultural Institution, nachdem er vergeblich versucht hatte, das Fach Genetik an einer englischen Universität zu etablieren. Olby (2000), S. 69.

<sup>92</sup> Pearl (1922), S. 584.

<sup>93</sup> Pearl (1922), S. 591.

Kapitel 5 handelt von dem Versuch, diesen Vorgang zu beleuchten, am Beispiel der Blütenfarben-Ausprägung.

Die Physiologie sei nicht auf bestimmte Instrumente und Verfahren festgelegt, heißt es im *Handwörterbuch*. Vielmehr stehe ihr jede wissenschaftliche Methode zur Verfügung, „die gerade brauchbar ist und beiträgt zur Erreichung ihres großen Zieles, zur Erkenntnis des Lebens.“<sup>94</sup> Die Frage, ob sich physico-chemische Methoden zur Bearbeitung physiologischer Probleme eignen, wurde ganz unterschiedlich beantwortet. Behandle man diffizile lebende Zellen mit chemischen oder physikalischen Methoden, verahre man diese unweigerlich, gab ein amerikanischer Biochemiker zu bedenken.<sup>95</sup> Hechts Freund Crozier bestätigte, dass sich biochemische Vorgänge mit traditionellen chemischen Verfahren nicht untersuchen ließen.<sup>96</sup> Er glaubte indes, dass die Physikalische Chemie einen Weg bot, diese Hürde zu umgehen.<sup>97</sup>

Dass sich in Lebewesen abspielende Vorgänge auf dieselbe Weise untersuchen lassen wie solche in unbelebten Systemen, folgte für die Befürworter der physico-chemischen Biologie aus der Tatsache, dass sowohl belebte wie unbelebte Objekte aus Atomen und Molekülen zusammengesetzt sind. Der einstige Graben zwischen der Organischen und Anorganischen Chemie sei inzwischen verschwunden, schrieben die Autoren eines 1915 erschienenen Chemie-Lehrbuchs.<sup>98</sup> Analog dazu steht im *Handwörterbuch*, die „Gesetzmäßigkeiten, nach denen die Kohlenstoffverbindungen reagieren“, seien keine anderen, „als wir sie bei den übrigen chemischen Elementen und

---

94 Verworn (1912), S. 880. Ähnlich argumentierten Abderhalden (1921), S. 79 und der britische Physiologe Charles S. Sherrington (1906), S. 80: „Physiology must [...] be an eclectic study, borrowing her knowledge and her methods from many cognate studies. It can be said of her that she has no methods of her own, or that all methods are hers.“

95 McClendon (1917), S. 1: „The chemist who turns his attention to biological problems meets at the start a seemingly insurmountable barrier. All living matter being composed of cells, and the surface of the cell in such an unstable condition that it is changed by very mild physical or chemical treatment, the rough treatment necessary for chemical analysis is out of the question.“

96 Crozier (1924), S. 461: „[T]he quantities of reacting substances controlling protoplasmic activity may be extraordinarily minute, inaccessible; and [...] gross analysis is in any case impossible while the material is alive.“

97 Auch Asher (1922), S. 193 glaubte, dass die „Verbindungswissenschaft der physikalischen Chemie den besonderen Bedürfnissen der Biologie entgegen kommt“.

98 Morgan/Lyman (1915), S. 206: „The chemistry of carbon differs from the chemistry of the other elements mainly in the number and complexity of the substances formed by this element, for all chemical changes and the formation of all compounds follow the same laws.“

Verbindungen beobachten“.<sup>99</sup> Grundsätzlich spreche nichts gegen die Annahme, dass chemische Prozesse *in vivo* ähnlich ablaufen wie *in vitro*.<sup>100</sup>

Der britische Physiologe John Scott Haldane wiederum würdigte zwar den großen Nutzen physikalischer und chemischer Instrumente für die physiologische Forschung. Die Übernahme des Arbeitsmodus der physikalischen Wissenschaften kritisierte er hingegen scharf. Er hielt es für fehlgeleitet, nach den Ursachen physiologischer Phänomene zu fragen. Diese hingen in extremem Maße von verschiedensten Umweltbedingungen ab. Das Aufdecken einzelner kausaler Beziehungen helfe deshalb nicht, diese Vorgänge besser zu verstehen.<sup>101</sup> Abderhalden stimmte zu, dass sich in der Zelle ablaufende Vorgänge kaum untersuchen ließen:

In den Zellen und Geweben haben wir im Gegenteil unendlich mannigfaltige Bedingungen und Vorgänge, die alle unter einander in Abhängigkeit stehen und wieder die Bedingungen für andere Reaktionen schaffen. Die große Fülle von Erscheinungen im Zellleben ist es, die es uns so schwer macht, Gesetzmäßigkeiten aufzufinden und jedem Vorgang bis in alle seine Einzelheiten zu folgen.<sup>102</sup>

Er zog daraus aber andere Schlüsse als Haldane. Abderhalden hielt an der Forderung fest, dass physiologische Vorgänge kausal zu erklären sind.<sup>103</sup> Durch die künstliche Vereinfachung des Untersuchungssystems könne man die Versuchsbedingungen kontrollieren, gezielt verändern und aus dem Versuchsergebnis kausale Schlüsse ziehen.<sup>104</sup>

Haldane gegenüber standen Biolog\*innen (zu ihnen gehörte auch sein Sohn J. B. S. Haldane), die argumentierten, ihre Ziele seien jenen der Physik und Chemie sehr ähnlich – und damit auch ihre Arbeitsweise.<sup>105</sup> Dieser Aussage begegneten wiederum viele Physiker\*innen und Chemiker\*innen mit Skepsis. Ihrer Ansicht nach scheitert das Vorhaben, die physico-chemische und biologische Forschung zu verbinden, an der

---

<sup>99</sup> Hesse (1912), S. 1140. Es sei bekannt, dass sich lebende und nicht lebende Materie in vielerlei Hinsicht ähnlich verhalten, stimmte Arrhenius (1915), S. 20 zu: „Now it has been found in so many cases that the laws of general mechanics, those of the indestructibility of matter and energy and those of osmotic pressure, are absolutely as valid for living as for dead matter, that many scientists regard it as an evident truth that life is in reality only a form of matter and motion.“ Auch Morgan (1927a), S. 218 schrieb: „Living things, as we know, contain no chemical elements that are not found in the inorganic world.“

<sup>100</sup> Arrhenius (1915), S. 23.

<sup>101</sup> Haldane (1916), S. 620: „He who looks for definite ‚causal chains‘ in physiological phenomena finds in place of them a network of apparently infinite complexity.“

<sup>102</sup> Abderhalden (1921), S. 79.

<sup>103</sup> Abderhalden (1921), S. 79–80.

<sup>104</sup> Abderhalden (1921), S. 79: „Erst dann, wenn wir alle Bedingungen beherrschen und eindeutig feststellen können, daß die Veränderung einer Bedingung wirklich ausschließlich diese eine betrifft, sind klare Schlußfolgerungen möglich.“

<sup>105</sup> Livingston (1917), S. 4 zufolge zerlegen Physiolog\*innen wie Physiker\*innen komplexe Prozesse in deren Bestandteile, und Abderhalden (1920), S. 10 legte dar, der mit physico-chemischen Methoden arbeitende Physiologe wolle wie die Vertreter der physikalischen Wissenschaften einzelne Prozesse lokalisieren und studieren.

mangelnden Präzision biologischer Studien.<sup>106</sup> Physiker würden „aus Furcht vor unreinen Bedingungen die Hand“ von biologischen Problemen lassen.<sup>107</sup> Einige Biologen beteuerten zwar, quantitativ zu arbeiten.<sup>108</sup> Die Bedenken bezüglich der Kontrollierbarkeit biologischer Vorgänge verschwanden damit aber nicht.<sup>109</sup>

Autoren, die die enge Beziehung der Fächer Physik und Chemie hervorhoben, betonten gleichzeitig die Kluft zwischen diesen beiden Fächern und der Biologie: Diese befasse sich mit den komplexen Erscheinungen des Lebens, während die physikalischen Wissenschaften die grundlegenden Phänomene der Materie erforschen.<sup>110</sup> Diese Disziplinengrenze, hielt ein österreichischer Zoologe entgegen, bilde wohl kaum eine „ebensolche Scheidung in den Erscheinungen der Natur“ ab – zumal sich Verrichtungen nicht von der Kraft und die Formbildung nicht von den Stoffen trennen lasse. Bei jeder biologischen Studie müsse also „dem Objekte nach stets Physik und Chemie mitbeteiligt sein.“<sup>111</sup> Die Anwendung physico-chemischer Überlegungen auf biologische Vorgänge stehe aber noch ganz am Anfang, schrieb ein deutscher Chemiker 1924.<sup>112</sup> Dass sich Vertreter\*innen der biologischen und physikalischen Wissenschaften nicht schon längst intensiver austauschten, hielt Beutner für ein Artefakt der disziplinären Organisation der Wissenschaft. Entsprechend riet er dazu, disziplinäre Grenzen zu überwinden und nach Verbindungen zwischen verschiedenen Fachgebieten zu suchen.<sup>113</sup>

---

**106** Forbes (1920), S. 331: „The physicist [...] is apt to think [vital phenomena] are too vague and too impossible of quantitative study to merit his notice.“

**107** Pringsheim (1929), S. 949. Andere würden „die Schwierigkeiten der biologischen Probleme unterschätzen“.

**108** Morgan (1926b), S. 1: „[B]oth the chemist and the student of heredity – the geneticist – have reached their conclusions from numerical and quantitative data. The theories justify themselves in so far as they permit numerical and quantitative prediction of a specific kind.“

**109** So schrieb etwa der amerikanische Chemiker Virgil F. Payne (1931), S. 578: „On account of the difficulties involved in establishing controls and in accumulating tested knowledge the workers in the simpler sciences are prone at times to deny the biologist unqualified admission to the science fraternity.“

**110** Kimball (1917), S. 1: „The study of nature includes two great divisions, biological and physical sciences.“ Lecher (1919), S. 1 definierte die Physik als „die Lehre von den Bewegungen nicht lebender Körper“ und grenzte sie damit von der Biologie ab.

**111** Prizibram (1926), S. 6. Beutner (1920), S. 157 meinte gar: „Wenn wir heute noch zwischen Physik und Physiologie unterscheiden, so geschieht dies also nicht aus inneren Gründen, sondern der äußeren Zweckmäßigkeit halber.“

**112** Freundlich (1924), S. 239.

**113** Beutner (1920), S. 157 bedauerte, dass sich Spezialgebiete „hermetisch“ gegeneinander abschlossen. Der Gedanke, dass sich das Verbinden verschiedener Fächer lohnt, war keinesfalls neu. So hatte etwa der österreichische Pflanzenphysiologe Julius Wiesner (1905), S. 126 behauptet: „[D]er größere Fortschritt der Wissenschaft [liegt] in dem Verbinden der durch die Einzelnsforschung errungenen Resultate. Nicht nur die Verbindung der Erfahrungen im Detailgebiete, insbesondere die Berührung einer Wissenschaft mit den anderen Wissenschaften, bringt die reichste Ernte für alle sich berührenden oder durchdringenden Teile.“ Siehe Musil-Gutsch/Nickelsen (2020) für eine Analyse von Wiesners Kooperation mit Vertretern der Geisteswissenschaften.

### 2.3 Disziplinenübergreifende Modelle von Mechanismen

Über Sinn und Unsinn der Zusammenführung physico-chemischer und biologischer Forschung wurde zu Beginn der Zwischenkriegszeit also kontrovers diskutiert. In dieser Atmosphäre entschlossen die Akteure der Fallstudien, die Ressourcen verschiedener Disziplinen zu kombinieren. Damit erfüllt ihre Arbeit die Kriterien, die der Sozialhistoriker Harvey J. Graff an interdisziplinäre Forschung stellt: „interdisciplinary research integrates elements of a wide range of disciplines“.<sup>114</sup> Graffs Definition wirft zwei Fragen auf: die nach dem Wesen der Integration und jene nach der zweckmäßigen Auflösung von „Disziplin“. Fächer wie Chemie, Physik oder Biologie lassen sich weiter aufteilen in Subdisziplinen, Forschungsfelder und Spezialgebiete. Außerdem wandeln sich Disziplinen über die Zeit. Gerade die Biowissenschaften transformierten sich im frühen 20. Jahrhundert erheblich.<sup>115</sup> Wann und wo genau sich neue Fächer institutionell etablierten, hing von kontingenten lokalen Faktoren ab.<sup>116</sup> Um zu untersuchen, wie Forscher\*innen Elemente der biologischen und physikalischen Wissenschaften kombinierten, reicht eine grobe Zuordnung der Ressourcen, Fähigkeiten, Ziele und Normen zu den Fächern Biologie, Physik oder Chemie. Diese Zuordnung lässt sich etwa mit Verweis auf zeitgenössische Lehrbücher oder Review-Artikel stützen.<sup>117</sup>

114 Graff (2015), S. 4. Mit einer ähnlichen Definition arbeitet Newell (2001), S. 2. Der Online-Eintrag des Oxford English Dictionary zur Interdisziplinarität lautet nach Kaiser/Kronfeldner/Meunier (2014), S. 60: „[Interdisciplinarity involves] contributing to, or benefiting from, two or more disciplines.“

115 Ash (2019), S. 621. Zur Komplexität und Fluidität der Fächerunterteilung in den Biowissenschaften während der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts siehe auch Kay (1989a), S. 4: „Frequently, the boundaries which separate physiology, biochemistry, and biophysics are not only blurred, but also overlap with other fields such as botany, genetics, cytology, pathology, microbiology, immunology, and molecular biology.“

116 Das lässt sich an Hechts Fall besonders gut illustrieren. Für diesen sollte an der Columbia University eigentlich eine Professur für „General Physiology“ geschaffen werden. Dann wich man jedoch auf den noch wenig geschärften Begriff „Biophysics“ aus – aus Rücksicht auf die ebenfalls Physiologie betreibenden Mediziner. Crozier erklärte Hecht am 22. März 1926: „The ‚biophysics‘ is merely a method of dodging trouble with P[hysician] and S[urgeon] ,physiologists.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1925–1926)“, CUA New York. Wie sich Vertreter\*innen der Allgemeinen Physiologie intellektuell und institutionell von der Medizin abgrenzten, untersuchen Kohler (1982) und Kay (1993).

117 Die häufig angetroffene Auslegung von Interdisziplinarität als Zusammenarbeit von Akteuren heterogener institutioneller Affiliation wäre nicht nur uneindeutig, sondern auch zu streng für unsere Zwecke. Biophysik und Biochemie werden hier als Fächer aufgefasst, in denen interdisziplinär gearbeitet wurde, obwohl es dafür eigene Institute und Zeitschriften gab. Da die Studie nicht auf die Identifizierung lokaltypischer Faktoren zielt, die zur Gründung von Instituten bestimmter Benennung führten, ist eine feine Fächer-Unterscheidung nicht notwendig. So lässt sich auch die Schwierigkeit umgehen, dass sich die Disziplinenzugehörigkeit von Akteuren ist nicht immer leicht bestimmen lässt. Hecht zum Beispiel hatte Mathematik und Zoologie studiert, in Laboratorien für Biochemie, Physik, Physikalische Chemie, Physiologie und Biophysik gearbeitet, hauptsächlich im *Journal of General Physiology* publiziert, aber auch in einem Handbuch für experimentelle Psychologie.



Aufwendiger und spannender zu klären ist die Frage, *was* im Zuge interdisziplinärer Forschung *wie* integriert wird.<sup>118</sup> Als Relata der Integration findet man in der Literatur neben den bereits erwähnten Expertisen und Perspektiven auch Felder, Methoden, Daten, Forschungsansätze, Ideen und Normen.<sup>119</sup> Ein klassischer Referenzpunkt der wissenschaftsphilosophischen Debatte zur Integration ist ein Artikel von Lindley Darden und Nancy Maull aus dem Jahr 1977.<sup>120</sup> Die beiden kritisierten die Art und Weise, wie die Wissenschaftsphilosophie der 1960er- und 1970er-Jahre disziplinäre Beziehungen analysiert.<sup>121</sup> Die damals heiß diskutierte Frage, ob zwischen den Theorien verschiedener Fächer ein Verhältnis der derivativen Reduktion besteht, hielten Darden und Maull für fehlgeleitet. Stattdessen interessierten sie sich für die Beziehungen zwischen den in verschiedenen Feldern untersuchten Entitäten und Vorgänge. Folgende Beispiele für solche Beziehungen führten sie auf:

---

**118** Green/Andersen (2019), S. 728. Bei Ankeny/Leonelli (2016), S. 19 ist die Rede von „multidisciplinary efforts, where successful collaboration involves the harmonious merging of different types of expertise and disciplinary training.“ O'Rourke/Crowley/Gonnerman (2016), S. 62 argumentieren, dass die Lösung komplexer Probleme die konstruktive Kombinierung – oder *Integration* – verschiedener Perspektiven voraussetzt. Mäki/MacLeod (2016), S. 324 und Grüne-Yanoff (2016) hingegen betrachten Integration nicht als notwendiges Kriterium für Interdisziplinarität.

**119** Siehe etwa Brigandt (2013), S. 461 und (2010), S. 296–297, der explanatorische Integration definiert als Integration von Ideen und Erklärungen verschiedener Disziplinen zur Formulierung einer umfassenden Erklärung für ein komplexes Phänomen. Zur Integration von Fachgebieten siehe Gerson (2013); von Methoden O'Malley (2013); von Ansätzen Griesemer (2013); von Daten Leonelli (2013); und explanatorischer Normen Love/Lugar (2013). Verbreitet scheint die Vorstellung einer Pluralität von zu integrierenden Faktoren zu sein. Mahner/Bunge (2000), S. 112 zufolge bedarf es „der Integration von Ansätzen, Daten, Hypothesen und sogar ganzer Forschungsgebiete“.

**120** Brigandt (2013), S. 462 bezeichnete den Artikel als Meilenstein der Debatte. Die darin besprochene Integration von Feldern und die Möglichkeit der konzeptionellen und methodologischen Vereinheitlichung steht weiterhin im Zentrum der philosophischen Diskussion. Mäki/MacLeod (2016), S. 323.

**121** Erstens wurden Disziplinen gerne mit Theorien und Gesetzen gleichgesetzt. Darden/Maull (1977), S. 44 schlugen stattdessen vor, wissenschaftliche Felder umfassender zu konzipieren, nämlich als voneinander abgegrenzte Forschungsgebiete mit eigenen Problemen, Methoden und Vorstellungen akzeptabler Problemlösungen. Siehe dazu auch Darden (1991), S. 94. Zweitens drehte sich die philosophische Debatte um die Frage, ob sich zwischen den Theorien verschiedener Fächer ein Verhältnis der derivativen Reduktion herstellen lässt. Nagel (1961), S. 338 etwa diskutiert, ob es grundsätzlich möglich sei, die Biologie auf Physik und Chemie zu reduzieren. Unter Reduktion verstand er „the explanation of a theory or a set of experimental laws established in one area of inquiry, by a theory [...] formulated for some other domain“ – eine Definition, die Schaffner (1967), S. 137 fast wörtlich übernahm. Um die Frage der Reduzierbarkeit zu beantworten, musste man laut Nagel (1961), S. 433 erstens die Anschlussfähigkeit der Begriffe der biologischen Gesetze an physico-chemische Begriffe klären. Zweitens sei zu prüfen, ob sich die biologischen Gesetze aus den physico-chemischen ableiten lassen (S. 434). Nagel kam zum Schluss, dass die Frage eine offene sei. Rein logisch spreche nichts gegen die Reduzierbarkeit der Biologie auf die Physik und Chemie. Um eine abschließende Antwort zu erhalten, seien weitere experimentelle und logische Untersuchungen nötig (S. 435). Darden/Maull (1977), S. 48 hielten dagegen, dass zwischen wissenschaftlichen Feldern kein Nagel'sches Reduktionsverhältnis bestehen kann, denn Techniken, Ziele und Normen ließen sich nicht auseinander ableiten. Ein Feld könne unmöglich in einem anderen logisch enthalten sein.

- (1) A field may provide a *specification of the physical location* of an entity or process postulated in another field. For example, [...] the chromosome theory of Mendelian heredity postulated that the Mendelian genes were in or on the chromosomes; cytology provided the physical location of the genes. With more specific knowledge, the theory explained the relation in more detail: the genes are part of (in) the chromosomes. Thus, the relation became more specific, a *part-whole* relation.
- (2) A field may provide the *physical nature* of an entity or process postulated in another field. Thus, for example, biochemistry provided the physical nature of the repressor, an entity postulated in the operon theory.
- (3) A field may investigate the *structure* of entities or processes, the *function* of which is investigated in another field. Physical chemistry provides the structure of molecules whose function is described biochemically.
- (4) Fields may be linked *causally*, the entities postulated in one field providing the causes of effects investigated in the other. For example, the theory of allosteric regulation provides a causal explanation of the interaction between the physicochemical structure of certain enzymes and a characteristic biochemical pattern of their activity.<sup>122</sup>

Gelingt es, Beziehungen dieser Art empirisch nachzuweisen, werde dadurch nicht das eine Feld auf das andere reduziert. Vielmehr werde etabliert, dass zwischen den in den betreffenden Feldern untersuchten Entitäten oder Prozessen ein bestimmtes Verhältnis besteht, etwa ein Kausal-, Teil-Ganzes- oder Struktur-Funktions-Verhältnis.<sup>123</sup> Sätze, die solche Verhältnisse spezifizieren, bezeichneten Darden und Maull als *interfield theories*.<sup>124</sup>

122 Darden/Maull (1977), S. 49, Hervorhebungen im Original.

123 Im Logischen Positivismus galt die Theorienreduktion als Vehikel für die Vereinheitlichung der Wissenschaft. Laut Oppenheim/Putnam (1958), S. 4 ermöglicht der Vorgang der Reduktion die Annäherung an die Einheit der Sprache und der Gesetze. Im Idealzustand einer vereinheitlichten Wissenschaft verfüge man über ein allumfassendes Erklärungssystem. Darden/Maull (1977), S. 61 verstehen die Einheit der Wissenschaft nicht als eine Abfolge von Theorien-Reduktionen, „but rather as the bridging of fields by interfield theories“.

124 Darden/Maull (1977), S. 50: „[With new interfield theories,] new ideas are introduced to account for the relationships between the two different domains of the different fields.“ Und ebd., S. 48: „An interfield theory functions to make explicit and explain relations between fields.“ Und S. 59: „[Interfield] theories supply answers to theoretical problems by introducing new ideas about the relationship among items of different domains.“

### 2.3.1 Integration von Fächern über *interlocking*-Modelle

Das Konzept der *interfield theories* bietet sich aus mehreren Gründen für die Analyse der Fallbeispiele an. Zunächst ist Dardens und Maulls Vorstellung, dass zwischen Fächern konzeptionelle Verbindungen hergestellt werden, anschlussfähig an Äußerungen der historischen Akteure. So klagte Pringsheim, dass Biologen „meist allzulange warten“ müssten, „bis sich jemand findet, der die gedankliche Verknüpfung der beiden Gebiete [Physik und Biologie] vorzunehmen imstande ist“.<sup>125</sup> Zweitens sind mit dem Konzept Thesen dazu verbunden, *warum* Wissenschaftler\*innen auf die Idee kommen, interdisziplinär zu arbeiten. Feldübergreifende Theorien werden nach Darden und Maull von Forscher\*innen formuliert, die realisieren, dass sie sich für unterschiedliche Aspekte desselben Phänomens interessieren, oder auf Fragen stoßen, die sich mit den Ressourcen des eigenen Feldes nicht beantworten lassen.<sup>126</sup> Auf analoge Weise begründet Bechtel die Notwendigkeit interdisziplinärer Forschung: „One very common cognitive factor influencing a decision to cross disciplinary lines is a recognition that the problem one is encountering cannot be adequately dealt with within one’s own discipline.“<sup>127</sup> Für die Fallanalysen ergibt sich daraus folgende zu prüfende Hypothese: Um zur Überzeugung zu gelangen, auf die Ressourcen und Fähigkeiten anderer Disziplinen angewiesen zu sein, braucht es inhaltliche Prämissen von der Art der *interfield theories*.<sup>128</sup> Erst vor dem Hintergrund solcher Annahmen drängt es sich auf und ergibt es Sinn, auf die Ressourcen und Fähigkeiten anderer Fächer zurückzugreifen.

Der Gedanke, dass der Wunsch, epistemische Ziele normgerecht zu erreichen, die Annäherung von Fächern bewirkt, war Wissenschaftler\*innen des frühen 20. Jahrhunderts nicht fremd. So schrieb Mach zum Thema „Physik und Biologie“, verschiedene Wissensgebiete könnten „in engeren Kontakt treten, wenn bemerkt wird, daß die Lehren des einen durch jene des andern eine unerwartete Aufklärung erfahren“.<sup>129</sup>

125 Pringsheim (1929), S. 949.

126 Darden/Maull (1977), S. 49–50.

127 Bechtel (1986), S. 30. Ähnlich erklärte Gerson (2013), S. 516 die Integration von Forschungsmethoden: „Partial [epistemic and organizational] intersections form when some of the models, descriptions or procedures of one line [of research] become part of the work of another. Typically, this occurs when a problem posed in one specialty requires technical support from another.“ Siehe dazu auch Griesemer (2013), S. 328 oder Hardwig (1985). Auch laut Newell (2001) wird dann interdisziplinär gearbeitet, wenn ein Forschungsproblem nicht normgerecht innerhalb einer Disziplin gelöst werden kann. Wird das Problem durch bloße Addierung (ohne Integration) von Erkenntnissen mehrerer Disziplinen gelöst, spricht er von Multidisziplinarität.

128 Forschende aus Disziplin A gelangen zu der Überzeugung, Ressourcen oder Fähigkeiten von Disziplin B zu benötigen, aufgrund der Annahme, dass ein in B untersuchter Vorgang in einer relevanten Beziehung zu einem in A studierten Vorgang steht. Um den in A studierten Vorgang zu verstehen, muss diese Beziehung geklärt werden und dazu braucht es die Ressourcen und Fähigkeiten der Disziplin B.

129 Mach (1922), S. 69.

Der dänische Physiologe August Krogh wiederum erklärte: „There are many problems which can only be successfully attacked when experimental physiologists cooperate with histologists, with chemists or physicists or with clinicians.“<sup>130</sup> Ganz ähnlich äußerte sich ein amerikanischer Pflanzenphysiologe. Biologische Phänomene seien derart vielfältig, dass es der Beiträge verschiedener Fachexpertisen bedürfe, um diese zu studieren.<sup>131</sup>

Analog dazu argumentieren die *New Mechanists*, dass der Mechanismus eines biologischen Phänomens kaum von einem Feld alleine erforscht werden kann. Disziplinenverbindend ist die mechanistische Forschung ihrer Ansicht nach deshalb, weil die Ressourcen und Fähigkeiten unterschiedlicher Felder nötig sind, um Mechanismus-Schemata zu entwerfen und zu evaluieren.<sup>132</sup> Die in ein Schema einfließenden Annahmen seien oft feldübergreifende Annahmen, denn die Komponenten und das Phänomen des Mechanismus würden in der Regel in unterschiedlichen Fächern studiert.<sup>133</sup> Deshalb müssten sich Vertreter\*innen dieser Fächer zusammenschließen, um die Plausibilität der Annahmen zu prüfen.<sup>134</sup> Dabei würden die zu Beginn des Forschungsvorhabens formulierten feldübergreifenden Hypothesen im Laufe des Projekts genauer ausgearbeitet und getestet.<sup>135</sup>

Das Konzept der feldübergreifenden Theorien ist nicht nur anschlussfähig an die Thesen zur mechanistischen Forschung, sondern auch an allgemeinere Analysen davon, wie Elemente verschiedener Felder im Zuge interdisziplinärer Forschung integriert werden. Hanne Andersen und Susann Wagenknecht etwa schlagen vor, dass sich in verschiedenen Fächern etabliertes komplementäres Wissen über *interlocking*-Modelle und Konzepte integrieren lässt.<sup>136</sup> Den Begriff des *interlocking*-Modells über-

130 Krogh (1929), S. 204. Krogh riet, sich nicht von künstlichen Grenzen beirren zu lassen und zu tun, was immer nötig sei, um ein Problem ernsthaft anzupacken (S. 202).

131 Spoeher (1929), S. 460: „The biologist is confronted with such a multiplicity of phenomena and with such a diversified aggregation of physicochemical systems that he can hope to build a sound and well-grounded structure only through the contributions of a variety of craftsmen.“

132 Craver (2005), S. 393: „According to the mechanistic model of interfield integration, fields are integrated by adding constraints on the organization of a mechanism.“

133 Craver/Darden (2013), S. 21: „Different fields of biology are often (to a first approximation) associated with different levels.“ Und S. 164: „Different fields of biology have different experimental techniques and different accepted protocols that allow them to ask particular kinds of questions (and not others).“ Verschiedene Felder sind unterschiedlich gut ausgerüstet, um empirische Daten zu bestimmten kausalen und konstitutiven Beziehungen zu generieren, meint auch Bechtel (2008), S. 155.

134 „Interfield interactions of this sort are often crucial in discovery episodes“, so Craver/Darden (2013), S. 22.

135 Bechtel (1986), S. 47: „[O]ne should not expect such well-worked out theories at the initiation of a cross-disciplinary research endeavor. Rather, one should expect suggestive frameworks that will need to be elaborated and tested.“

136 Andersen/Wagenknecht (2013), S. 1888. Dass die beiden an Darden und Maull anknüpfen, zeigt das Beispiel, das sie wählten, um zu illustrieren, wie Wissen verschiedener Fächer über ein *interlocking*-Modell integriert wird: „Scientist C comes to know that ‚the chromosomes are the physical location of the genes‘ by interlocking the observed chromosomes with the hypothesized entity responsible for the observed

nahmen sie von Nancy Nersessian und Christopher Patton, die damit auf die zahlreichen Dimensionen hinweisen, die in interdisziplinärer Forschung in Modellen ineinandergreifen: Modelle verbinden Konzepte, Methoden, Materialien und Experimente verschiedener Fächer, sie bestimmen die Forschungsplanung und ermöglichen Schlussfolgerungen.<sup>137</sup> Dabei haben *interlocking*-Modelle jeweils zwei Gesichter, ein mentales und ein materielles. Im Zuge interdisziplinärer Forschung werden materielle und mentale Modelle konstruiert und manipuliert.<sup>138</sup> Diese Vorstellung lässt sich direkt auf die Auffassung der *New Mechanists* zur Umsetzung mechanistischer Forschungsvorhaben übertragen. Dabei erfüllt das Mechanismus-Schema die Rolle eines mentalen *interlocking*-Modells und das biologische Versuchsobjekt, in dem der Zielmechanismus operiert, jene des materiellen *interlocking*-Modells. Betrachten wir nun zum Schluss, welche Forschungshandlungen den *New Mechanists* zufolge geeignet sind, um die Mechanismen biologischer Phänomene aufzudecken.

### 2.3.2 Zu klärende *intralevel*- und *interlevel*-Beziehungen

In mechanistischen Forschungsprojekten werden hypothetische Mechanismus-Schemata konstruiert, evaluiert und revidiert, bis diese hinreichend tiefgründig, vollständig und korrekt sind.<sup>139</sup> Ziel mechanistischer Forschung ist die Formulierung eines *how actually*-Schemas, das die Struktur des in der Natur wirkenden Zielmechanismus abstrakt wiedergibt.<sup>140</sup> Dazu wird zunächst das Explanandum-Phänomen umfassend charakterisiert und anschließend ein vorläufiges *how possibly*-Schema entworfen. Bei der Evaluierung dieses Schemas werden konzeptionelle und empirische Hinweise aufgedeckt, die den Raum möglicher Mechanismen für das Phänomen eingrenzen.<sup>141</sup>

Im Laufe dieser Art von Forschung werden sowohl Fächer als auch Daten und Vorgänge zusammengeführt. Für Machamer, Darden und Craver ist der springende Punkt mechanistischer Erklärungen, dass sie Vorgänge, die auf verschiedenen Ebenen ablaufen, in Beziehung zueinander setzen: „It is the *integration* of different levels into pro-

---

hereditary patterns.“ Bechtel/Hamilton (2007), S. 405 hatten feldübergreifenden Theorien eine analoge Rolle zugeschrieben: „[Interfield theories serve] to bridge existing disciplines, allowing practitioners in each discipline to utilize techniques developed and knowledge procured in the other.“

137 Nersessian/Patton (2009), S. 750.

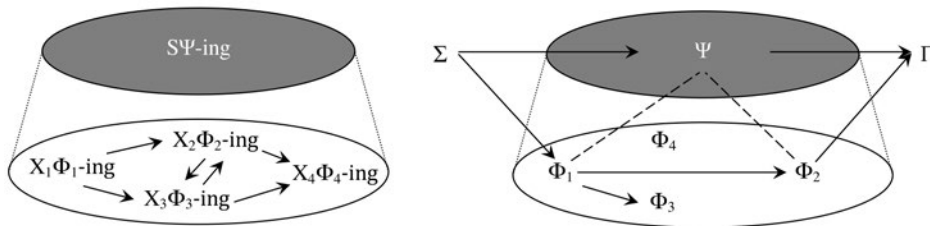
138 Nersessian/Patton (2009), S. 756.

139 Craver/Darden (2013), S. 7. Craver/Tabery (2019), Section 3.3.1: „[T]he requisite ‚accuracy‘ of a mechanistic model can vary considerably from one pragmatic context to another.“

140 Craver/Darden (2013), S. 35, 247–248. Die beiden erklären außerdem auf S. 9: „The very idea that schemas are evaluated in terms of their *correctness* presumes that there is a fully instantiated target mechanism in the world and that one can assess the degree of fit or mapping between items in the schema and items in the target mechanism.“

141 Craver/Darden (2013), S. 8–9 sowie Darden (2018), S. 258.

ductive relations that renders the phenomenon intelligible and thereby explains it.“<sup>142</sup> Und sie bekräftigen: „It is central to our view of mechanistic biology that [...] a central goal in mechanistic science is to *integrate* levels of mechanisms.“<sup>143</sup> Ein Mechanismus-Schema verbindet notwendigerweise verschiedene Ebenen, weil es das Verhalten von Entitäten mindestens zweier Ebenen beschreibt: das Phänomen, also das Verhalten des Systems auf der Makroebene sowie jenes der Entitäten auf der Mikroebene (Abb. 2.2).<sup>144</sup> Entsprechend sind in mechanistischen Forschungsprojekten zwei Arten von Beziehungen zu klären: konstitutive und kausale.<sup>145</sup> Erstere beschreiben die Relation zwischen dem Phänomen auf der Makro- und den Entitäten und Aktivitäten auf der Mikroebene, zweitere die Relation zwischen den Entitäten und Aktivitäten innerhalb einer Ebene.<sup>146</sup>



**Abb. 2.2** Abstrakte Darstellungen von Mechanismen, adaptiert nach Craver (2007), S. 7, links, und nach Baumgartner/Casini/Krickel (2020), S. 420, rechts.  $\Psi$  steht für das Phänomen, also das Verhalten des Systems  $S$  auf der Makroebene.  $\Phi$  bezeichnet das Verhalten der Komponenten  $X$  auf der Mikroebene. Die gestrichelten Linien in der rechten Darstellung zeigen Konstitutionsverhältnisse an. Die gepunkteten Linien verdeutlichen, dass das Geschehen der Makroebene auf jenem der Mikroebene superveniert. Die Pfeile links repräsentieren Aktivitäten und jene rechts Kausalverhältnisse.

142 Machamer/Darden/Craver (2000), S. 23. Meine Hervorhebung.

143 Craver/Darden (2013), S. 25. Meine Hervorhebung.

144 Craver (2005), S. 390: „First, the interlevel relationship in mechanistic hierarchies is a relationship between a mechanism and its phenomenon.“ Bechtel (2008), S. 148 wählt leicht abweichende Begriffe: „When dealing with a mechanism, investigators are dealing with two different levels of entities (the mechanism itself and its parts).“ Laut Craver/Darden (2013), S. 65–66 und Craver/Tabery (2019), Section 3.1 gibt es neben konstitutiven mechanistischen Erklärungen auch ätiologische mechanistische Erklärungen, die die kausale Geschichte des Explanandum-Phänomens beschreiben statt die dem Phänomen zugrunde liegenden Vorgänge. Garson (2018), S. 106–107 spricht von zwei unterschiedlichen Stilen der Erklärung und Kaiser (2018), S. 124–126 fasst zusammen: „[E]tiological mechanisms *cause* their phenomena, whereas constitutive mechanisms *constitute* their phenomena.“ Ob man ein Phänomen als Effekt von Vorgängen auf der Mikroebene konzipiert oder als ein durch diese Vorgänge konstituiertes Ereignis, ist eine Frage der Darstellung. Ätiologische und konstitutive Mechanismus-Darstellungen lassen sich ineinander überführen, wie Darstellungen des Mechanismus der Proteinsynthese illustrieren.

145 Bechtel (2008), S. 155: „To present such an account an investigator must both identify the relevant intralevel causal relations and determine the constitutive relations between parts and the whole mechanism.“

146 Craver/Bechtel (2007), S. 550. Kausale Verbindungen werden auf zwei Ebenen studiert, erklärt Bechtel (2008), S. 149: „with mechanisms we have descriptions of causal relations at two levels, one focusing on what the whole mechanism is doing and the other on what the parts are doing“.

Die Plausibilität solcher in das Mechanismus-Schema einfließenden Annahmen zu Kausal- und Konstitutionsverhältnissen wird den *New Mechanists* zufolge durch Experimente an biologischen Systemen geprüft, in denen der zu erforschende Zielmechanismus mutmaßlich wirkt.

### 2.3.3 Experimente als Schema-Tests

Die Vorstellung, dass sich im Lebewesen wirkende Mechanismen durch kontrolliertes Experimentieren erforschen lassen, war Anfang des 20. Jahrhunderts weit verbreitet. Verworn etwa schrieb 1912: „Der enorme Wert der experimentellen Methode liegt hier wie in der Physik und Chemie darin, daß man durch planmäßige Abänderung der einzelnen Bedingungen des Vorgangs den Mechanismus seines Zustandekommens immer tiefer erforschen kann.“<sup>147</sup> Verworn beschrieb zwei Methoden zur Erforschung von Mechanismen: die Eliminations- und die Reizmethode. Bei der ersten erkenne man die physiologische Bedeutung eines zu untersuchenden Teils „aus den Ausfallsymptomen, die nach Exstirpation oder anderweitiger Ausschaltung desselben im Gesamtbetriebe des Organismus auftreten“. Die Reizmethode hingegen bringe die Funktion eines Teils „deutlicher zum Ausdruck, indem sie dieselbe künstlich steigert“.

Wie Verworn beschreiben auch die *New Mechanists* Experimente, in denen Versuchsobjekte manipuliert und die Auswirkungen dieser Manipulationen untersucht werden. Dabei unterscheiden sie zwischen Experimenten, in denen Annahmen zu kausalen Beziehungen geprüft, und solchen, in denen konstitutive Beziehungen erforscht werden. Kausalverhältnisse zwischen Komponenten derselben Ebene ermitteln Forscher\*innen laut Craver und Darden, indem sie ins Versuchssystem eingreifen, um eine oder mehrere mutmaßliche Ursachenvariablen zu verändern, und untersuchen, ob und wie sich dieser Eingriff auswirkt.<sup>148</sup> Dieser Darstellung nach versuchen Forscher\*innen, mutmaßliche Komponenten des Zielmechanismus zu manipulieren (zum Beispiel Entität  $X_1$  in Abb. 2.2, links). Anschließend bemühen sie sich, mit einer geeigneten Detektionsmethode zu ermitteln, ob sich infolge der Veränderung von  $X_1$  andere hypothetische Komponenten des Mechanismus (etwa  $X_3$ ) ändern.

Umstrittener ist die Frage, wie Thesen zur Konstitutionsbeziehung experimentell gestützt werden. Laut Craver und Darden braucht es dazu ebenenübergreifende Versuche, also Experimente, bei denen das Verändern von Elementen des Mechanismus und das Detektieren der Folgen der Intervention auf verschiedenen Ebenen erfol-

<sup>147</sup> Verworn (1912), S. 878.

<sup>148</sup> Craver/Darden (2013), S. 122. Diese Analyse stützt sich auf die von Woodward (2003) verteidigte manipulationistische Theorie der Kausalität. Siehe auch Craver (2007), S. 93–94, Kästner (2015), S. 156–157 sowie Serban/Holm (2020), S. 702–703.

gen.<sup>149</sup> In diesem Zusammenhang führte Craver das *mutual manipulability*-Kriterium (MM) der Konstitution ein, demzufolge dann hinreichend belegt ist, dass eine Entität  $X$  mit der Aktivität  $\Phi$  eine Komponente des Mechanismus für das Phänomen  $\Psi$  ist, wenn gezeigt wurde, dass (i)  $X$  mit  $\Phi$  in  $S$  enthalten ist, (ii) ideale Interventionen auf  $\Phi$  das Verhalten  $\Psi$  verändern und (iii) ideale Interventionen auf  $\Psi$   $\Phi$  verändern.<sup>150</sup>

Gegen diesen Vorschlag wurde unter anderem eingewendet, dass solche Experimente nicht realisierbar sind, weil man gar nicht gezielt auf eine einzelne Ebene des Mechanismus intervenieren kann. Mit einer Intervention  $\Sigma$  verändere man zwangsläufig mehrere Variablen, hier  $\Psi$  und  $\Phi_1$  (Abb. 2.2, rechts).  $\Sigma$  sei demnach nicht wie verlangt eine ideale Intervention.<sup>151</sup> Die Kritiker\*innen forderten indes nicht die Aufgabe der Idee, dass sich Konstitutionsverhältnisse über Interventionen etablieren lassen. Die Beziehung könne durch Intervention nachgewiesen werden, infolge derer sich pro Ebene und gleichzeitig nur eine Variable ändert.<sup>152</sup>

In Reaktion auf die Kritik konzipierten Craver, Stuart Glennan und Marc Povic die Beziehung zwischen dem Phänomen und dem Geschehen auf der Mikroebene neu. Ihrem Vorschlag zufolge wird das Phänomen durch ein Input- und ein Output-Ereignis zeitlich begrenzt: Es beginnt mit  $\Psi_{in}$  und endet mit  $\Psi_{out}$ . Durch die Instanziierung des  $\Psi_{in}$ -Ereignisses werde der Mechanismus zum Laufen gebracht, und durch das Messen von  $\Psi_{out}$  das Verhalten des Mechanismus als Ganzes detektiert. Das Problem der

**149** In sogenannten *bottom-up*-Experimenten werde auf eine Komponente der Mikroebene interveniert und ermittelt, wie sich diese Intervention auf das Verhalten des Systems auf der Makroebene auswirkt: In *Interferenz-Experimenten* vermindere, deaktiviere oder zerstöre man eine Komponente und prüfe anschließend, wie sich diese Intervention auf das Verhalten des Systems auswirkt. Craver/Darden (2013), S. 126 erklären: „If the component is in fact relevant to the phenomenon, then removing the component or otherwise inhibiting its behavior should make some difference to the phenomenon.“ Siehe auch Craver (2007), S. 144–152 und Bechtel/Richardson (2010), S. 19–20. In *Stimulierungs-Experimenten* rege man eine vermeintliche Komponente an und untersuche den Einfluss dieser Intervention auf das Phänomen. Craver/Darden (2013), S. 127. In *top-down*-Experimenten werde im Gegensatz dazu das Phänomen auf der Makroebene unterdrückt oder intensiviert und geprüft, wie sich dies auf die Entitäten und Aktivitäten der Mikroebene auswirkt. Craver (2007), S. 151–152; Darden/Craver (2013), S. 128–129.

**150** Craver/Tabery (2019), Section 3.2. Dass eine Veränderung des Verhaltens von  $X$  mit einer Veränderung des Verhaltens von  $S$  einhergeht, werde in sogenannten *bottom-up*-Versuchen gezeigt, und dass sich eine Veränderung des Phänomens  $\Psi$  in einer Veränderung von  $\Phi$  niederschlägt in *top-down*-Experimenten, so Craver/Bechtel (2007), S. 553. Siehe dazu auch Craver (2007), S. 146, Craver/Bechtel (2007) sowie Craver/Darden (2013), S. 126.

**151** Baumgartner/Casini/Krickel (2020), S. 422 meinen: „[I]n fact it is only possible to induce changes on upper and lower levels of a mechanism by fat-handedly targeting *both* levels on different causal paths.“ Hervorhebung im Original. Siehe auch Baumgartner/Casini (2017), S. 219, Romero (2015) und Kästner (2017), Kapitel 6. Zu den vier an ideale Interventionen gestellten Bedingungen siehe Woodward (2003), S. 98–99. „Fat-handed interventions“ erfüllen laut Romero (2015), S. 3745 zwei dieser Bedingungen nicht. In der Zwischenzeit hat Woodward (2015) die Kriterien guten, störfaktorfreien Manipulation angepasst. Der revidierten Auffassung nach können sich aufgrund einer guten Intervention mehrere Variablen ändern, falls zwischen diesen ein Supervenienz-Verhältnis besteht.

**152** Baumgartner/Casini/Krickel (2020), S. 419: „[A] single fat-handed horizontally surgical intervention can conclusively establish that its lower-level target constitutes its upper-level target.“



konstitutiven Relevanz bestehe nun darin, die Komponenten des Prozesses zu identifizieren, die auf dem Kausalpfad (oder den Kausalpfaden) zwischen  $\Psi_{in}$  und  $\Psi_{out}$  liegen.<sup>153</sup> Dazu würden Experimente durchgeführt, die zeigen sollen, dass Entität X und seine Aktivität  $\Phi$  durch  $\Psi_{in}$  verursacht werden, Ursachen für  $\Psi_{out}$  sind, und im Zuge der Herstellung von  $\Psi_{out}$  aus  $\Psi_{in}$  aktiviert oder verändert werden.<sup>154</sup> Craver, Glennan und Povic halten an der Idee fest, dass konstitutive Relevanz über *bottom-up*- und *top-down*-Versuche erschlossen wird. Ihrer Auffassung nach weisen Forscher\*innen über die Kombination folgender Versuchstypen nach, dass eine Entität X und ihre Aktivität  $\Phi$  konstitutiv relevant sind für den Mechanismus für  $\Psi$ :

*Bottom-up inhibitory experiments:* Delete or inhibit a component (X's  $\Phi$ -ing). Intervene to establish startup conditions  $\Psi_{in}$ . Measure  $\Psi_{out}$ . Evaluate thereby whether X and its  $\Phi$ -ing are necessary for  $\Psi_{in}$  to produce  $\Psi_{out}$ .

*Bottom-up excitatory experiments:* Intervene to stimulate X to  $\Phi$ . Measure  $\Psi_{out}$ . Evaluate whether one can control  $\Psi_{out}$  by manipulating X or its  $\Phi$ -ing. Evaluate thereby whether X and its  $\Phi$ -ing are causes of  $\Psi_{out}$ .

*Top-down excitatory experiments:* Bring about startup conditions  $\Psi_{in}$ . Measure X's  $\Phi$ -ing. Also measure  $\Psi_{out}$ . Evaluate thereby whether X and its  $\Phi$ -ing are changed when  $\Psi_{in}$  produces  $\Psi_{out}$ .<sup>155</sup>

Angesichts dieser Kontroverse zur Etablierung von Konstitutionsbeziehungen ist es umso spannender zu untersuchen, wie die historischen Akteure zu plausibilisieren versuchten, dass bestimmte biophysikalische oder biochemische Vorgänge einem bestimmten physiologischen Phänomen zugrunde liegen. In den Kapiteln 3 bis 6 wird nun untersucht, ob es den interdisziplinär forschenden Wissenschaftler\*innen tatsächlich darum ging, Mechanismus-Schemata zu plausibilisieren. Um dies zu entscheiden, untersuche ich, wie sie ihre Probleme konzipierten und wie sie vorgingen, um diese zu lösen: Glaubten die Forscher\*innen, feldübergreifende Beziehungen klären zu müssen, um ihre Ziele normgerecht erfüllen zu können?<sup>156</sup> Und handelte es sich

153 Craver/Glennan/Povic (2021), S. 8812.

154 Craver/Glennan/Povic (2021), S. 8821.

155 Craver/Glennan/Povic (2021), S. 8819. In demselben Artikel, S. 8822 ersetzen die Autoren das MM-Kriterium der konstitutiven Relevanz durch das *matched interlevel experiments*-Kriterium (MIE). Der Vorschlag irritiert: Einerseits verneinen die Autoren ausdrücklich die Möglichkeit ebenenübergreifender Kausalbeziehungen (S. 8814–8815). Andererseits verorten sie  $\Psi_{in}$  und  $\Psi_{out}$  und die zwischen diesen liegenden Entitäten und Aktivitäten auf unterschiedlichen Ebenen des Mechanismus: Sie verorten die Input-Output-Beziehungen auf der „phänomenalen“ Ebene und unterscheiden diese von der Ebene der Entitäten und Aktivitäten, durch die diese Input-Output-Beziehung aufrechterhalten wird (S. 8813). Die Annahme, dass  $\Psi_{in}$  und  $\Psi_{out}$  Ereignisse der phänomenalen Ebene sind, ist notwendig, um die oben beschriebenen Experimententypen sinnvollerweise als *bottom-up*- und *top-down*-Versuche beschreiben zu können.

156 Mit dem Konzept der *interfield*-Theorie ist die Erwartung verbunden, dass Wissenschaftler\*innen Annahmen dieser Art tatsächlich formulier(t)en. Siehe dazu Bechtel (1988), S. 99.

dabei um Annahmen zu kausalen und konstitutiven Beziehungen zwischen physiologischen und biochemischen oder biophysikalischen Vorgängen? Wie sammelten die Forscher\*innen empirische Belege für ihre Lösungsvorschläge? Und zuletzt: Wurden die Ergebnisse ihrer interdisziplinären Arbeit von ihren Fachgenossen akzeptiert?



**Abb. 3.a** Selig Hecht, 1922.  
Copyright Stazione Zoologica Anton  
Dohrn di Napoli – Archivio Storico,  
La. 127.87.



**Abb. 3.b** Fotografie einer *Ciona intestinalis*. Copyright Eddy Enemann.

### 3. Die Photochemie des Sehens

Die erste Fallstudie handelt von Selig Hechts Forschung zum Sehprozess. Als Hecht sein Promotionsstudium im Juni 1917 abschloss, verfügte er über biologische, mathematische, physikalische und chemische Fachkenntnisse.<sup>1</sup> Anschließend arbeitete er vier Jahre lang als Assistenzprofessor für Physiologie am College of Medicine der Creighton University in Omaha, Nebraska.<sup>2</sup> Bevor er diese Stelle antrat, legte er während eines Forschungsaufenthaltes an der Scripps Institution of Oceanography in La Jolla den Grundstein für seine Forschungskarriere. Sechs Wochen lang studierte Hecht die Lichtempfindlichkeit der Schlauchseescheide *Ciona intestinalis*, einer sessilen, fast durchsichtigen Manteltierart.<sup>3</sup> Die Ergebnisse dieser Studien erschienen im Jahr darauf in *Science* sowie in der zweiten Nummer des *Journal of General Physiology*.

Als Hecht dreißig Jahre später nur 55-jährig starb, galt er als führende Autorität auf dem Gebiet der Physiologie des Sehens. „[F]ew investigators have ever become such masters of their field“, hieß es in einem Nachruf.<sup>4</sup> Das vorliegende Kapitel nimmt Hechts frühe Arbeiten zur Lichtwahrnehmung von 1917 bis 1926 in den Blick. Diese Studien entsprachen Loeb's, Osterhouts und Morgans Vorstellung herausragender biologischer Forschung. Hingerissen von Hechts Beiträgen schrieb Loeb 1923, „[they] show such a superiority that I think today Hecht is in a class by himself among all physiological

---

1 Laut dem von Hecht im Oktober 1924 ausgefüllten Bogen „Personal History Record Submitted in Connection with Application for a Fellowship“ hatte er von 1906 bis 1909 die Townsend Harris Hall High School und von 1909 bis 1913 das City College of New York besucht. In den Jahren 1914 bis 1917 studierte er Zoologie an der Harvard University. International Education Board records, Serie 1–3, Box 5, Ordner 776, RAC North Tarrytown. Laut Glaser (1950), S. 14 hatte Hecht am College hauptsächlich Physik, Chemie und Mathematik studiert, Wald (1948a), S. 2 zufolge hatte er sich auf das Studium der Mathematik konzentriert.

2 Hechts „Personal History Record“ von 1924 sowie Wald (1948b), S. 101. Glaser (1950), S. 15 und Wald (1991), S. 84 hingegen beschreiben die Stelle als Assistenzprofessur für Biochemie. In Omaha arbeitete Hecht im Physiologischen Labor von Sergius Morgulis, einem ehemaligen Studenten des russischen Physiologen Ivan Pavlov.

3 Hecht hatte ein Stipendium der Scripps Institution erhalten. Wald (1991), S. 83–84. Im Juni 1917 heiratete er Cecilia Huebschman, die wie er als Kind österreichisch-polnischer Einwanderer in New York aufgewachsen war und am dortigen City College studiert hatte. In La Jolla verbrachten die beiden ihre Flitterwochen.

4 O'Brien/Grundfest/Smith (1948), S. 105.

workers“.<sup>5</sup> Ein Jahr später urteilte Osterhout, Hecht sei „precisely the sort of man who should be encouraged in this transition period when biology is assuming the status of an exact science. His work is clear cut and quantitative in contrast to that of the great majority of his associates“.<sup>6</sup> Morgan engagierte sich 1926 dafür, dass für Hecht die Stelle eines Assistenzprofessors für Biophysik an der Columbia University geschaffen wurde.<sup>7</sup>

Später gehörte Hecht zu den Autoritäten, auf die sich Weaver berief, um für das neue, auf die Stärkung der physico-chemischen Biologie zielende Förderprogramm der Rockefeller Foundation für die Naturwissenschaften zu werben.<sup>8</sup> Reizvoll ist die Analyse von Hechts Forschung aber nicht nur wegen seines Status als Musterschüler und Vorbild. An seiner Forschung lässt sich verfolgen, wie ein Mechanismus-Schema für ein physiologisches Phänomen unter Rückgriff auf Ressourcen aus der Physikalischen Chemie entwickelt wurde. Über einen Zeitraum von fast zehn Jahren sammelte Hecht empirische Belege für die Plausibilität eines Schemas, das die chemischen Reaktionen beschreibt, auf denen die Lichtwahrnehmung basiert. Die folgenden Seiten vermitteln einen Überblick über seine Forschungshandlungen. Im Anschluss arbeite ich heraus, wie Hecht dafür die Ressourcen verschiedener Felder mobilisierte.

### 3.1 Mit Stoppuhr und Maßband in der Dunkelkammer

Im Herbst 1924 bezeichnete Hecht seine seit 1917 laufende Forschung als „Photochemistry of Visual Process“.<sup>9</sup> Anhand seiner Laborbücher aus der Zeit können wir nachvollziehen, welche Untersuchungen seine disziplinenübergreifende Arbeit umfasste.

#### 3.1.1 *Cionas* Lichtreaktion bei variierenden Intensitäten

Im Juli und August 1917 experimentierte Hecht mit Schlauchseescheiden, die er in der Bucht von San Diego gesammelt hatte. Werden diese Tiere einem plötzlichen, hellen Lichtreiz ausgesetzt, reagieren sie mit ruckartigem Zurückziehen ihrer beiden

5 Loeb an Whipple, 11. Januar 1923, Loeb Papers, Box 16, Ordner „Correspondence WI“, LOC Washington.

6 Osterhout an Flexner, 27. Mai 1924, Osterhout Papers, Correspondence, Box 2, Ordner 3, RAC North Tarrytown.

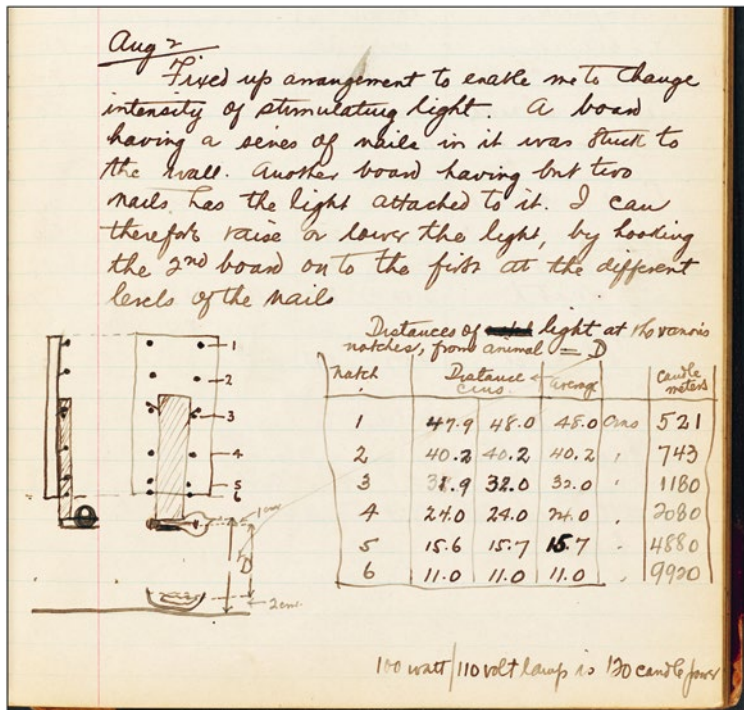
7 Hecht zeigte sich in einem Brief an Crozier vom 29. März 1926 gerührt ob des „thought and sympathy that went into the preparation of the ‚home ground‘ by Morgan“. Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S. 1923–1927“, HUA Cambridge.

8 Weaver zitierte Hecht in „Natural sciences – proposed program“, S. 77: „I quite agree with you in believing that the future of biology will be dominated by quantitative work which will be closely linked with chemistry, physics and mathematics as tools.“ Weaver Papers, Series 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

9 Hechts Angaben auf dem Bogen „Personal History Record“, ausgefüllt am 24. Oktober 1924, International Education Board records, Serie 1–3, Box 5, Ordner 776, RAC North Tarrytown.

Siphons. In seinem Laborbuch beschreibt Hecht die Reaktion der Tiere, die er in einer Dunkelkammer mit einer Mazda-Lampe beleuchtete, als „a withdrawal of the siphons, ejection of water thru both, and partial closure of both“.<sup>10</sup> Mithilfe einer Stoppuhr maß er die Zeitspanne zwischen der Licht-Exposition und der Siphon-Retraktion. Die Intensität des Lichtreizes variierte Hecht, indem er die Lampe in unterschiedlichen Abständen zum Versuchstier fixierte (Abb. 3.1).<sup>11</sup>

Hecht ermittelte die Reaktionszeiten von zehn Tieren für sechs Lichtintensitäten. Pro Tier und Intensität nahm er drei Messungen vor und stellte fest, dass die Reaktions-



**Abb. 3.1** Skizze der Apparatur in Hechts Laborbuch und Berechnung der Lichtintensitäten für die Abstände 1–6. Die Glühbirne ist an einem höhenverstellbaren Brett befestigt. Je weiter die Lichtquelle von dem Versuchstier entfernt ist, desto geringer ist die Intensität des Lichts, das dessen Lichtsinneszellen erreicht. Selig Hecht Papers, Box 7, „Lab Notes, Summer of 1917“, S. 79, Columbia University Archives.

<sup>10</sup> Hecht, „Lab Notes. Summer of 1917 at Scripps Biol. Insit. La Jolla, California“, S. 63, Laborbuch mit Einträgen von 1915–1920, Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

<sup>11</sup> Ebd., S. 79: „Aug 2 Fixed up arrangement to enable me to change intensity of stimulating light.“

zeiten der Tiere nicht willkürlich waren, sondern bei gleichen Bedingungen relativ konstant blieben.<sup>12</sup>

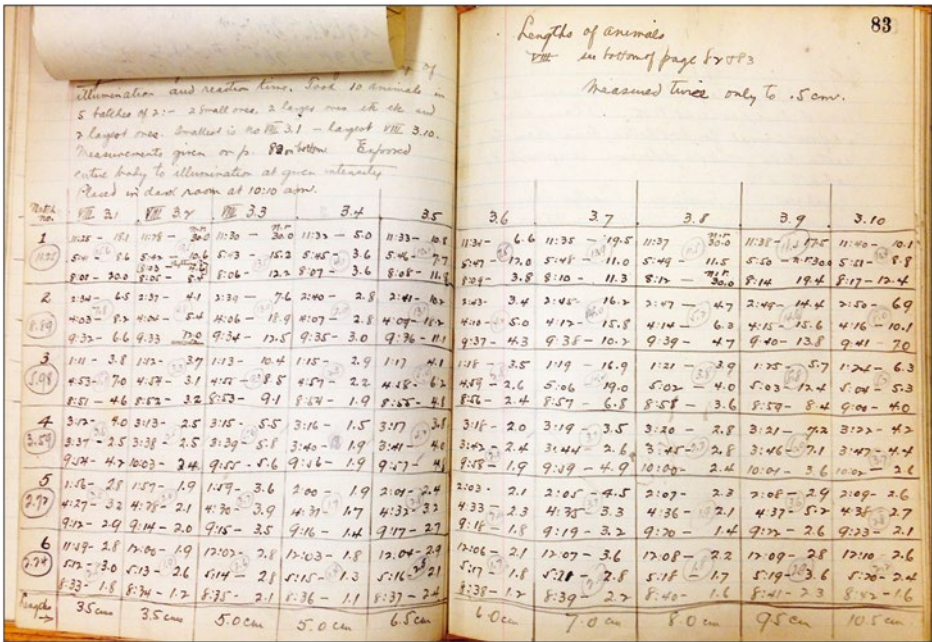


Abb. 3.2 Doppelseite aus Hechts „Lab Notes, Summer of 1917“, S. 82–83, mit den Messresultaten vom 3. August 1917. Auf der Abszisse sind die zehn Versuchstiere aufgetragen, auf der Ordinate die sechs Belichtungsintensitäten (siehe Tabelle in Abb. 3.1). Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives.

Die Zeitspanne zwischen dem Auftreten des Lichtreizes und dem Zurückziehen der Siphons, so mutmaßte Hecht, besteht aus zwei Phasen; einer Sensibilisierungs- und einer Latenzphase. Nur während der ersten musste das Tier dem Licht ausgesetzt sein. Während der Latenzphase hingegen war dies nicht notwendig. Diese Hypothese testete Hecht experimentell, wie wir seinem Laborbuch entnehmen können: „Collected [animals] yesterday. Pinned to paraffin dish[.] Placed in darkroom at 8:35. Plan was to expose animal for a shorter time than its reaction time, and so determine components of ‚reaction time.‘“<sup>13</sup> Für insgesamt neunzehn Tiere notierte er jeweils die Dauer der Reaktionszeit und der Belichtungszeit (Abb. 3,3) und berechnete aus der Differenz der beiden Zeiten die Latenzzeit. Die durchschnittliche Dauer der Latenzphase von

12 Hecht (1918b), S. 151.

13 Hecht, „Lab Notes, La Jolla“, S. 84, Hecht Papers, Box 7, CUA New York.



1,76 Sekunden zog Hecht von den am 3. August ermittelten Reaktionszeiten ab, um die Dauer der für die Reizreaktion benötigten Sensibilisierungsphase zu bestimmen.<sup>14</sup>

93 5

1:14 ← 1.5 means Exposed animal to light 1.5 sec, and that it reacted in 3.2 sec after beginning of exposure

Aug 8. Four animals placed in dark room at 7:50 am.  
To study composition of reaction time:

VIII 8.3	VIII 8.4	VIII 8.5	VIII 8.6
at night.	at night.	at night	at night
10:06 — 3.7	10:07 — 3.0	10:08 — 2.6	10:09 — 2.8
10:48 — 3.8	10:49 — 2.9	10:51 — 2.7	10:53 — 2.6
11:17 < Exp 0.8 no react.	11:18 < 1.0	11:20 < 0.5	11:27 < 0.5
11:33 < Exp 1.0 n.r.	11:34 < 0.8	11:35 < 0.5	11:37 < 0.5
1:14 < 1.5 n.r.	1:15 < 0.5	1:17 < 0.5	1:18 < 0.5
2.0 ✓	2.5 ✓	3.2 ✓	2.7 ✓

**Abb. 3.3** Ausschnitt aus S. 93 der „Lab Notes, Summer of 1917“ mit den Reaktions- und Belichtungszeiten von vier Tieren bei Lichtintensität 4. Für Tier VIII 8.6 etwa ermittelte Hecht um 1:18 Uhr nachmittags eine Latenzzeit von 2,2 Sekunden. Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives.

Die letzte Versuchsreihe des Sommers behandelte die Anpassung der Seescheiden an die Dunkelheit. Hecht hatte beobachtet, dass die Tiere bei Tageslicht auf schwache Lichtreize kaum reagierten. Nach längerem Aufenthalt in der Dunkelkammer reagierten sie hingegen auch auf sehr schwaches Licht von nur 500 Meterkerzen. Hecht untersuchte, wie sich die Dauer der Sensibilisierungsphase von dunkeladaptierten Tieren veränderte, wenn er sie in ein-Minuten-Intervallen belichtete.<sup>15</sup> Zu den Messergebnissen (Abb. 3.4) schrieb er: „The reaction time to the same intensity became larger and larger and finally the animal ceased to react, – because ‚adapted‘ to the stimulus.“<sup>16</sup> Weiter ermittelte Hecht die Dauer der Sensibilisierungsphase bei wiederholter Belichtung in Abständen von fünfzehn Minuten.<sup>17</sup> Die anfänglich lange Reaktionszeit nahm zunächst schnell und dann langsamer ab, bis sie schließlich konstant blieb.

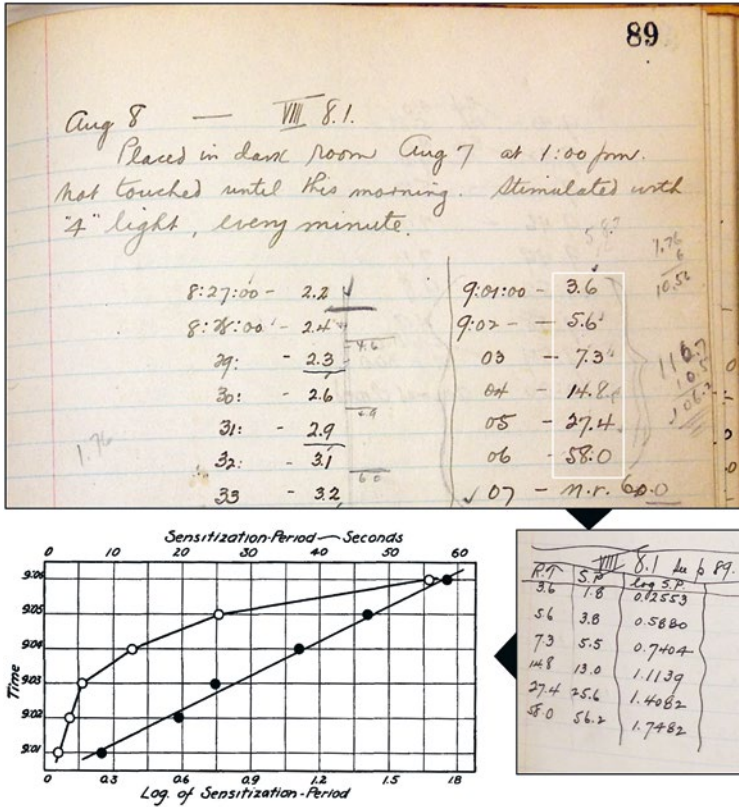
<sup>14</sup> Für die Berechnung der durchschnittlichen Dauer der Latenzphase, siehe im selben Notizbuch Hechts Berechnungen auf dem zwischen S. 92 und 93 eingeklebten Zettel, sowie Hecht (1918b), S. 152–153.

<sup>15</sup> Hecht, „Lab Notes, La Jolla“, S. 89–92 samt des zwischen S. 88 und 89 eingeklebten Zettels, Hecht Papers, Box 7, CUA New York. Die Daten für Abb. 3.4 stammen von Versuchstier VIII 8.1. ab 9:01 Uhr. Von der notierten Reaktionszeit zog Hecht jeweils 1,76 Sekunden ab.

<sup>16</sup> Hecht (1918b), S. 164.

<sup>17</sup> Hecht, „Lab Notes, La Jolla“, S. 99: „Experiment to determine rate of sensitization of animals when placed in the dark room. Placed in dark room at 9:15. Plan to test every 15 minutes to ‚3‘ light.“ Hecht Papers, Box 7, CUA New York.





**Abb. 3.4** Dauer der Sensibilisierungsphasen einer *Ciona*, die in ein-Minuten-Intervallen stimuliert wurde, bis die Reizreaktion eintrat, aus Hecht (1918b), S. 163. Weiß: die nach der oberen Skala aufgetragene Originaldaten, schwarz: nach der unteren Skala aufgetragene Logarithmen der Sensibilisierungsphasen. Die Daten dazu wurden am 8. August 1917 erhoben, „Lab Notes, Summer of 1917“, S. 89. Auf der folgenden Seite berechnete Hecht die dekadischen Logarithmen der Sensibilisierungsphasen. Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives.

### 3.1.2 *Myas* Lichtreaktion bei variierenden Temperaturen

Im darauffolgenden Sommer wiederholte Hecht diese Experimente in Woods Hole – allerdings nicht mit *Ciona* sondern mit der Klaffmuschel *Mya arenaria*. In seinem Laborbucheintrag vom 9. Juli 1918 schildert er seine Suche nach einem geeigneten Versuchstier:

During last week tested several species of animal for their reaction to light. None very good except *Mya*. [...] *Mya* gives a fine reaction to increase in intensity. Made several preliminary experiments with reaction time and intensity. Reaction time seemed to increase as

intensity decreased. Also it was very apparent that only a very brief exposure (sensitization period) was necessary, perhaps in the region of a hundredth of a second, in the most intense lights, even tho the reaction time was nearly 2 seconds.<sup>18</sup>

Die Lichtintensität variierte er, indem er die Tiere in jeweils unterschiedlichen horizontalen Abständen (30–400 cm) zur Lichtquelle platzierte.<sup>19</sup> In einer weiteren Versuchsreihe änderte Hecht die Temperatur des Wassers, in dem *Mya* schwamm (Abb. 3,5). Dauer und Intensität der Lichtimpulse hielt er in diesen Versuchen konstant. Hecht stellte fest, dass *Myas* Reaktionszeit mit zunehmender Temperatur kürzer wurde.<sup>20</sup> In der Woche darauf untersuchte er, wie sich Temperaturänderungen auf die Geschwindigkeit der Dunkeladaption der Tiere auswirkte.<sup>21</sup>

Mit *Mya* experimentierte Hecht auch in den folgenden Sommern in Woods Hole. Im Juli 1919 untersuchte er das Verhältnis zwischen der Belichtungszeit und der für die Erzeugung einer Reaktion mindestens erforderlichen Lichtintensität.<sup>22</sup> Sein „plan of experiments“ lautete:

Kept 8 animals in dark room for several days. Placed 5 cm slide in shutter and determined for each animal the farthest distance that it could be removed from the light and still just cause a response. Then placed the 1 cm slide in the shutter and repeated. Then each of the other slides in turn, and repeated the investigation for each.<sup>23</sup>

In weiteren Versuchen dieses Sommers bestimmte Hecht den Einfluss der Lichtintensität auf die Dauer der Latenzphase sowie den der Temperatur auf die Reaktionszeit bei wiederholter Stimulierung.<sup>24</sup> Im August 1920 experimentierte er mit Licht unterschiedlicher Wellenlänge.<sup>25</sup> Im Juli 1922 folgten „experiments to determine relation between amount of light necessary to stimulate *Mya*, and the light to which it is already adapted“.<sup>26</sup> Im Sommer 1923 ermittelte Hecht das sensorische Equilibrium *Myas*,

<sup>18</sup> Hechts „Lab Notes, Summer of 1918, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass“, S. 123. Diese Notizen umfassen die Seiten 121–171 des Notizbuchs, das auch die La Jolla-Messungen von 1917 enthält. Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

<sup>19</sup> Ebd., S. 124.

<sup>20</sup> Mithilfe einer Kamerablende kontrollierte Hecht die Dauer der Belichtung. In seinem Laborbuch notierte er unter 22. Juli 1918, S. 139: „To determine Exposure time. Used my shutter.“

<sup>21</sup> Ebd., S. 145–152.

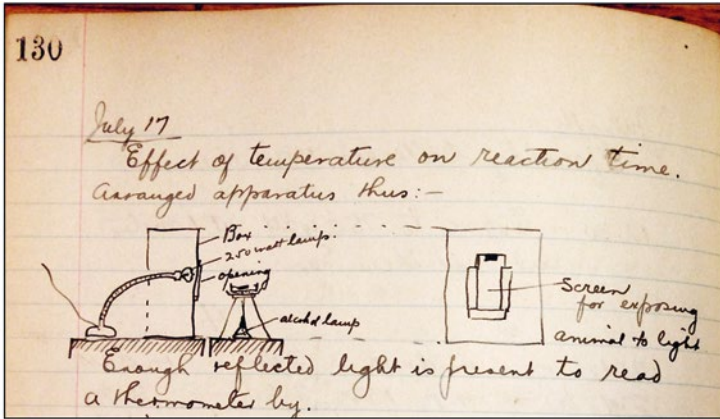
<sup>22</sup> Hecht, „*Mya arenaria*, Woods Hole, Summer 1919“ auf S. 173–207 desselben Notizbuchs, hier S. 174, Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

<sup>23</sup> Ebd., S. 176. Für Angaben zur Apparatur und Berechnung der Belichtungszeit, siehe Hecht (1920a), S. 233–235.

<sup>24</sup> Hecht, „*Mya arenaria*, Woods Hole, Summer 1919“, S. 186–187 und S. 192, Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

<sup>25</sup> Hecht, „Experiments at Woods Hole with *Mya arenaria*, Summer of 1920“, S. 123–170 des Heftes, das auch Experimente zum Sehpurpur und zur Dunkeladaption des menschlichen Auges enthält. Hecht Papers, Box 7, CUA New York. Um die Wellenlänge des Lichts zu variieren, benutzte Hecht verschiedene Filter.

<sup>26</sup> Hecht, „Beginning Summer 1922, Woods Hole“, nur anfangs paginiert, S. 1, ebd.

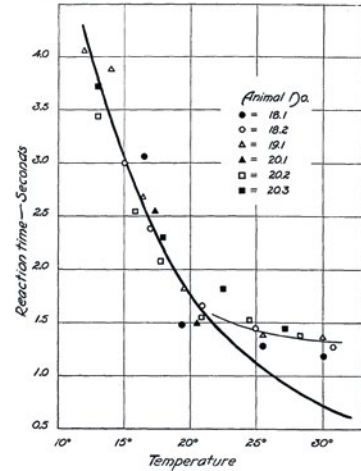


135

July 30 Temp and Reaction time.  
Animal # 3.

Time	Temp	R.P. Sec.
4:20	20.6°	1.9
4:25	20.6°	1.8
4:38	18.0°	2.6
4:43	18.0°	2.1
4:48	18.0°	2.1
4:53	18.1°	2.2
4:59	17.5°	2.5
5:25	12.7°	4.1
5:35	13.5°	3.3
5:41	13.2°	3.6
5:46	12.8°	4.0
5:51	12.9°	3.6
7:20	22.4°	1.8
9:25	22.3°	1.7
9:30	22.2°	2.1
9:40	22.8°	1.8
9:45	22.7°	1.7
10:15	27.0°	1.5
10:20	27.4°	1.3
10:25	27.0°	1.2
10:30	27.3°	1.5
10:35	26.8°	1.6

2.30  
3.72  
1.82  
1.42



**Abb. 3.5** Ausschnitte aus Hechts „Lab Notes, Summer of 1918“, S. 130, 135, Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives. Fotografie von *Mya arenaria* aus Hecht (1920a), S. 231. Unten rechts: Grafik zur Beziehung zwischen der Temperatur und der Reaktionszeit aus Hecht (1919c), S. 673. Die fette Kurve zeigt die theoretische Erwartung nach der Arrhenius-Formel bei  $\mu=19,680$ . Hecht erwärmte das Wasser mit einer unter dem Wasserschälchen positionierten Alkohollampe.

den Zustand, in dem das Tier an den Reiz adaptiert ist und erst auf einen intensiveren Lichtimpuls reagiert.<sup>27</sup> Über sechs Sommer hinweg beschäftigte sich Hecht also damit, die Reaktionszeit lichtempfindlicher Meerestiere zu messen. Dabei variierte er sowohl den Lichtreiz (Wellenlänge, Intensität und Dauer) als auch die Sinneszellen, auf die der Reiz wirkte (über äußere Faktoren wie das Hell-/Dunkelregime oder die Wassertemperatur).

### 3.1.3 Zersetzung und Regeneration des Frosch-Sehpurpurs

Mit anderen Organismen, nämlich Fröschen und Menschen, experimentierte Hecht in Omaha. Aus der Retina der Frösche versuchte er, das „visual purple“ oder „Sehpurpur“ genannte Pigment zu extrahieren. Aus seinen Labornotizen vom Mai 1920 erfahren wir, dass er dazu dreißig Frösche für zwei Tage in einem Dunkelraum hielt, bevor er sie präparierte.

Decapitated frogs – Placed heads in [0].7% NaCl. Removed eyes – cut away lens, iris etc + front face. Whenever possible removed retina alone. Otherwise removed retina and the pigment layer. Placed in 0.7% NaCl. Poured entire mixture into centrifuge tube and centrifuged. Decanted salt solution. To black-red-purple residue, added 8 cc of 4% bile salts solution (very pure salts – absolutely colorless solution). Stirred mixture at frequent intervals for ½ hour. Centrifuged the mixture (about ¾ hour). Result is about 8 cc of a purplish red solution. Preliminary tests show this to be quite concentrated. Therefore added 5 cc bile salts solution. Placed on ice over night.<sup>28</sup>

Anschließend untersuchte Hecht, wie diese Pigmentlösung infolge der Lichtwirkung allmählich ausbleichte. Dabei variierte er dieselben Faktoren wie bei den Experimenten mit *Ciona* und *Mya*: die Lichtintensität, indem er die Pigmentlösungen in unterschiedlichen Abständen zur Lichtquelle positionierte (Abb. 3.6, links), und die Temperatur, indem er das Reagenzglas mit der Pigmentlösung in ein Wasserbad tauchte, dessen Temperatur er verändern konnte (ebd., rechts oben und Tabelle rechts unten).

Im Januar 1921 untersuchte Hecht die Regenerierung des Pigments *in vivo*. Dazu hielt er lebende Frösche in einer dunkeln Kiste mit einer Lichtquelle (Abb. 3.6, unten

<sup>27</sup> Hecht, „Experiments with *Mya*, Summer of 1923, Woods Hole“, nicht paginiert, anschließend an die Aufzeichnungen vom Sommer 1922, ebd.

<sup>28</sup> Hecht, „Experiments with Visual Purple, 1920, Creighton Medical College, Omaha, Neb.“, S. 56, Laborbuch mit Einträgen von 1919 bis 1921, ebd.

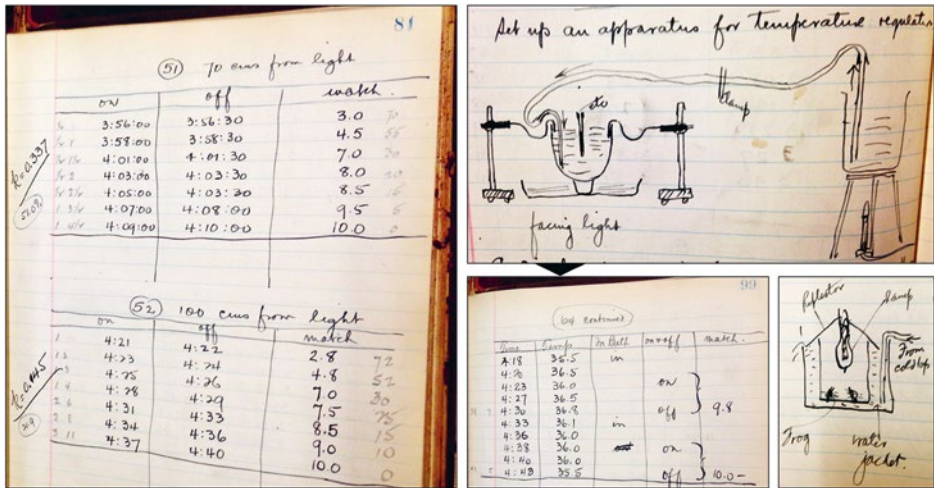


Abb. 3.6 Ausschnitte aus Hechts Notizen zu seinen Experimenten mit Sehpurpur von 1920 und 1921, S. 81, 84, 99, und 187, Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives.

rechts). Er ermittelte, wie sich die Farbe des anschließend aus den Netzhäuten der Frösche isolierten Sehpurpurs veränderte in Abhängigkeit davon, wie viel Zeit die Tiere in der Dunkelheit verbracht hatten, nachdem sie hellem Licht ausgesetzt waren.<sup>29</sup>

### 3.1.4 Dunkeladaptation des Menschauges

Der Vorgang der Anpassung an die Dunkelheit, den Hecht bei Seescheiden, Klaffmuscheln und Fröschen studierte, war auch für das Menschauges bekannt. Hecht las die physiologische Literatur dazu, kurz nachdem er in Omaha angekommen war.<sup>30</sup> Im März 1921 begann er, die Dunkeladaptation des Menschauges selbst zu messen. Als Versuchsobjekte dienten ihm neben seiner Frau die Studierenden und Angehörigen des Physiologischen Instituts. Wie bei den Experimenten mit *Mya* ging es ihm darum, die minimale Lichtintensität zu bestimmen, bei der Organismen auf den Lichtreiz reagieren. Die Reaktion bestand hier nicht im Zurückziehen eines Siphons, sondern in dem Selbsteugnis der Versuchspersonen, eine auf eine Leinwand projizierte Figur wahrnehmen zu können. Zum Ablauf des Versuchs notierte Hecht:

<sup>29</sup> Ebd., S. 185–196.

<sup>30</sup> Hecht notierte sich in seinem Laborbuch „Dark adaptation of the Human Eye“ auf S. 19–47 sowie 175–182 die Beobachtungsdaten und Kommentare zur Dunkeladaptation aus Publikationen von Hans Piper, Wilibald Nagel und Hermann von Helmholtz, Friedrich Best, Rudolph Dittler, sowie von Nobuo Inouye und Soroku Oinuma. Ebd.

Subject sits comfortable, wears glasses if accustomed to it. Looks at screen for 5 minutes. Told to get ready a few seconds before light is turned off, but keeps on looking at screen. Lamp in box is placed at distance from opalite window so that about 10 seconds of dark adaptation will be required before it can be seen. Slide in viewing box permits vision with one eye only. Metronome is turned on. At given moment light is turned off. Subject quickly looks into viewing box and the moment he sees the red cross he says so. Experimenter has been counting with the metronome, and records number of seconds. (Best to use a stop-watch. Will do so when they arrive). Lamp in box is shut off, and box is then shifted so as to permit the other eye to see, but screen the first eye. After a definite interval in the dark (from 1 to 30 minutes) subject is told to look into viewing box. The lamp is moved to a great distance, and then turned on. Subject will not see the cross. The lamp is then moved slowly (about 2 or 3 cms per second) nearer to the opalite window. When subject sees red cross, he announces the fact. Experimenter makes note of exact time by counting with metronome from a definite moment until subject speaks. A mark is made on the paper ribbon. Light then turned on, and subject looks at screen and again becomes light adapted. For each light adaptation but *one* observation is made with each eye, the whole performance being repeated until the proper number of observations have been made.<sup>31</sup>

Ähnliche Versuche wiederholte er einige Monate später in Liverpool. Dank eines National Research Fellowship für Chemie war Hecht für acht Monate Gast des Photochemikers Edward Charles Cyril Baly. Zusammen mit dem Physikstudenten Robert E. Williams untersuchte er die Auswirkung der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit des Ausbleichens des Sehpurpurs.<sup>32</sup>

Die beiden studierten das menschliche Sehvermögen bei so geringen Lichtintensitäten, dass nur Grautöne und keine Farben wahrgenommen werden. Licht verschiedener Wellenlängen (Abb. 3.7 rechts) erzeugte Hecht mit einem Prisma und verschiedenen Filtern – ähnlich wie im Sommer zuvor bei seinen Experimenten mit *Mya*. Es war bekannt, dass Licht aus dem mittleren Bereich des sichtbaren Spektrums heller erscheint als das an den Rändern des Spektrums. Hecht und Williams interessierten sich für die genaue Beziehung zwischen der Wellenlänge und dem Helligkeitsempfinden bei niedrigen Beleuchtungsstärken.

---

31 Hecht, „Experiments on Dark Adaptation, Foveal and Peripheral“, März bis Juni 1921, Creighton Medical College, Omaha, S. 207–208 des Laborbuchs mit Einträgen von 1919–1921, Hecht Papers, Box 7, CUA New York. Hervorhebung im Original.

32 Hecht, „Visual Purple and Visibility of Radiation at very low Intensities“, Oktober 1921 bis April 1922, Liverpool-Laborbuch, ebd. Notizen zu den Sehpurpur-Experimenten befinden sich auf den ersten zehn Doppelseiten des Laborbuchs. Diese Experimente wurden in dem George Holt Physics Laboratory der University of Liverpool durchgeführt. Zusätzlich zur Infrastruktur dieses Labors benutzen Hecht und Williams außerdem Apparate aus Balys Laboratorium für Anorganische Chemie, wie ihrer Danksagung (1922, S. 31) zu entnehmen ist.



**Left Page (Handwritten):**

Cecilia H. Hecht 2<sup>nd</sup> ind  
 Dec 17  
 Lights off 10:37

Time	Wavelength	Response
410	11:20	ref 48° 28'
410	11:27	ref 52° 55'
410	11:32	ref 52° 20'
450	11:42	ref 59° 14'
480	11:46	ref 46° 45'
490	11:52	ref 53° 16'
500	11:55	ref 56° 58'
510	12:04	ref 59° 35'
520	12:07	ref 59° 33'
530	12:12	ref 59° 51'
540	12:15	ref 58° 51'
570	12:18	ref 58° 24'
600	12:22	ref 58° 01'
610	12:25	ref 59° 25'
* 410	12:35	ref 53° 16'
410	12:40	ref 40° 5'
650	12:44	ref 40° 30'

Rehe. time toward end.  
 \* interrupted by many clouds.

**Right Page (Summary Table):**

Name	410	450	480	490	500	510	520	530	540	570	600	650
J.L.M.	3.68	50.2	87.2	91.8	100.0	99.6	96.3	73.5	56.6	14.0	2.09	.13
K.M.C.	6.64	54.5	67.8	77.1	100.0	91.7	89.6	71.1	51.4	14.3	2.30	.14
T.A.E.	6.47	27.9	77.1	78.8	100.0	87.6	77.5	62.7	55.2	19.9	2.42	.21
E.S.R.	5.64	48.1	66.4	104.6	97.4	96.6	90.3	74.7	56.4	13.6	5.75	.20
D.L.N.	4.83	37.3	95.9	84.2	95.1	[202]	96.1	82.8	80.0	23.7	2.56	.12
J.S.	8.95	34.6	76.2	84.1	94.1	99.2	92.9	78.8	51.0	13.6	2.27	.14
E.C.	5.70	31.1	76.6	83.4	92.2	100.0	89.5	77.3	65.5	14.5	2.76	.28
A.T.	7.03	30.3	66.2	74.6	79.3	95.6	122.4	100.0	68.4	24.0	3.24	.28
R.M.	5.12	22.4	78.6	95.4	111.5	96.4	90.9	73.2	45.8	15.7	1.98	.18
G.H.G.	5.92	40.8	72.4	97.1	100.0	91.8	82.3	77.2	57.7	18.4	3.12	.21
I.N.M.	7.58	42.8	104.5	42.8	75.4	82.5	79.6	69.0	52.4	11.7	1.82	.13
G.H.	5.97	46.3	88.8	75.5	104.5	92.3	92.8	74.7	52.0	14.5	2.74	.20
E.S.G.	7.61	44.0	90.0	43.6	100.6	100.0	93.7	80.7	65.7	15.5	3.06	.23
B.S.I.	5.82	43.4	82.2	40.0	48.8	100.0	91.8	73.8	61.5	15.0	2.86	.19
J.F.D.	5.01	38.4	84.3	86.4	100.7	92.0	88.7	80.5	63.0	17.5	3.25	.18
G.C.T.	7.70	45.4	86.7	94.3	100.0	97.4	91.3	85.3	65.4	16.8	2.64	.17
H.N.M.	5.66	45.6	81.4	94.0	87.1	100.0	94.5	92.2	58.6	17.2	3.04	.20
F.J.H.	7.14	53.7	91.1	94.9	100.0	94.6	83.5	73.7	37.1	15.8	3.02	.21
E.C.	10.53	35.0	89.3	100.0	93.3	100.0	89.5	78.4	51.4	20.6	4.41	.18
F.C.F.	10.42	54.4	82.2	91.0	100.0	93.4	85.5	72.5	50.7	19.0	2.64	.17
	12.82	83.7	88.6	93.8	91.0	93.8	83.3	73.7	55.8	33.7	5.02	.35
	16.2	41.9	82.5	92.6	90.0	93.9	81.9	77.9	56.9	16.7	2.90	.18

Additional results are to found in the beginning of book.

**Abb. 3.7** Links: Ergebnisse der Messungen mit Cecilia Hecht vom 17. Dezember 1921. Rechts: Zusammenfassung der Daten von 20 Versuchspersonen bei zwölf unterschiedlichen Wellenlängen auf der letzten Seite des Liverpool-Notizbuchs. Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives.

Dies waren die Experimente, die Hecht den Beifall seiner Kolleg\*innen und die Unterstützung von Loeb, Osterhout und Morgan einbrachten. Das mag auf den ersten Blick erstaunen, denn die Versuche kommen relativ unspektakulär daher: Sie erforderten weder teure noch außerordentlich präzise Instrumente und Apparaturen. Vor allem aber waren ganz ähnliche Versuche schon früher durchgeführt und besprochen worden. Dass *Ciona* „kräftig auf plötzliche Belichtung“ reagiert, war längst bekannt.<sup>33</sup> Mit der Geschwindigkeit der Lichtreaktion dieser Tiere hatte sich der japanische Physiologe Toosaku Kinoshita bereits 1908 befasst.<sup>34</sup> Auch die Wirkung wiederholter Reize hatte Kinoshita studiert und berichtet, dass „mehrere aufeinanderfolgende Reize trotz gleichbleibender Intensität eine stetig verminderte Wirksamkeit aufwiesen“.<sup>35</sup> Er schloss daraus, dass die Tiere „eine Art Erinnerungsvermögen für die verschiedenen Reize“ besitzen und interpretierte deren Gewöhnung an die Dunkelheit „als den Ausdruck eines Gedächtnisses“.<sup>36</sup> Mit der Dunkeladaptation des Menschauges wiederum hatten sich seit den späten 1880er-Jahren eine ganze Reihe von Physiolog\*innen beschäftigt.<sup>37</sup>

33 Nagel (1896), S. 33.

34 Kinoshita (1910), S. 519: „Das Tier, das sich eine Zeit hindurch in einer Dunkelkammer befunden hatte, wurde ans indirekte Sonnenlicht gebracht, worauf nach längerer, von mir gemessener Zeit eine Kontraktion erfolgte.“

35 Kinoshita (1911b), S. 198.

36 Kinoshita (1911a), S. 197. Dieses „Gedächtnis“ hielt Kinoshita für einen wichtigen „Faktor für die Anpassung der Tiere an die Umgebung“.

37 Siehe Fußnote 30 und die Literaturbesprechung in Hecht/Williams (1922), S. 1–3.

Auch die Isolierung und Analyse von Sehpigmenten trieb die Fachgemeinschaft schon länger um. Else Köttgen und Georg Abelsdorff zum Beispiel hatten 1896 Messungen publiziert zur „Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs“ bei vier Säugetier-, drei Amphibien- und acht Fischarten bei Licht der Wellenlängen 420 bis 600  $\mu\text{m}$ . Dabei testeten sie unter anderem Sehpurpur, den sie aus Froschaugen extrahiert hatten.<sup>38</sup>

Das originelle Element an Hechts Studien bestand denn auch nicht in der Erhebung der Daten, sondern in deren Auswertung im Lichte der Konzepte und Ergebnisse der Physikalischen Chemie. In seinen ersten Publikationen zum Sehprozess von 1918 kritisierte Hecht Kinoshitas Schlussfolgerungen zur Gewöhnung der Seescheiden an die Dunkelheit. Diese Adaptation sei nicht das Resultat erlernten Verhaltens, sondern das Ergebnis einer in den Sinnesorganen der Tiere ablaufenden chemischen Reaktion.<sup>39</sup> Diese sei vermutlich eine umkehrbare photochemische Reaktion, wie sie in der Physikalischen Chemie studiert werde. Zur Bedeutung der Photochemie für seine Forschung zum Sehprozess schrieb Hecht zwanzig Jahre später:

The new impulse, which twenty years ago began to revivify the study of vision, came from an entirely new quarter. Physiology as a whole was just beginning to feel the powerful influence of the rapidly growing science of physical chemistry; and the moribund subject of vision shared in the general stimulation which resulted. Its special activating agent was the portion of physical chemistry known as photochemistry.<sup>40</sup>

Das außerhalb der Biologie erschlossene Wissen über die Eigenschaften photochemischer Reaktionen ermöglichte es Hecht, den Sehvorgang zu analysieren. Im nächsten Unterkapitel sehen wir, welche methodologischen Normen zeitgenössisch mit dem Ziel, den Sehprozess zu verstehen, assoziiert wurden. Außerdem werden Hechts Fähigkeiten und die von ihm mobilisierten Ressourcen vorgestellt.

### 3.2 Hechts Ziele, Normen, Fähigkeiten und Ressourcen

„Animal Behavior – Tunicates.“ Mit diesen Worten wurde Hechts Projekt vom Sommer 1917 auf einem internen Dokument der Scripps Institution beschrieben.<sup>41</sup> Hecht interessierte sich für das Verhalten einer Tiergruppe, mit der er sich zu dem Zeitpunkt bereits gut auskannte. In seiner Doktorarbeit hatte er die Physiologie der Manteltierart *Ascidia atra lesueur* untersucht und dabei auch die verwandte und bekanntere Art

<sup>38</sup> Köttgen/Abelsdorff (1896), S. 168.

<sup>39</sup> Hecht (1918a), S. 201: „[The experiments] have demonstrated that the process of ‚adaptation‘ to a photic stimulus in *Ciona* is subject to the course of a chemical reaction.“

<sup>40</sup> Hecht (1938b), S. 21. Als Beleg für die geringe Attraktivität der Physiologie des Sehens führte Hecht auf, dass diese seit der Gründung der Vortragsserie 1905 in keiner *Harvey-Lecture* thematisiert wurde.

<sup>41</sup> „Laboratory Force, Summer 1917“, La Jolla, CA: SIO, 1917, Collection 81–16. URL: <https://web.archive.org/web/20130619235038/http://scilib.ucsd.edu/sio/directories/laboratory-force-1917.pdf>.



*Ciona intestinalis* studiert.<sup>42</sup> Mit dem Verhalten wirbelloser Tiere, insbesondere deren Reaktion auf Lichtreize, wählte Hecht nun ein Thema, das nach 1910 „verbrannt“ war. Nach der zehnjährigen, zwischen Loeb und Herbert Spencer Jennings entbrannten Kontroverse über tierische Tropismen mieden amerikanische Biolog\*innen das Thema.<sup>43</sup> Loeb und Jennings hatten darüber gestritten, ob das Tierverhalten vom Reiz selbst oder den reagierenden Tieren abhängt.<sup>44</sup> Jennings argumentierte für die zweite Option. Loeb hingegen interpretierte beispielsweise den Phototropismus als Effekt der chemischen Lichtwirkung gemäß dem Gesetz von Bunsen und Roscoe.<sup>45</sup>

Hecht kannte Loeb's Arbeiten und war fasziniert von dessen Ansatz, die phototrope Erregung als grundlegenden, in Tieren wie Pflanzen vorkommenden Mechanismus aufzufassen und anzunehmen, dass ihr physikochemische Vorgänge zugrunde liegen.<sup>46</sup> In Loeb's Arbeiten waren zwei zentrale Aspekte von Hechts Forschung bereits angelegt: Er hatte Tierverhalten mit chemischen Prozessen in Verbindung gebracht und angenommen, dass derselbe photochemische Prozess der Lichtreaktion von phylogenetisch ganz unterschiedlichen Organismen zugrunde liegt. Indes ging Hecht in seiner photochemischen Interpretation und mathematischen Analyse der Messdaten deutlich weiter als Loeb, der sich damit begnügte festzustellen, dass die Bunsen-Roscoe-Regel für die Lichtreaktion von Hydrozoen und Entenmuschel-Larven gilt.<sup>47</sup> Im Gegensatz

---

42 Wohl deswegen schrieb Hechts Freund Otto Glaser (1950), S. 15 Jahre später: „These observations and experiments included, incidentally, the qualitative basis for all his later work.“ Eine der in Hecht (1918c), S. 297 präsentierten Konklusionen lautete: „[Ascidia] are sensitive to light of very high intensity.“ Hecht studierte die Tiere während Aufenthalte an der Bermuda Biological Station.

43 Pauly (1981), S. 504. Zur Konjunktur der Tropismus-Forschung um 1900 schrieb Pearl (1922), S. 588: „For a few years a glib familiarity with ‚tropisms‘ and ‚reflex movements‘ was as essential to biological respectability as a corresponding acquaintance with ‚genes‘ and ‚crossing over‘ is now.“ Die Probleme des Tierverhaltens seien nach wie vor ungelöst und angehende Biolog\*innen könnten von dem Studium des Tierverhaltens profitieren.

44 Während Loeb das Tierverhalten als unwillkürliche Reaktion auf äußere Reize auffasste, erklärte Jennings dieses mit Verweis auf die innere Verfassung der Organismen; etwa deren natürlicher Disposition, davon, wann und wo sie gefangen oder wie sie gefüttert wurden. Siehe dazu Pauly (1981), S. 509 und Muka (2020), S. 123.

45 Loeb/Northrop (1917), S. 544.

46 Wald (1948a), S. 7.

47 Loeb/Wasteneys (1917). Diese Arbeit erschien ein halbes Jahr vor Hechts Aufenthalt in La Jolla. Loeb und der Chemiker Hardolph Wasteneys hatten untersucht, wie viele einer Gruppe von sessilen Wassertieren nach einer bestimmten Belichtungszeit zur Lichtquelle hin geneigt waren. Das Thema beschäftigte Loeb weiter, wie dessen Brief an Wasteneys vom 1. September 1917 zeigt: „Besides Northrop and I have found a further nice proof for the Bunsen-Roscoe law with the larvae of barnacles.“ Loeb Papers, Box 15, Ordner „Wasteneys, Hardolph“, LOC Washington. Dass das Bunsen-Roscoe-Gesetz auch für biologische Vorgänge gilt, war schon aus der Pflanzenphysiologie bekannt. So hatte Went (1909), S. 233 berichtet: „The calculated values [...] [show] that the intensity of light is inversely proportional to the length of exposure, or, in other words, that a definite quantity of light, independent of the exposure-time, is required to produce a reaction.“ Zur gleichen Zeit hatte Fröschel (1909), S. 1247 gefunden, dass „zur Erzielung einer eben merklichen heliotropischen Reaktion für jedes Pflanzenorgan eine ganz bestimmte, konstante Lichtmenge erforderlich ist“.

dazu konstruierte Hecht ein Schema der durch den Lichtreiz ausgelösten chemischen Vorgänge in den Sinneszellen und lieferte empirische Belege für die Plausibilität seines Schemas.

### 3.2.1 Objektive Analyse sensorischer Prozesse

Dass Tierverhalten und Sinneswahrnehmung konzeptionell zusammenhängen, hatte Hecht während seines Zoologie-Studiums gelernt, in der Vorlesung „The Structure and Functions of Sense Organs“.<sup>48</sup> In dieser Vorlesung diskutierte Professor George Howard Parker verschiedene Möglichkeiten, Sinnesvorgänge zu klassifizieren. Zur Frage, ob die Sinnesempfindung eine gute Grundlage für diese Klassifizierung sei, notierte Hecht:

Trouble with sensation is that we know only our own sensation. Even further, sensations are personal, cannot be transmitted. We judge sensation in others by facial expression etc, in short movement. Then problem resolves itself into interpreting movements of humans and other animals. The lower we go the more difficult is the interpretation. Dog wags tail – happy; – cat wags tail – trouble. [...] Hence sensation not a good criterion. Thus Beer, Beethe [sic], and v. Uexküll, proposed an objective criterion for the sense organs of animals, using stimulus instead [of] sensation as a basis for the classifications.<sup>49</sup>

Die Physiologen Theodor Beer, Albrecht Bethe und Jakob von Uexküll hatten 1899 argumentiert, dass sich die Empfindungen der Tiere kaum erforschen ließen, wohl aber, wie Tiere auf Reize reagierten. Zu untersuchen sei der physiologische Vorgang „von der Aufnahme in das Empfangorgan bis zur eventuell erfolgten Reaktion“.<sup>50</sup> Diese Reaktion sei „gegeben durch die anatomische Verbindung der Nervenelemente“: Die Aufnahme des Reizes bewirke eine Nervenregung, diese werde fortgeleitet zu den ausführenden Organen, wo die Reaktion in „bestimmter, nur von der Intensität“ abhängiger Weise ablaufe.<sup>51</sup>

Hecht erwähnte Beer, Bethe und von Uexküll in seinen Publikationen von 1918 nicht explizit. Verschiedene Formulierungen deuten jedoch darauf hin, dass deren Vorschlag sein Vorgehen prägte. So machte Hecht deutlich, dass *Cionas* Reizreaktion die Grundlage seiner Arbeit bildete.<sup>52</sup> Die Spezies eigne sich zur Analyse der Lichtwahrnehmung, weil der Lichtreiz eine eindeutige Reaktion auslöse.<sup>53</sup> Deutlicher zu er-

48 Die Vorlesung bildete die erste Hälfte des Kurses „Zoölogy 14a“. Hecht hatte die Vorlesung und das dazugehörige Praktikum im Wintersemester 1915/16 besucht.

49 Hecht, Vorlesungsmitschrift zum Kurs „Zoölogy 14a“, S. 11 und 13, Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

50 Beer/Bethe/Uexküll (1899), S. 137.

51 Beer/Bethe/Uexküll (1899), S. 138.

52 Hecht (1918b), S. 149. Siehe auch Hecht (1918a), S. 198–199.

53 Hecht (1918b), S. 147.

kennen ist der Einfluss des Ansatzes der objektiven Analyse sensorischer Prozesse in Hechts Publikationen der darauffolgenden Jahre. Ende 1920 erklärte er bei einem von Loeb organisierten Symposium zur Allgemeinen Physiologie: „An analysis of sensory stimulation, in order to be *objective*, must take its data from the relations between the properties of the stimulating agent and those of the responses of the animal.“<sup>54</sup> Und in einem Review-Artikel von 1925 erinnert er daran, dass Reizprozesse wie alle biologischen Prozesse objektiv zu behandeln sind, und dass zu „diesem Zwecke [...] die Ergebnisse das Verhältnis zwischen dem Reiz und der Reaktion des Organismus darstellen“ müssen.<sup>55</sup>

### 3.2.2 Chemische Basis der Lichtwahrnehmung

Dass sich die Lichtwahrnehmung als Teilprozess einer Reizreaktion konzipieren lässt und dass die Lichtreaktionen von Tieren das Resultat stimulierter Nerven und der dadurch ausgelösten Muskelkontraktionen sind, hatte Hecht in Parkers Vorlesung gelernt. Wie genau Licht die Nerven stimuliert, wurde in der Vorlesung hingegen nicht vermittelt. Eine überzeugende Theorie der visuellen Reaktion gebe es noch nicht, meinte der amerikanische Biochemiker Leonard Troland. Er schrieb in einem 1913 publizierten Artikel, den Hecht kannte: „[I]n spite of the repeated efforts which have been made in the direction of an hypothesis to explain the phenomena of visual response, there is extant to-day no system which is capable of doing this.“<sup>56</sup> Troland legte dar, welche Kriterien eine akzeptable Erklärung des Mechanismus der visuellen Reaktion erfüllen sollte: Sie sollte erstens die strukturellen und quantitativen Konzepte der theoretischen Physik und Chemie aufgreifen. Zweitens sollte es möglich sein, aus den dynamischen Wechselwirkungen der postulierten Vorgänge die rund um das Phänomen erhobenen Messdaten abzuleiten. Drittens sollte die Erklärungshypothese mit weiteren hinsichtlich des Phänomens getroffenen Annahmen kompatibel sein.<sup>57</sup> Hecht bezog sich auf das zweite Kriterium in einem seiner Artikel von 1918. Das hypothetische Schema der chemischen Vorgänge in den Sinneszellen müsse die verschiedenen Aspekte von *Cionas* Lichtverhalten richtig wiedergeben:

<sup>54</sup> Hecht (1921b), S. 347. Meine Hervorhebung.

<sup>55</sup> Hecht (1925), S. 66.

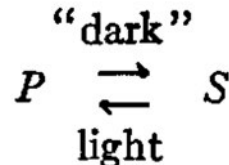
<sup>56</sup> Troland (1913), S. 8. Hechts letzter Eintrag zu „Zoölogy 14a“, S. 335, lautet: „Troland Am J Phys. vol 32, 1913 Theory of vision.“ Hecht Papers, Box 7, CUA New York.

<sup>57</sup> Troland (1913), S. 11. Die Physiologie sei generell von der Chemie und Physik abhängig, stellte Troland weiter klar, S. 9: „It is perhaps impossible to overemphasize the importance of the physical viewpoint in respect to the attainment of any finally satisfactory notion of the mechanism of visual – or, in fact, of any other physiological – processes.“

First, it must explain the ability of *Ciona* to come to sensory equilibrium in any intensity of light. Second, it must be clear why under given conditions the reaction time to a definite increase of illumination is constant. Third, the process must be consistent with the Bunsen-Roscoe rule for the relation between intensity and sensitization period. Fourth, it must indicate the basis of the regular change in the reaction time that occurs during dark adaptation.<sup>58</sup>

Alle diese experimentell ermittelten Eigenschaften von *Cionas* Lichtverhalten konnte Hecht anhand der postulierten Reaktion  $P \rightleftharpoons S$  erklären. Während der ersten Phase der Lichtreaktion, der Sensibilisierungsphase, laufe eine reversible photochemische Reaktion ab: Unter Lichteinfluss würden lichtempfindliche Substanzen S in licht-unempfindliche Substanzen P umgewandelt. Gleichzeitig würden unabhängig von den Lichtbedingungen neue S-Substanzen aus P-Substanzen gebildet (Abb. 3.8).

**Abb. 3.8** Reversible photochemische Reaktion, die *Cionas* Lichtverhalten Hechts Vorschlag zufolge zugrunde liegt, aus Hecht (1918b), S. 160.



Bei der Formulierung dieses Vorschlags hatte Hecht wie von Troland gefordert Konzepte aus den physikalischen Wissenschaften berücksichtigt. Später gab er an, sich insbesondere auf zwei neuere Überblicksdarstellungen zur Photochemie gestützt zu haben:

In 1911 Weigert had summed up [photochemistry’s] available knowledge in a thin volume in German, and Sheppard in 1914 had organized the field in English in a more bulky monograph. Here then was knowledge which could be drawn on for an understanding of the nature of vision and photoreception.<sup>59</sup>

Hecht nahm an, dass zur Stimulierung der Sehnerven eine bestimmte Menge an P-Stoffen produziert werden musste. Allerdings konnte er nicht zeigen, dass die postulierten Substanzen P und S in den Lichtsinneszellen seiner Versuchstiere vorlagen. Es gelang ihm noch nicht einmal, die Sinneszellen selbst genauer zu lokalisieren.<sup>60</sup> Dennoch konnte er seine Annahme, dass *Cionas* Lichtwahrnehmung eine photochemische Re-

<sup>58</sup> Hecht (1918b), S. 158.

<sup>59</sup> Hecht (1938b), S. 22.

<sup>60</sup> Hechts Laborbuchaufzeichnungen von 1917, S. 73–78, Hecht Papers, Box 7, CUA New York. Hecht (1918a), S. 199 vermutete die für die Lichtsensitivität verantwortlichen Rezeptoren in der inter-siphonalen Region, in der Nähe des neuronalen Komplexes der Seescheiden.

aktion zugrunde liegt, stützen. Reaktionen dieser Art hatte man in der Physikalischen Chemie bereits gut erforscht. Ihnen komme eine charakteristische Eigenschaft zu, erklärte Hecht: „In accordance with current photochemical knowledge such a reaction will follow the Bunsen-Roscoe rule.“<sup>61</sup> Nach dieser Regel erfordern photochemische Reaktionen konstante Mengen an Energie. Die auf das chemische System einwirkende Lichtenergie entspricht dabei dem Produkt von Belichtungsintensität und -dauer. Falls nun *Cionas* Lichtempfindlichkeit auf einer photochemischen Reaktion beruhe, müsse diese der Bunsen-Roscoe-Regel folgen.<sup>62</sup> Genau das zeigten seine Messdaten vom 3. August 1917: Die Dauer der Sensibilisierungsphase korrelierte negativ mit der

Handwritten calculations on a piece of paper showing the application of the Bunsen-Roscoe reciprocity law. The calculations are as follows:

- $521 \times 11.25 = 4944$
- $743 \times 8.89 = 5298$
- $1180 \times 4.22 = 4980$
- $2080 \times 3.59 = 3806$
- $4880 \times 2.72 = 4685$
- $9920 \times 2.24 = 4762$

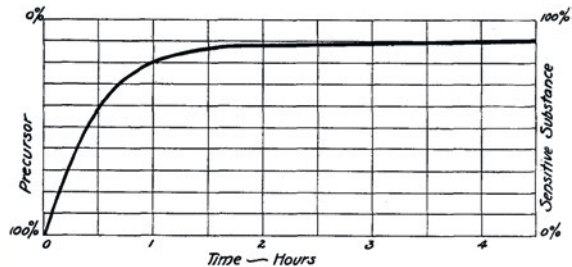
Other calculations and numbers shown include:

- $11.25 \times 1.76 = 9.49$
- $8.89 \times 1.76 = 7.13$
- $4.22 \times 1.76 = 7.13$
- $3.59 \times 1.76 = 3.96$
- $2.72 \times 1.76 = 1.83$
- $2.24 \times 1.76 = 0.96$

A list of numbers at the bottom right includes: 944, 213, 432, 183, 96, 46, 10147, 10833.

TABLE II.

1	2	3	4
Intensity (f).	Reaction time.	Sensitization period (f).	$I \times t$
<i>candle meters</i>	<i>sec.</i>	<i>sec.</i>	
521	11.25	9.49	4,944
743	8.89	7.13	5,298
1,180	5.98	4.22	4,980
2,080	3.59	1.83	3,806
4,880	2.72	0.96	4,685
9,920	2.24	0.48	4,762
Average.....			4,746



**Abb. 3.9** Links: Zettel mit Berechnung der Produkte aus der Dauer der Sensibilisierungsphase und der Lichtintensität, eingeklebt zwischen den Seiten 82 und 83 von Hechts Lab Notes vom Sommer 1917. Darauf zu erkennen ist die Formel der Bunsen-Roscoe-Regel. Selig Hecht Papers, Box 7, Columbia University Archives. Rechts: Tabelle mit den auf dem Zettel ausgerechneten Produkten, sowie die grafische Darstellung der Konzentrationsänderung der Substanzen P und S über die Zeit im Dunkeln, aus Hecht (1918b), S. 154, 159.

<sup>61</sup> Hecht (1918b), S. 158. Robert Wilhelm Bunsen und Henry Enfield Roscoe hatten diese Regel am Phänomen der Schwärzung von Chlorsilberpapier entwickelt. Siehe Bunsen/Roscoe (1862), S. 538: „So wird man den Satz als feststehend betrachten dürfen, dass innerhalb sehr weiter Grenzen gleichen Producten aus Lichtintensität und Insolationsdauer gleiche Schwärzungen auf Chlorsilberpapier von gleicher Sensibilität entsprechen.“

<sup>62</sup> Hecht (1918b), S. 154–155: „On the supposition that the sensitivity of *Ciona* depends upon a photochemical reaction, the relation between the intensity of the light and the sensitization period should be expressed by the reciprocity law as found by Bunsen and Roscoe (1862).“

Intensität des Lichtreizes. Je intensiver der Lichtreiz, desto kürzer dauerte die Sensibilisierungsphase, wobei das Produkt der Intensität und Zeit konstant blieb (Abb. 3,9, rechts oben).

Die Anwendbarkeit der Bunsen-Roscoe-Regel auf *Cionas* Sensibilisierungsphase brachte Hecht dazu, das Schema einer photochemischen Reaktion aus der Physikalischen Chemie in die Sinnesphysiologie zu importieren. Das Schema umfasst zwei Typen von Entitäten: eine lichtempfindliche Substanz S sowie eine oder mehrere Vorläufersubstanzen. Hecht ging zunächst einfachheitshalber von einer einzigen Vorläufersubstanz P aus. Mit diesen Entitätstypen sind bestimmte Aktivitäten assoziiert: Wirkt Lichtenergie auf lichtempfindliche Stoffe, *zersetzen* sich diese in nicht-lichtempfindliche Stoffe.<sup>63</sup> Aus Vorläuferstoffen werden wiederum S-Stoffe *gebildet*. Hecht nahm weiter an, dass die nicht-lichtempfindlichen Stoffe mittelbar oder unmittelbar die Sehnerven *reizen*:

In terms of the processes that go on in the sense organs, the applicability of the reciprocity law means that during the sensitization period the light must form a constant quantity of a substance before it can produce its stimulating effect. Undoubtedly this involves the conversion of a photosensitive substance into something else which acts as an „inner stimulus“.<sup>64</sup>

Die Wahrnehmung von Licht – oder genauer die Stimulierung der Sehnerven durch einen Lichtimpuls, festgestellt über die dadurch ausgelöste, sichtbare Retraktion der Siphons – erfolgte Hechts Hypothese zufolge, sobald über die zugeführte Lichtenergie (Zeit × Intensität) eine ausreichende Menge an P produziert wurde.<sup>65</sup> Über die Formel „Zeit × Intensität = benötigte Energie = benötigte Menge an P“ konnte Hecht die zur Nervenreizung notwendige Menge an nicht-lichtempfindlicher Substanz P experimentell bestimmen. Bei konstanter Lichtintensität hängt der photochemische Effekt nämlich alleine von der Expositionszeit ab. Entsprechend konnte er über die Reaktionszeit ermitteln, wie viel P produziert werden muss, damit die Nerven stimuliert werden.<sup>66</sup>

Mit Verweis auf das Schema  $P \rightleftharpoons S$  ließen sich auch Hechts Messungen zur Dunkeladaptation *Cionas* erklären: Im Dunkeln nimmt die Konzentration von S zu, weil nur S aus P gebildet, aber kein S in P umgewandelt wird. Nach längerer Zeit in der Dunkelheit wird deshalb immer weniger Lichtenergie (bei konstanter Intensität also eine immer kürzere Belichtungsdauer) benötigt, um den photochemischen Effekt auszulö-

<sup>63</sup> Sheppard (1914), S. 208 charakterisierte eine photochemische Reaktion als „the change of a system A to B, it being agreed that B is a chemically different individual from A, under the action of radiant energy“.

<sup>64</sup> Hecht (1918b), S. 155.

<sup>65</sup> Hecht (1918a), S. 199.

<sup>66</sup> Hecht (1918b), S. 156: „The reaction time at any moment may therefore be used as a measure of the amount of photochemical effect necessary in order to act as a stimulus in the sense organ.“

sen. Die Dunkeladaption, so Hechts Vorschlag, ist eine Folge der Änderung der Konzentration der in den Sinneszellen vorliegenden chemischen Stoffe.<sup>67</sup> Das Schema bot außerdem eine Erklärung für die Zunahme der Reaktionszeit bei der Stimulierung in ein-Minuten-Intervallen: Während die Umwandlung von S in P nur bei Lichteinfluss stattfindet, läuft die Dunkelreaktion jeweils, sobald P vorliegt. Hecht nahm an, dass die beiden gegenläufigen Reaktionen ungefähr gleich schnell ablaufen. Entsprechend werde nach einiger Zeit ein stationärer Zustand erreicht, bei der die Menge an P und S konstant bleibt. Solange die Konzentration von P nicht ansteigt, bleibt der Effekt aus.<sup>68</sup> Die unter diesen Vorzeichen für eine Lichtreaktion *Cionas* benötigte minimale Energiezunahme (hier Belichtungsdauer) konnte das Schema korrekt voraussagen.<sup>69</sup>

Hecht war nicht als einziger auf die Idee gekommen, dass die Photochemie Ressourcen zur Erklärung des Sehprozesses bereithalten könnte. Ebenfalls 1918 präsentierte der deutsche Physiologe August Pütter eine Theorie der Reizvorgänge, die davon ausging, „dass in den lebenden Systemen Stoffe vorhanden“ sind, „deren physikalische oder chemische Eigenschaften durch die Reize verändert werden“.<sup>70</sup> Pütters Schema umfasst drei Substanzen; „sensible Stoffe“ oder S-Stoffe, A-Stoffe oder „Ausgangsstoffe der S-Stoffe“ und R-Stoffe genannte „Erregungsstoffe“, die aus den S-Stoffen hervorgehen.<sup>71</sup> Wie Hecht nahm Pütter an, dass „der Zustand der Erregbarkeit bzw. der Erregung durch die jeweilige Konzentration der R-Stoffe bestimmt ist“. Und wie Hecht zielte er darauf, „die jeweilige Konzentration der S-Stoffe und R-Stoffe als Funktion der Reizintensität (J) und der Zeit (t) darzustellen“.<sup>72</sup> Noch vor Hecht und Pütter hatte der russische Physiker Piotr Lasareff mit Verweis auf die Bunsen-Roscoe-Regel vorgeschlagen, dass „bei der Wirkung des Lichtes auf die Netzhautpigmente (Sehpurpur) ein photochemischer Prozess verläuft“.<sup>73</sup> Wie Hecht setzte er die absorbierte Energiemenge der Reaktionsdauer gleich. Und wie dieser ging er davon aus, dass die Produkte der in den Sinneszellen ablaufenden photochemische Reaktion „reizend auf die Endorgane der Sehnerven wirken“.<sup>74</sup>

Die Idee, Photochemie und Reizphysiologie zu verbinden, hatten vor und zeitgleich zu Hecht also auch andere Forscher. Nur Hecht gelang es indes, auf der Grundlage dieser Idee ein langjähriges Forschungsprojekt zu entwickeln. Das lag an seinem einmaligen Set an Fähigkeiten und Ressourcen: Hecht verfügte mit *Ciona* und *Mya* über biologische Objekte, an denen er seine Hypothesen zur chemischen Grundlage der

67 Hecht (1918a), S. 201; (1918b), S. 164–165.

68 Hecht (1918b), S. 161: „Constancy in the quantity of precursor means no stimulation of *Ciona*.“

69 Hecht (1918a), S. 200–201; (1918b), S. 163 sowie (1920a), S. 113: „The photochemical effect of the light is [...] a logarithmic function of its intensity.“

70 Pütter (1918), S. 203–204.

71 Pütter (1918), S. 204–205.

72 Pütter (1918), S. 204 und 207.

73 Lasareff (1913), S. 468.

74 Lasareff (1913), S. 460 und 466.

Lichtwahrnehmung überprüfen konnte. Lasareff und Pütter hingegen stützten sich auf die Daten anderer Wissenschaftler\*innen zum menschlichen Dämmerungssehen und *in vitro* Untersuchungen mit Sehpurpur. Pütter wäre mit *Ciona* zwar vertraut gewesen, allerdings hatte er, abgesehen davon, dass er nicht auf die Idee gekommen war, das Phänomen der Lichtwahrnehmung an diesen Tieren zu erforschen, keinen Zugang zu marinen Organismen.<sup>75</sup> Außerdem stieß er an seine Grenzen beim Auflösen von Differentialgleichungen zur Bestimmung der Konzentrationen der A- und S-Stoffe als Funktion der Zeit.<sup>76</sup> Lasareff wiederum verfügte über umfassende mathematische Kenntnisse. Als Physiker wusste er aber weder Bescheid über das Lichtverhalten wirbelloser Meerestiere, noch war er geübt in der Durchführung zoologischer Experimente. Hecht hingegen vereinte zoologische und mathematische Expertise und konnte die neuesten Entwicklungen der Photochemie.<sup>77</sup>

### 3.2.3 Mathematik und der Hypothesentest

Hecht betonte, dass seine Experimente nicht nur objektiv, sondern auch quantitativ sind. Einerseits lasse sich der Lichtreiz genau messen und verändern. Andererseits sei *Cionas* Lichtreaktion eindeutig, sodass sich die Reaktionszeit der Tiere genau bestimmen lasse. Beides sei wichtig für sein Vorhaben: „[It] makes the sensory behavior of *Ciona* amenable to a strict, quantitative treatment.“<sup>78</sup> Warum aber war es relevant, physiologische Prozesse quantitativ zu behandeln? Pütter zufolge spielten experimentelle Daten und mathematische Berechnungen eine wichtige Rolle bei der Evaluierung theoretischer Annahmen: „Stimmen diese theoretisch berechneten Zeiten

<sup>75</sup> Siehe Pütter (1908). Jedoch sprach Pütter (1912), S. 41 den Tieren im adulten, festgewachsenen Zustand sowohl die Bewegungsfähigkeit als auch „Lichtsinnorgane“ ab. Pütter war seit 1911 Titularprofessor für Physiologie an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.

<sup>76</sup> Pütter (1918), S. 209 erklärte: „Die Aufstellung und Integration der Differentialgleichungen, die zur Lösung dieser Aufgabe nötig sind, gingen über meine mathematischen Kenntnisse hinaus. Ich legte daher Herrn Geheimrat Study die Aufgabe vor, mit der Bitte, sie zu lösen.“

<sup>77</sup> Mit der Photochemie war Hecht laut Wald (1991), S. 83 erstmals im Frühjahr 1913 in Berührung gekommen. Nach seiner Graduierung im Februar dieses Jahres hatte Hecht in einem Fermentations-Forschungslabor gearbeitet, wo er untersuchen sollte, inwiefern Licht Bier verdirbt. Sobald er die gestellte Aufgabe gelöst hatte, sei er entlassen worden. Seither habe Hecht industrielle Arbeit gemieden. Wie kurz Hecht tatsächlich davor gewesen war, Mathematiker zu werden, zeigt die Bemerkung in seinem Brief an Glaser vom 24. Dezember 1937: „I wonder now, more than ever, whether I didn't make a mistake thirty years ago when I decided to leave mathematics.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „Otto Glaser“, CUA New York. Seine Freunde beriet Hecht regelmäßig in mathematischen Belangen. So empfahl er Glaser am 5. Dezember 1934 Mellors *Higher Mathematics for Students of Physics and Chemistry* und bezeichnete das Lehrbuch als „one of the most civilized books that I know“. Ebd.

<sup>78</sup> Hecht (1918b), S. 147. Diesen Punkt wiederholte Hecht (1921b), S. 347 drei Jahre später: „If the analysis is to be quantitative as well as objective, not only should the response be a qualitatively invariable reflex but, together with the source of stimulation, it should be capable of precise and easy control.“



mit den beobachteten überein, so müssen wir das als einen Beweis für die Richtigkeit oder wenigstens für die Zweckmässigkeit der theoretischen Annahmen betrachten.“<sup>79</sup> Physiologische Vorgänge seien dann „verstanden“, wenn sie „in ihren zahlenmässig erfassbaren Eigenschaften (Richtung, Grösse und zeitlicher Verlauf der Veränderungen) durch mathematisch formulierte Gesetze darstellbar sind“. Entsprechend forderte Pütter von einer Theorie der Reizwahrnehmung mathematisch-deskriptive Adäquanz:

Der Wert dessen, was die Theorie leistet, lässt sich [danach beurteilen] [...] inwieweit sie imstande ist, die Beobachtungen über Reizvorgänge zahlenmässig richtig darzustellen, inwieweit sie es ermöglicht, aus einfachen, mathematisch fassbaren Vorstellungen heraus Vorgänge zu begreifen und als notwendige Folgen des Stoffumsatzes und Stoffaustausches abzuleiten, die bisher nur als gegebene Beobachtungen mehr oder minder unvermittelt nebeneinander standen.<sup>80</sup>

Hecht war mit Pütter und Troland einig: Das vorgeschlagene hypothetische Schema sollte die rund um das Phänomen erhobenen Messdaten erklären können und durch diese informiert sein. So schrieb er zu den verschiedenen Aspekten von *Myas* Lichtverhalten: „Their presence and their quantitative aspects have determined the nature of the hypothesis proposed, and they in turn find their explanation in terms of the hypothesis.“<sup>81</sup> Ganz ähnlich schätzen auch Craver und Darden den Nutzen mathematischer Formeln ein.<sup>82</sup> Bei der Deutung der Übereinstimmung von Modellvorhersage und Beobachtung war Hecht deutlich vorsichtiger als Pütter: „This agreement [...] need not be considered an infallible *experimentum crucis*. It is possible that some other formula might fit the facts just as well.“<sup>83</sup> Anders ausgedrückt:  $P \Leftrightarrow S$  ist ein akzeptables *how possibly*-Schema für die Sensibilisierungsphase, indem es diese quantitativ richtig beschreibt. Es ist aber nicht auszuschließen, dass alternative Schemata das Phänomen ebenso gut beschreiben könnten.

<sup>79</sup> Pütter (1918), S. 216. Die „Anwendbarkeit der Theorie“ könne durch Unterschiede zwischen Beobachtung und Berechnung in Zweifel gezogen werden (S. 249).

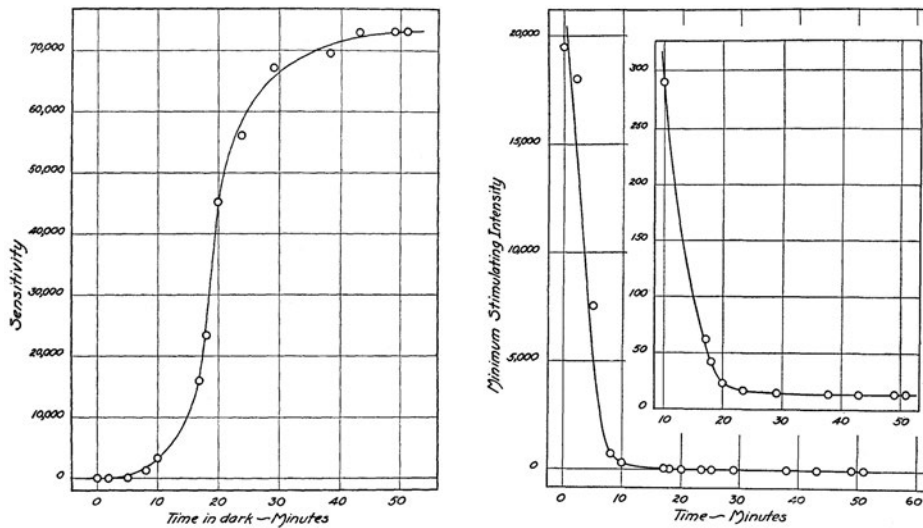
<sup>80</sup> Pütter (1918), S. 202. Ähnliches hatte Troland (1913), S. 11 gefordert. Und Hecht (1937b), S. 227 schrieb Jahre später: „One of the satisfactions in applying a theory comes from its unexpected illumination of data which, though well known, have long remained obscure in their interpretation and unrelated to the rest of the field.“

<sup>81</sup> Hecht (1921b), S. 348.

<sup>82</sup> Craver/Darden (2013), S. 43: „Mathematical representations of mechanisms are often used as tools of demonstrating that a set of components, organized as the schema suggests, would indeed suffice to produce the phenomenon. One can demonstrate, for example, that the equations descriptive of the parts of the mechanism and their activities would or would not, under reasonable assumptions about the values of the relevant variables, entail a mechanism as a whole.“

<sup>83</sup> Hecht (1921c), S. 136. Auch Sheppard (1914), S. 211 mahnte zur Vorsicht: „Quite different assumptions as to the nature or mechanism of a reaction will often yield the same analytical formulation.“ Wir sehen weiter unten, dass Hecht jeweils die einfachste der möglichen Lösungen bevorzugte.

Hecht legte großen Wert darauf, dass die Messwerte theoretisch gehaltvoll waren. „[H]e was not content merely to measure“, erklärte sein Schüler George Wald. „He wanted to understand what lay behind the measurements, what was going on at the molecular level in vision.“<sup>84</sup> Dieses Ziel beeinflusste Hechts Umgang mit den Messdaten. So kritisierte er die Art und Weise, wie die Daten zur menschlichen Dunkeladaptation bis anhin publiziert wurden: „In spite of our familiarity with the phenomena of dark adaptation, and the trustworthiness of the measurements describing them, their theoretical bearing is practically nil.“<sup>85</sup> Angegeben werde nicht die minimal benötigte Lichtintensität zur Aktivierung eines Lichtreizes (wie in Abb. 3.10, rechts), sondern die „Empfindlichkeit“ des Auges (links).<sup>86</sup>



**Abb. 3.10** Daten zur Dunkeladaptation des menschlichen Auges aus Piper (1903), dargestellt nach der bisherigen (links; „Empfindlichkeit“ =  $1/I$ ) und der nach Hecht theoretisch gehaltvollen Weise, der minimal benötigten Intensität zur Wahrnehmung des Lichtreizes; aus Hecht (1920d), S. 502–503.

Hecht kritisierte die traditionelle Darstellungsweise als oberflächlich und irreführend. Die Form der Kurve in Abbildung 3.10 (links) und ihre Unterteilung in drei Phasen stellten weder die Eigenschaften der Netzhaut noch die des Lichts dar. „The whole thing depends on the simple fact that, as a number decreases, its reciprocal increases in

<sup>84</sup> Wald (1972), S. 292.

<sup>85</sup> Hecht (1920d), S. 499–500.

<sup>86</sup> In den Arbeiten von Nagel und Piper wurde Empfindlichkeit als mindestens benötigte Intensität definiert. Publiziert wurden jeweils die Empfindlichkeiten, nicht aber die minimalen Intensitäten, so Hecht (1920d), S. 505.

a curious way.“<sup>87</sup> Durch die Feststellung der zunehmenden Empfindlichkeit des Auges werde die eigentlich wichtige Frage nicht berührt. „The *fundamental* question is: what objective changes in the makeup of the retina determine the variations in its sensitivity?“<sup>88</sup> In Bezug auf die Zusammensetzung der Retina sage die Grafik nichts aus. Die materielle Basis des Begriffs „Empfindlichkeit“ bleibe unklar.<sup>89</sup> Analog kritisierte Hecht Kinoshitas Erklärung der Dunkeladaption als „merely verbal“.<sup>90</sup> Drücke man Pipers Messdaten hingegen als minimal benötigte Lichtintensität aus, könne man daraus gehaltvolle Schlüsse ziehen:

Objectively stated, the facts are that as adaptation proceeds, less and less light energy is necessary to produce the initial photochemical effect required for a visual response. In other words, progressively less and less of the photosensitive substance must be decomposed in order to initiate the subsequent processes concerned in photoreception.<sup>91</sup>

Die materielle Grundlage der veränderten Empfindlichkeit sei nun klar: „[T]he sensitivity is thus defined in terms depending on the physical constitution of the sense organ.“<sup>92</sup> Hechts Schema  $S \rightleftharpoons P$  benannte mutmaßlich in den Lichtsinneszellen vorkommende Typen von Entitäten und Aktivitäten und war damit gehaltvoller als Pipers oder Kinoshitas Beschreibung der veränderten Empfindlichkeit der Organe oder Gewöhnung der Tiere an die Dunkelheit.

### 3.2.4 Auf der Suche nach einem Mechanismus

Hecht wollte ab 1917 also das Lichtverhalten Wirbelloser beziehungsweise den Prozess der Lichtwahrnehmung aufklären. War er damit auf der Suche nach einem Mechanismus im Sinne des *New Mechanism*? Stellen, in denen Hecht seine Problemstellung formulierte und die Lösungsvorschläge anderer kritisierte, sind kompatibel mit dieser Annahme. 1924 beschrieb er sein Ziel als „that of attempting to work out a mechanism of vision“.<sup>93</sup> In einem Artikel von 1925 gab er an, mit neuen Versuchen „unsere Kenntnisse des Sehmechanismus der Netzhaut“ bereichern zu wollen.<sup>94</sup> Das „Endziel“ seiner

<sup>87</sup> Hecht (1920d), S. 501.

<sup>88</sup> Hecht (1920d), S. 499. Siehe auch Hecht (1920b), S. 112: „Although the magnitude and the course of the dark adaptation of the human eye are well known, no *fundamental* interpretation has been made of the results.“ Jeweils meine Hervorhebung.

<sup>89</sup> Hecht (1920d), S. 501.

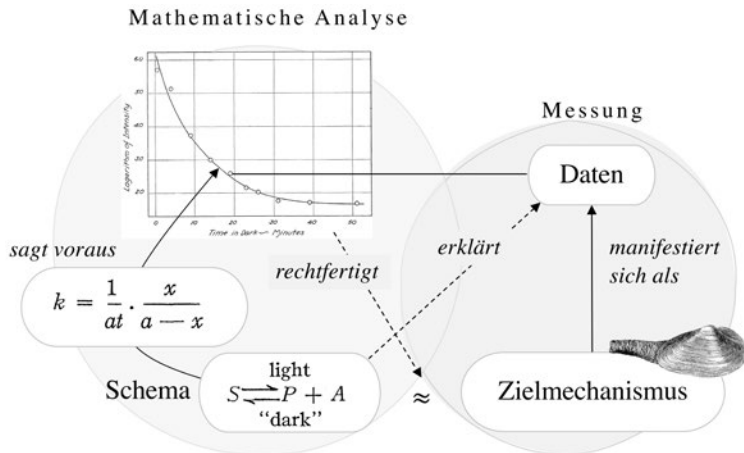
<sup>90</sup> Hecht (1918b), S. 164. Piper und Kinoshita formulierten, was Craver/Darden (2013), S. 89 oberflächliche Mechanismus-Modelle nennen – Modelle, die das Verhalten des Mechanismus beschreiben, ohne anzugeben, wie dieses Verhalten zustande kommt.

<sup>91</sup> Hecht (1920d), S. 505.

<sup>92</sup> Hecht (1920b), S. 113.

<sup>93</sup> Hecht (1924), S. 239, Fußnote 1.

<sup>94</sup> Hecht (1925), S. 66.



**Abb. 3.11** Beziehungen zwischen dem *how possibly*-Schema, dem im Lebewesen wirkenden Zielmechanismus, dem Phänomen, und der Auswertung der Messdaten, wie sie Hecht (1924), S. 236 beschrieb. Die zwei zentralen Forschungsaktivitäten sind also: Messen und – mit Blick auf Theorien und Gesetze der Physikalischen Chemie – mathematisch Interpretieren. Eigene Darstellung mit Elementen aus Hecht (1920b), S. 112 und 114. Die Datenpunkte auf dem Graphen sind einzelne Messdaten, die durchgezogene Linie wiederum ist die Isotherme einer bimolekularen Reaktion mit einem durchschnittlichen Wert von  $k=0.016$ .

Arbeit bestehe darin, „den Reizprozess in physikalischen und chemischen Eigenschaften jener Substanzen auszudrücken, welche das gereizte Organ bilden“. Angaben zu den Eigenschaften der in den Lichtsinneszellen vorkommenden Entitäten und deren Veränderung infolge der Lichteinwirkung betrachtete Hecht also als zentrale Elemente der angestrebten Erklärung.

In seinen Publikationen finden wir außerdem Aussagen dazu, was das postulierte Mechanismus-Schema seiner Meinung nach leisten muss: Es soll das Phänomen *erklären*, wobei das Phänomen durch sämtliche rund um den Sehprozess erhobenen Messdaten charakterisiert ist. Das Verhältnis der Messdaten (in dem Zitat geht es konkret um Messungen zur Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden) zu dem im Sinnesorgan wirkenden Mechanismus, beschrieb Hecht:

[T]hese data represent manifestations of the mechanism in the retina which determines vision. The characteristics of the discrimination ratio, therefore, should find an explanation in terms of this mechanism; and conversely, the capacity of any system to serve as a mechanism of vision may be tested by its ability adequately to furnish the basis for intensity discrimination.<sup>95</sup>

<sup>95</sup> Hecht (1924), S. 236.

Wie die *New Mechanists* unterschied Hecht zwischen dem im Lebewesen wirkenden Zielmechanismus und dem Mechanismus-Schema, das konstruiert wird, um das Phänomen zu erklären. Sein hypothetisches Schema idealisiere die Vorgänge in den Sinneszellen, stellte Hecht klar: „[A] mechanism as simple as this cannot be complete. The phenomena involved are diverse and complex.“ Dennoch sei die Postulierung eines solchen Schemas heuristisch wertvoll:

The best that can be done at present is to use these ideas as the basis for a first approximation, simple enough for rigorous, quantitative consideration but broad enough for the necessary future modifications. The mechanism here proposed obviously involves a number of aspects of vision, the exact properties of which will have to be in harmony with the results of a quantitative treatment of the data.<sup>96</sup>

Im Folgenden wird aufgezeigt, wie Zeitgenossen über die Verbindung von Photochemie und Sinnesphysiologie dachten und mit welchen Kniffen es Hecht gelang, die in den beiden Feldern untersuchten Vorgänge in Verbindung zu bringen.

### 3.3 Die Kinetik chemischer und biologischer Vorgänge

Die Vorstellung, dass zur Aufklärung eines physiologischen Vorgangs wie der Lichtwahrnehmung die diesem Vorgang zugrunde liegenden chemischen Reaktionen identifiziert werden müssen, war um 1918 in der Physiologie weit verbreitet.<sup>97</sup> Hechts konkreter Vorschlag, dass die Lichtwahrnehmung auf einer photochemischen Reaktion basiert, war ebenfalls schon länger im Umlauf. Und auch die Ansicht, dass zur Klärung dieser feldübergreifenden Beziehung unterschiedliche disziplinäre Expertisen nötig sind, hatten renommierte Vertreter des Fachs bereits geäußert.

#### 3.3.1 Lichtwahrnehmung und lichtempfindliche Pigmente

„Die Meinung, daß die Wirkung des Lichtes im menschlichen und tierischen Sehorgan eine chemische sei“, sei wohl genauso alt, „wie die Kenntnis von der chemischen Lichtwirkung überhaupt“, kommentierte der deutsche Physiologe Johannes von Kries 1912.<sup>98</sup> Tatsächlich war die Lichtwahrnehmung bereits in den frühen 1840er-Jahren mit der Fotografie verglichen worden – bald nachdem es gelungen war, ein photochemisch

<sup>96</sup> Hecht (1924), S. 249–250.

<sup>97</sup> Pütter (1918), S. 201 etwa forderte, Reizvorgänge „aus den Vorstellungen heraus“ zu verstehen, die aufgrund der „Erforschung des Stoffumsatzes und Stoffaustausches über die Vorgänge in den lebenden Systemen gewonnen“ wurden.

<sup>98</sup> Von Kries (1912), S. 466.

produziertes Bild zu fixieren. So hatte der Physiker Ludwig Moser vermutet, Licht wirke auf die Retina wie auf die Oberfläche photosensitiver Substanzen.<sup>99</sup> Mehr als dreißig Jahre später fand der Physiologe Franz Boll eine ebensolche lichtempfindliche Substanz in der Retina. Er beobachtete 1876, dass Tiere, die längere Zeit im Tageslicht verbracht hatten, „niemals eine rothe Farbe der Retina“ zeigten. Die Rotfärbung war hingegen nachweisbar bei Tieren, die im Dunkeln gehalten wurden. Boll schloss, „dass intra vitam beständig die rothe Farbe der Netzhaut durch das in das Auge fallende Licht verzehrt“ wird.<sup>100</sup> Er schlug vor, das Licht- und Farbsehen als photochemische Vorgänge aufzufassen:

Eben in der unter dem Einflusse des Lichtes beständig stattfindenden Herstellung und in dem Wechsel dieser verschiedenen chemischen Verbindungen, also in einem photochemischen Prozesse, würde dann das Wesen des Lichteindrucks und der verschiedenen Farbempfindungen zu suchen sein.<sup>101</sup>

Der Physiologe Wilhelm Kühne zeigte kurz darauf, dass Netzhäute wie fotografische Bilder unter Lichteinfluss verblassen. Er deutete dies so: „[D]ie Stäbchen enthalten einen Farbstoff, einen Sehpurpur; dieser wird durch Licht zersetzt: es giebt eine rapide photochemische Wirkung in der Netzhaut.“<sup>102</sup> Durch die „Auflösung frischer Stäbchen durch Galle“ oder reine gallensaure Alkalisalze gelang es Kühne, den Sehpurpur aus den Stäbchen zu extrahieren.<sup>103</sup> Isolieren und chemisch genauer untersuchen konnte er das Pigment aber nicht. Zudem stellte er fest, dass „Sehen ohne Sehpurpur“ möglich ist.<sup>104</sup> Zwei weitere Gründe waren laut Arthur König und Else Köttgen verantwortlich dafür, dass das Interesse am Sehpurpur in den 1870er-Jahren abnahm. Erstens ließ die „damalige Kenntniß normaler und anomaler Farbensysteme keine Beziehung des Sehpurpurs und seines Zersetzungsproductes, des Sehgelbs, zu der Beschaffenheit der Farbensysteme hervortreten“. Vor allem aber habe man den „Sehpurpur in der Fovea centralis nicht aufgefunden“, dem Bereich des schärfsten Sehens in der Retina.<sup>105</sup>

Die *interfield*-Annahme, wonach der in der Physiologie entdeckte, in den Stäbchen der Retina enthaltene Sehpurpur eine lichtempfindliche chemische Substanz ist, wie sie in der Physikalischen Chemie studiert wird, war also schon länger im Umlauf, aber empirisch noch nicht hinreichend gestützt. Nach 1900 ergaben sich weitere Hinweise

<sup>99</sup> Moser (1842), S. 177.

<sup>100</sup> Boll (1877), S. 8.

<sup>101</sup> Boll (1877), S. 13.

<sup>102</sup> Kühne (1879), S. 261.

<sup>103</sup> Kühne (1879), S. 265.

<sup>104</sup> Von Kries (1912), S. 466. Dennoch meinte Troland (1922), S. 68: „Our modern speculations concerning the visual receptor mechanism, which regard the latter as a photochemical process, find their principal empirical justification in the work of Kühne and his followers upon the visual purple of the rods.“

<sup>105</sup> König/Köttgen (1903), S. 338. Weigert (1921), S. 178 wiederholte: „[D]ie eigentlich farben-perzipierenden Zapfen sind praktisch farbstofffrei.“

auf die photochemische Natur des Sehprozesses. Erstens zeigte Wilhelm Trendelenburg 1904, dass die zersetzende Wirkung des Lichts auf den Sehpurpur von der Wellenlänge des Lichts abhängt. Damit habe die „Annahme, daß das Dämmerungssehen an die Zerstörung des Sehpurpurs geknüpft“ ist, eine „wertvolle Bestätigung“ erfahren, kommentierte von Kries 1912.<sup>106</sup> Zweitens sei nachgewiesen worden, dass die chemische Wirkung des Lichts „den absorbierten Energiemengen proportional“ ist.<sup>107</sup> Entsprechend hoffte von Kries, dass das Wissen über photochemische Vorgänge helfen wird, die *in vivo* ablaufenden chemischen Reaktionen zu charakterisieren.

Ueberblickt man das soeben Mitgeteilte, so darf man sagen, daß hier physiologische und photochemische Tatsachen sich in einer relativ befriedigenden Weise in Verbindung bringen lassen. Wir kennen einen sicher photochemischen Vorgang; wir können diesem mit höchster Wahrscheinlichkeit eine ganz bestimmte Bedeutung für die Sehfunktion zuschreiben und wir können ihn den in der unbelebten Natur bekannten photochemischen Vorgängen nach Maßgabe bestimmter Eigentümlichkeiten einordnen.<sup>108</sup>

Damit hatte von Kries 1912 auf die Möglichkeit hingewiesen, Wissen aus der Physikalischen Chemie auf den Sehprozess zu übertragen. Er führte weiter aus, was es noch zu klären gab:

So wissen wir nicht, in welcher Weise jene durch das Licht hervorgerufene chemische Umwandlung die im engeren Sinne des Wortes physiologischen Vorgänge auslöst oder sich in solche umsetzt. Auch der photochemische Vorgang ist, wie übrigens wohl diese Prozesse insgesamt, im einzelnen noch nicht vollkommen theoretisch deutlich.<sup>109</sup>

Ob Hecht von Kries' Artikel gelesen hatte, ist unklar. Unter der Überschrift „Effect of light on retina“ führte er in seinen Vorlesungsmitschriften Bolls Entdeckung des Sehpurpurs auf.<sup>110</sup> Die These, dass dem Sehprozess eine photochemische Reaktion zugrunde liegt, wurde Hechts Aufzeichnungen nach zu urteilen in Parkers Vorlesung nicht

<sup>106</sup> Von Kries (1912), S. 468.

<sup>107</sup> Von Kries (1912), S. 468–469. Von Kries zufolge galt das nicht nur für das menschliche Dämmerungssehen. Lasareff habe die Gültigkeit der Bunsen-Roscoe-Regel auch für verschiedene Farbstoffe aufgezeigt.

<sup>108</sup> Von Kries (1912), S. 469.

<sup>109</sup> Von Kries (1912), S. 469. S. 465 bedauert er, dass „die Beziehungen der Photochemie und der physiologischen Optik [...], wiewohl ja zweifellos vorhanden und in gewissem Maße entwickelt, doch zurzeit noch keine so engen und ausgiebigen [sind], wie man wohl wünschen könnte“. Das liege aber nicht an dem fehlenden Austausch zwischen Photochemie und Physiologie (S. 466): Kühne habe einen anregenden und fördernden Gedankenaustausch mit Bunsen gepflegt. Und Bunsen habe es sich zur Gewohnheit gemacht, „in einem fast täglichen Verkehr an den Arbeiten und Forschungsergebnissen des [Heidelberger] Physiologischen Instituts teilzunehmen“.

<sup>110</sup> Hechts Vorlesungsmitschriften zum Kurs „Zoölogy 14a“, S. 323, Hecht Papers, Box 7, CUA New York. Auf S. 313 zitiert Hecht zwar außerdem von Kries' „duplicity theory“, also die Theorie, dass die Stäbchen- und Zapfensysteme in der Vertebraten-Retina als jeweils eigene Organe aufzufassen sind. Einen Verweis auf den Artikel von 1912 findet sich in Hechts Aufzeichnungen aber nicht.

diskutiert. Von Kries seinerseits dürfte Hechts Studien begrüßt haben, zumal er 1912 erklärt hatte, es sei wenig wahrscheinlich, „daß wir über die Natur der Lichtwirkungen in den Zapfen etwas einigermaßen Sicheres erfahren werden, wenn es nicht gelingt, solche Wirkungen durch objektive Beobachtung nachzuweisen und des genaueren zu verfolgen“. Dafür seien „naturgemäß“ Physiologen und Anatomen zuständig. Seien die photochemischen Vorgänge einmal nachgewiesen, könne man „die genauere Klärung derselben vielleicht eher erwarten, wenn ihnen die zünftigen Photochemiker ihre Aufmerksamkeit zuwenden“. Die hierzu nötigen „Erwägungen und Beobachtungsmethoden“ lägen den Physiologen fern. Neben biologischer Expertise brauche es auch diejenige der Photochemie, um den Sehprozess zu erforschen.<sup>111</sup>

Wenige Monate vor von Kries' Vortrag von 1912 war im *Journal de physiologie et de pathologie générale* eine Abhandlung zur Photochemie der Retina mit derselben Stoßrichtung erschienen. Der Physikochemiker Victor Henri und der Physiologe Jean Languier des Bancels forderten, das Problem der visuellen Wahrnehmung aus der photochemischen Perspektive zu betrachten. Es sei an der Zeit, auf den Ergebnissen dieses Feldes aufbauend eine Theorie des Sehprozesses zu entwickeln.<sup>112</sup> Skeptischer äußerte sich Fritz Weigert zu diesem Vorhaben. Der Photochemiker sah wenig Wert darin, photochemische Vorgänge in Lebewesen zu untersuchen, in denen die Verhältnisse ungleich komplexer waren als *in vitro*: „Nur in den allereinfachsten Vorgängen gibt uns die Natur eine einfache Antwort auf Fragen, die wir mit einem Versuch an sie stellen.“<sup>113</sup> Die aktuellen Fragen der Photochemie betrafen seiner Meinung nach die Physik und nicht die Biologie.<sup>114</sup> Weigert schloss aber nicht aus, dass die Photochemie dereinst helfen wird, biologische Fragen zu beantworten.<sup>115</sup>

1921 wiederholte Weigert seine Bedenken gegenüber dem Vorhaben, „die Erfahrungen der Photochemie auf das Auge zu übertragen“.<sup>116</sup> Schließlich seien Lebewesen „bei kritischer Betrachtung ebenso unaufgeklärt [...], wie die biologischen Lichtwirkun-

111 Von Kries (1912), S. 470 hoffte „auf eine Förderung unserer Probleme von jener Seite“.

112 Henri/Bancels (1911), S. 842 prüften die Anwendbarkeit der Bunsen-Roscoe-Regel auf die bisher publizierten Messungen zum Sehen. Diese Messungen verglichen sie außerdem mit den neueren Erkenntnissen der Photochemie (S. 848–849). Zuletzt argumentierten sie, dass sich das Dämmerungssehen und die Dunkeladaptation über das Studium der Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs quantitativ interpretieren lässt (S. 856.)

113 Weigert (1914), S. 899.

114 Weigert (1914), S. 902. Mit Verweis auf Wilhelm Ostwalds energetischen Imperativ fragte er: „Brauchen wir nicht unsere Kräfte besser, um zuerst die allerprimitivsten photochemischen Phänomene aufzuklären, bevor wir uns auf Gebiete begeben, die ihrem Wesen nach der wirklichen Photochemie fremd sind?“ Zu Ostwald und seiner Rolle in der Monismusbewegung um 1900 siehe Leber (2020).

115 Weigert (1914), S. 905: „Die reine reale Photochemie hat noch große Aufgaben zu erfüllen, um gerüstet zu sein, die Fragen zu beantworten, die die befreundeten Wissenschaften eines Tages an sie stellen müssen: die Physik nach dem feinsten Aufbau der Materie, die Chemie nach ihren unendlich mannigfaltigen präparativen Fähigkeiten, die Biologie nach ihren Beziehungen zu den lebenden pflanzlichen und tierischen Organismen und die Medizin nach dem Wesen der heilenden Kraft des Lichts.“

116 Weigert (1921), S. 177.



gen selbst“. Zudem seien die „charakteristischen Lichtwirkungen im Auge, die spezifische Reaktion auf jede Farbe, gepaart mit einer sehr großen Lichtempfindlichkeit bei den Vergleichsobjekten unbelebter Art bis jetzt überhaupt kaum bekannt“. <sup>117</sup> Dennoch glaubte Weigert, dass photochemische Untersuchungen „geeignet sind, quasi modellmäßig Einblick in die Lichtwirkung beim Sehvorgang zu vermitteln“. <sup>118</sup> Er kannte zu dem Zeitpunkt Lasareffs Vorschlag, nicht aber Hechts Publikationen. Unabhängig von Hecht präsentierte Weigert eine qualitative „photochemische Deutung der Adaptation“ und nahm an, dass der Sehpurpur wohl wie Cyanin „im Lichte veränderlich ist“. <sup>119</sup> Die Richtigkeit dieser Annahme lasse sich „nicht mit physikalischen und chemischen, sondern nur mit biologischen Untersuchungsmethoden prüfen“. <sup>120</sup> Solche Methoden fand Hecht. In Experimenten mit Lebewesen generierte er empirische Daten, um die folgende feldübergreifende Annahme zu stützen:

- (I.) Der Vorgang der Lichtwahrnehmung in *Ciona* setzt sich aus einer Sensibilisierungs- und einer Latenzphase zusammen. Während der ersten läuft die photochemische Reaktion  $S \rightleftharpoons P + A$  ab, während der zweiten die normale chemische Reaktion  $L \rightarrow T$ . Diese Reaktion läuft ab, sobald hinreichend neue P- und A-Stoffe gebildet wurden. T reizt die Sehnerven.

Das war bemerkenswert: Die Aufklärung des Mechanismus der Lichtwahrnehmung war in den Jahren davor ins Stocken geraten, weil es nicht gelang, den Sehpurpur zu isolieren. Der analytische Weg der mechanistischen Forschung – die Isolierung einzelner Entitäten und die Bestimmung ihrer Aktivität – war damit versperrt. <sup>121</sup> Hecht fand einen alternativen Weg, um die chemische Basis der Lichtwahrnehmung zu erhellen. Zentral dafür war in der Physikalischen Chemie erschlossenes Wissen zur Kinetik chemischer Reaktionen.

Hecht konnte *Cionas* Lichtverhalten plausibel als Ausdruck eines chemischen Reaktionssystems begreifen, weil Reaktionen dieser Art in unbelebten Systemen bereits gut erforscht waren. <sup>122</sup> Für Hechts Projekt galt damit, was Arrhenius 1914 allgemein behauptet hatte: „Without the aid of experiments, *in vitro*‘ we should really know very little of the much less accessible reactions, *in vivo*.“ <sup>123</sup> Laut Arrhenius konnten Biolog\*innen dank der in der Physikalischen Chemie geleisteten Arbeit etwa den Einfluss der Temperatur auf die an physiologischen Prozessen beteiligten chemischen

117 Weigert (1921), S. 178.

118 Weigert (1921), S. 179.

119 Weigert (1921), S. 189 und 191.

120 Weigert (1921), S. 196.

121 Zum analytischen Vorgehen, siehe Bechtel/Richardson (2010), S. 18.

122 Hecht (1921b), S. 350: „[A]ll of our data may be explained in terms of the kinetics and dynamics of chemical and photochemical reactions whose properties are well known and mathematically predictable.“

123 Arrhenius (1915), S. 23.

Stoffe quantitativ verfolgen.<sup>124</sup> Wald zufolge kannte Hecht Arrhenius' Buch: „Hecht has told me of the excitement with which he read Arrhenius's new book, *Quantitative Laws in Biological Chemistry*.“ Das Buch zeigte auf, wie biologische mit physikochemischen Vorgängen in Verbindung gebracht werden können: „It offered the hope of translating accurate measurements on whole organisms into the simple kinetics and thermodynamics of chemical reactions in solution.“<sup>125</sup> Das Potenzial der Physikalischen Chemie für die Aufklärung biologischer Mechanismen hatte Hecht Walds Darstellung nach erkannt, bevor er sich entschied, das Lichtverhalten von *Ciona* zu studieren:

Hecht spoke of the excitement he and his fellow students at Harvard felt in the face of the promise that, by accurately measuring biological functions and fitting to them the simple equations of chemical kinetics, one could reveal their underlying physicochemical mechanisms.<sup>126</sup>

Hecht importierte aus der Physikalischen Chemie viel mehr als das Konzept photochemischer Reaktionen: Er adoptierte auch die Strategie, die Geschwindigkeit von Vorgängen unter variierenden Temperaturen oder Konzentrationen zu messen und die Messungen mathematisch zu analysieren (Abb. 3.11). Im Gegensatz zu Physikochemiker\*innen tat er dies mit dem Ziel, Vorgänge in belebten Systemen zu erhellen. Bei der Wahl seines Studienobjekts traf Hecht eine originelle Entscheidung: Anders als seine Fachgenossen erforschte er den Sehmechanismus nicht an Menschen oder Fröschen, sondern an *Ciona* und *Mya*. Was waren seine Gründe dafür?

### 3.3.2 *Ciona* und *Mya* als Modelle der Stäbchen

Die Arbeit mit marinen Organismen war schon dadurch vorgegeben, dass Hecht in den Jahren 1917 bis 1921 jeweils nur an marinbiologischen Stationen Gelegenheit hatte, zu forschen.<sup>127</sup> Hechts Wahl der Versuchstiere war indes alles andere als ein Kompromiss. Die augenlosen Wirbellosen eigneten sich Hechts Einschätzung nach besser als Menschen oder Frösche zum Studium der Lichtwahrnehmung.<sup>128</sup> Am Sehprozess seien mindestens drei Strukturen beteiligt: Die Iris sowie die Zapfen und

<sup>124</sup> Arrhenius (1915), S. 3.

<sup>125</sup> Wald (1972), S. 292.

<sup>126</sup> Wald (1991), S. 92.

<sup>127</sup> Hecht erinnert sich in seinem Brief an Wald vom 16. Dezember 1937: „[F]or four years I was in Omaha, Nebraska, and [...] the only research time I had was three months in the summer.“ Wald Papers, HUGFP 143, Box 8, Ordner „Hecht, 1934–1938“, HUA Cambridge.

<sup>128</sup> Glaser (1950), S. 15: „From conversations and the nature of the experiments on *Mya*, it was apparent that he expected to study vision, but also that he intended to rest his case among organisms where photoreception is uncomplicated by psychological factors or even optics.“

Stäbchen der Retina. Die mit diesen Strukturen verbundenen Vorgänge sollten einzeln betrachtet werden: „[I]t becomes necessary to isolate the individual contribution of each of these three systems toward their combined effect.“<sup>129</sup> Seinem Freund Crozier erklärte er: „Color and brightness are two functions of the retina – and of course of light. Yet one need not enter into an analysis of the other.“<sup>130</sup> Hecht bestand auf der Anwendung einer Strategie, die Bechtel und Richardson als „decomposition“ beschreiben.<sup>131</sup> Er unterteilte den Sehprozess in seine strukturellen und funktionellen Komponenten und fokussierte auf das Geschehen in den lichtempfindlichen Sinneszellen, in denen ein Lichtimpuls in einen Nervenimpuls umgewandelt wird. Statt das Menschaugen selbst zu zerteilen, wählte Hecht Forschungsorganismen, deren Lichtsinnesorgane deutlich einfacher aufgebaut sind als die Augen von Wirbeltieren. Bei *Mya* und *Ciona* hatte er es allem Anschein nach nur mit einer Art von Struktur und Funktion zu tun:

The significance of *Mya* for the study of the visual process lies in the fact that its photosensitive system is a simplified version of the eye. It possesses neither lens nor iris, and apparently only one kind of photosensitive cell.<sup>132</sup>

Hecht hoffte, über die Analyse Wirbelloser, deren Sehvermögen auf *einer* Art von Photorezeptoren beruht, Hinweise auf die Vorgänge in den Stäbchen der Retina von Vertebraten zu gewinnen.<sup>133</sup> Das komplexere Menschaugen kam für eine solche Studie nicht infrage.<sup>134</sup>

129 Hecht (1924), S. 245. Darüber, dass es andere Forscher (darunter Hermann von Helmholtz) verpasst hatten, diese Vorgänge zu trennen, wunderte sich Hecht. An Crozier schrieb er am 20. November 1923: „How on earth one can presume to lump three processes – iris, rods, and cones, all into one simple differential equation and expect it to fit, is beyond me.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

130 Hecht an Crozier, 8. Oktober 1923, ebd. In einem weiteren Brief an Crozier vom 29. Oktober erzählt Hecht von einem Vortrag in Amherst: „Niels Bohr was in the audience, and we had a 1 hour discussion after the lecture. Bohr didn't seem able to divide in his mind brightness and color in the colored spectrum.“ Hechts Freund Glaser kommentierte am 5. Oktober 1923: „*Mya siffons* [sic] are Human retinas in disguise“ und „only a very clever man could have discovered the fact.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „Otto Glaser“, CUA New York.

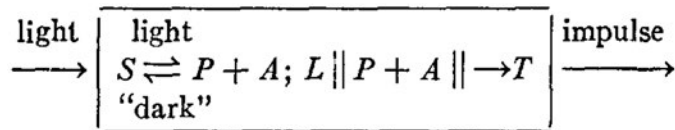
131 Zum Nutzen der Strategie der „decomposition“ schreiben Bechtel/Richardson (2010), S. 23: „Decomposition allows the subdivision of the explanatory task so that the task becomes manageable and the system intelligible. Decomposition assumes that one activity of a whole system is the product of a set of subordinate functions performed in the system. It assumes that there are but a small number of such functions that together result in the behavior we are studying, and that they are minimally interactive.“ Wright/Bechtel (2007), S. 62–63 beschreiben die Strategie so: „*Decomposition* refers to taking apart or *disintegrating* the mechanism into either component parts (structural decomposition) or component operations (functional decomposition).“

132 Hecht (1924), S. 247.

133 Hecht (1920e), S. 2: „[D]ark adaptation is decidedly a phenomenon of dim vision. According to the Duplicity Theory, dim vision is associated with the rods of the retina.“

134 Hecht (1920d), S. 505.

In seinen Publikationen nach 1918 argumentierte Hecht, dass die in der feldübergreifenden Annahme (I.) beschriebenen Vorgänge auch der Lichtreaktion von *Mya*, dem menschlichen Dämmerungssehen und dem Ausbleichen und Regenerieren des Frosch-Sehpurpurs zugrunde liegen. Darin bestand ein weiterer origineller Aspekt seiner Forschung: Anders als Kinoshita, von Kries oder Köttgen, die jeweils entweder die Lichtreaktion von Wirbellosen, die Dunkeladaptation des Menschauges oder den Sehpurpur von Wirbeltieren untersuchten, stellte Hecht eine Verbindung zwischen diesen Tiergruppen her: Die Lichtwahrnehmung dieser Organismen basierte seiner Meinung nach auf demselben photosensorischen Mechanismus. Den Sehpurpur fasste Hecht als lichtempfindliche Substanz S auf, und er nahm an, dass die Sinneszellen von *Mya* und *Ciona* einen dem Sehpurpur ähnlichen Stoff enthalten. Das für *Ciona* vorgeschlagene Schema testete und erweiterte er über die Jahre hinweg, bis er 1927 das folgende Schema für die ersten Schritte des Sehvorgangs präsentierte:



**Abb. 3.12** Schema des photosensorischen Mechanismus in der Sinneszelle (Rechteck), aus Hecht (1927a), S. 806. Anders als die Darstellung suggerieren könnte, seien die beiden chemischen Reaktionen in der Zelle nicht räumlich getrennt, fügte Hecht an. Bereits sieben Jahre zuvor hatte Hecht (1920a), S. 242 zu seinem Vorschlag erklärt: „[T]he mechanism of photoreception is not a single process. [...] there is a fundamental division of the underlying machinery into an initial photochemical reaction and a consequent ordinary chemical reaction.“

Im Fließtext erläuterte er:

It is supposed that a photosensitive material, S, is decomposed by light into at least two substances, P and A, which at the same time tend to recombine and form the original material, S. This reversible reaction has been referred to as the primary photochemical reaction.<sup>135</sup>

Diese primäre photochemische Reaktion erkläre bereits viele der Eigenschaften der Lichtwahrnehmung der betrachteten Organismen. Die Existenz der Latenzphase brachte Hecht dazu, einen zusätzlichen chemischen Prozess anzunehmen:

<sup>135</sup> Hecht (1927a), S. 806.

An inactive substance, L, is converted into an active form, T, a definite accumulation of which sets off, electrically or chemically, the nerve-ending attached to the sense cell and thus starts the train of events culminating in the specific response of the organism. This latent period reaction  $L \rightarrow T$  can proceed only in the presence of P and A freshly formed from S by the primary photochemical reaction.<sup>136</sup>

Hechts Versuche zur Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit der Lichtreaktion von *Mya* lieferten zusätzliche Belege für die Plausibilität dieses Schemas. Am Beispiel dieser Experimente und ihrer Auswertung können wir verfolgen, wie Hecht in der Physikalischen Chemie entwickeltes Wissen zur Kinetik chemischer Reaktionen nutzte, um sein hypothetisches Schema zur chemischen Basis der Lichtwahrnehmung zu stützen.

Hintergrund für Hechts Argument war eine von Arrhenius aufgestellte Formel für monomolekulare chemische Reaktionen zur quantitativen Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeitskonstanten  $k$  von der Temperatur, bei der die Reaktion abläuft. Hecht maß die Dauer von *Myas* Sensibilisierungs- und Latenzphase bei 21 °C bis 34 °C. Anschließend berechnete er den Faktor, um den die beiden Phasen bei einem Temperaturunterschied von 10 °C schneller abliefen. Für die Latenzphase ergaben die Messungen eine Zunahme der Geschwindigkeit um den Faktor 2,5 bis 3.<sup>137</sup> Das ließ Hecht vermuten, dass während der Latenzphase eine gewöhnliche chemische Reaktion abläuft. Nach einem von dem Physikochemiker Jacobus Henricus van 't Hoff aufgestellten Gesetz liegt der Temperaturkoeffizient  $Q_{10}$  normaler chemischer Reaktionen nämlich typischerweise zwischen 2 und 3.<sup>138</sup> Aus der Art und Weise, wie sich die Dauer der Latenzphase mit der Temperatur veränderte, zog Hecht Schlüsse über die Vorgänge, die der Latenzphase zugrunde liegen:

The simple chemical nature of the catalyzed reaction,  $L \rightarrow T$ , is evidenced by its quantitative behavior in relation to the temperature. It follows the theoretical expectation according to the Arrhenius equation [...] in which the velocity constants ( $k$ ) vary with the absolute temperatures ( $T$ ).<sup>139</sup>

*Myas* Latenzphase lief bei um 10 °C erhöhter Temperatur um denselben Faktor schneller ab, den van 't Hoff und Arrhenius für normale chemische Reaktionen *in vitro* gefunden hatten. Dass sich die Dauer der Reaktion nach der Veränderung der Temperatur

<sup>136</sup> Hecht (1927a), S. 806..

<sup>137</sup> Hecht (1919b), S. 663.

<sup>138</sup> Hecht (1919c), S. 667–668. Hecht (1919b), S. 664 zufolge wird diese Reaktion wohl durch eine oder beide der unter Lichteinwirkung gebildeten Vorläufersubstanzen katalysiert. Er verwies auf das Lehrbuch *General chemistry of the enzymes* von Hans Euler (1912) und erklärte, dass die Kinetik der Latenzphase der einer katalysierten Reaktion entspricht, bei der die Reaktionsgeschwindigkeit eine lineare Funktion der Konzentration des Katalysators ist.

<sup>139</sup> Hecht (1920a), S. 230.

auf dieselbe Weise veränderte, wertete Hecht als Indiz für die Identität der Vorgänge. Auf jeden Fall waren seine Messungen kompatibel mit der Annahme, dass die Latenzphase durch eine Aktivität mit denselben Eigenschaften wie die Aktivität „monomolekulare chemische Umwandlung“ bestimmt wird.

Auf analoge Weise stützte Hecht die Hypothese, dass die primäre Reaktion der Lichtwahrnehmung eine photochemische ist. Weigert zufolge sind die Temperaturkoeffizienten von photochemischen Reaktionen tief, um 1,00 für 10 °C.<sup>140</sup> Tatsächlich zeigten Hechts Messungen, dass der Einfluss der Temperatur auf die minimal benötigte Reizenergie mit einem  $Q_{10}$  von 1,06 vernachlässigbar ist. Damit hielt Hecht die photochemische Natur der primären Lichtreaktion für erwiesen. 1920 schrieb er: „These values are so characteristic of endo-energetic photochemical reactions, that, combined with the applicability of the Bunsen-Roscoe law, they can lead to but one conclusion.“ Nämlich: „[T]he initial effect of the light in photic stimulation is a purely photochemical phenomenon rather simple in nature.“<sup>141</sup>

Weil die Dynamik verschiedener chemischer Reaktionen in der Physikalischen Chemie schon beschrieben worden war, konnte Hecht seine Annahmen über die chemischen Vorgänge erhärten, die den beiden Phasen der Lichtreaktion seiner Versuchstiere mutmaßlich zugrunde liegen. Er verzichtete darauf, Sinneszellen von *Mya* und *Ciona* chirurgisch zu zerlegen und deren Komponenten zu studieren – ein Vorgehen, das klassischerweise mit mechanistischer Forschung assoziiert wird.<sup>142</sup> Bechtel betont jedoch, dass die physikalische Zergliederung des Systems nicht die einzige Möglichkeit darstellt, einen Mechanismus zu studieren. Man könne auch untersuchen, wie Umweltfaktoren das Verhalten eines Mechanismus beeinflussen.<sup>143</sup> Genau das tat Hecht. Wie die Temperatur und die Konzentration der involvierten Stoffe die Geschwindigkeit chemischer Reaktionen beeinflussen, war in der Physikalischen Chemie eingehend untersucht und in Form von Gesetzen festgehalten worden.<sup>144</sup> Aus diesen ließen sich quantitative Voraussagen ableiten, die wiederum mit Messdaten verglichen werden konnten. Von der Übereinstimmung der beobachteten Größen mit den berechneten hing laut Arrhenius ab, ob ein Gesetz auf ein untersuchtes Phänomen anwendbar ist – ob also das einen chemischen Vorgang beschreibende Gesetz auch den

<sup>140</sup> Weigert (1911), S. 273–374.

<sup>141</sup> Hecht (1920a), S. 242.

<sup>142</sup> Siehe etwa Craver/Darden (2013), S. 66: „[O]ne typically breaks a system as a whole into component parts that one takes to be working components in a mechanism.“

<sup>143</sup> Bechtel (2008), S. 148–149. Solche Studien würden oft in der Formulierung gesetzmäßiger Beziehungen münden.

<sup>144</sup> Arrhenius (1915), S. 3 zufolge sind diese Gesetze nichts anderes als in mathematischen Formeln ausgedrückte Beschreibungen von Phänomenen: „The quantitative relations between the properties of these substances and their concentration, temperature, and the concentration of substances exerting an influence upon them are given by mathematical formulae. These formulae give a concise description of the phenomenon investigated.“

biologischen Vorgang beschreibt.<sup>145</sup> Hecht erklärte dazu: „This quantitative agreement of observed values with those predicted on the basis of an hypothetical photosensitive chemical system is convincing proof of the plausibility of the latter.“<sup>146</sup> Der Status von Hechts Mechanismus-Schema wandelte sich dank dieser Experimente von dem eines *how possibly*- zu einem *how plausibly*-Schema.

Mit der Geschwindigkeit von Reaktionen fokussierte Hecht auf eine Eigenschaft, die die *New Mechanists* als Aktivitäts-Eigenschaft auffassen.<sup>147</sup> Tatsächlich beschrieben die betreffenden physikochemischen Gesetze Aktivitäten: Die vom Licht bewirkte *photochemische Zersetzung* von S in P und A und die normale chemische *Umwandlung* von L in T. Die empirischen Belege dafür, dass dies die Aktivitäten sind, die in den Sinneszellen der Tiere ablaufen, stützten gleichzeitig die Plausibilität der These, dass die Entitätstypen S, P, A, L und T in den Sinneszellen vorkommen und Komponenten des Mechanismus der Lichtwahrnehmung sind.

Dass es überhaupt möglich war, über die der Lichtreaktion dieser Tiere zugrunde liegenden chemischen Vorgänge zu spekulieren, war laut Hecht alles andere als selbstverständlich. Schon länger hatten Biolog\*innen versucht, die Geschwindigkeit physiologischer Vorgänge in Verbindung zu bringen mit den ihnen zugrunde liegenden chemischen Prozessen.<sup>148</sup> Dieses Unterfangen sei aber äußerst schwierig:

The real difficulty [...] is that biological phenomena do not represent single chemical reactions. In order, therefore, that the variations shown by biological activities be properly understood, it is necessary to know the nature and number of the chemical reactions concerned, and also their interrelations.<sup>149</sup>

Nur wenn man eine ungefähre Vorstellung von dem Mechanismus für das biologische Phänomen habe, sei es angezeigt, diesen mathematisch zu modellieren: „Without such knowledge [of the chemical and physical reactions involved in the process] it is impossible to apply the mathematical reasoning which is a prime essential for the proper comprehension of the data.“<sup>150</sup>

145 Siehe Arrhenius (1915), S. 4; und Bechtel (2008), S. 149 sowie Ioannidis/Psillos (2018), S. 154.

146 Hecht (1919a), S. 556. Hecht (1920a), S. 243 mahnte, es gebe auch weniger einfache Alternativen, welche die Phänomene ebenfalls erklären könnten. Für den Moment wolle er diese aber nicht berücksichtigen: „None of these alternatives, however, appear very attractive because of their innate complexity. This becomes especially true when it is necessary to make a mathematical analysis of data in order to compare theoretical expectation and actual performance. The proposed hypothesis of photoreception is therefore to be preferred in its present form, unless some glaring discrepancy arises.“

147 Kaiser (2018), S. 119: „[A]ctivities are necessarily temporally extended and possess characteristic durations, rates, and phases.“

148 Zu diesen gehörten Blackman (1905) und Pütter (1914).

149 Hecht (1919c), S. 668.

150 Hecht (1919c), S. 668–669. Diesen Punkt wiederholte Hecht einige Jahre später in einem Brief an Crozier: „Math in biology is absolutely essential for progress, but it must be used as a tool, and one must never lose sight of the actual mechanisms with which one is concerned.“ Hecht an Crozier, 20. November 1923,

### 3.3.3 Von *Mya* über den Frosch zum Menschen

Wie stellte Hecht die Verbindung zwischen der Lichtwahrnehmung von *Mya* und jener der Menschen her? Drei Jahre nach seinen ersten Versuchen mit *Ciona* war Hecht überzeugt, dass das Modell  $S \rightleftharpoons P + A$  für die photische Reizbarkeit von Organismen ganz allgemein gilt. Er verkündete: „[T]he mechanism underlying the initial phase of retinal sensitivity in dim light is the same as that which forms the basis of the initial process of photoreception in such forms as *Mya* and *Ciona*.“<sup>151</sup> Auf der Basis des Studiums des Lichtverhaltens der Meerestiere habe er ein hypothetisches Modell entwerfen können, „which accounts for this type of irritability in terms of an underlying photochemical mechanism.“<sup>152</sup>

Hecht konnte zeigen, dass die von Wilibald A. Nagel 1911 publizierten Daten zur Dunkeladaption des menschlichen Auges wie die zur Dunkeladaption von *Mya* der Kurve einer bimolekularen Reaktion entsprechen (Graph in Abb. 3.11).<sup>153</sup> Der parallele Kurvenverlauf der Messdaten deutete darauf hin, dass die den gemessenen Phänomenen zugrunde liegenden Prozesse identisch sind.<sup>154</sup> Das freute Hecht. Seiner Meinung nach verstärkte die Tatsache, dass das vorgeschlagene Schema die Lichtwahrnehmung so unterschiedlicher Organismen wie Muscheln und Menschen richtig beschreibt, dessen Plausibilität.<sup>155</sup>

Die Annahme, wonach der Sehpurpur die lichtempfindliche Substanz S in der Retina ist, etablierte Hecht nach einem uns inzwischen bekannten Muster.<sup>156</sup> „Die photochemischen Eigenschaften, welche der Substanz S im hypothetischen Mechanismus

---

Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Hechts Vorstellungen zum Mechanismus der Lichtwahrnehmung beruhten auf seinen Versuchen mit *Ciona*, insbesondere der Feststellung, dass eine konstante Energiemenge nötig ist, um bei diesen Tieren eine Lichtreaktion auszulösen.

151 Hecht (1920b), S. 115.

152 Hecht (1921b), S. 347, siehe auch Hecht (1920b), S. 347.

153 Hecht (1920b), S. 114. Die Bedeutung dieses Resultats sei klar: „Two substances are decreasing in concentration according to the ordinary velocities of chemical reactions. These two substances are, therefore, combining to form a third substance.“ Hecht freute sich darüber, seine Schlussfolgerung aus Daten ziehen zu können, die gewonnen wurden, bevor er sein Modell formuliert hatte.

154 Hecht (1920b), S. 113: „If the initial phase of the photic reception of the human retina in dim light is similar to the mechanism in these lower forms, the application of the two principles just described should yield an analysis of the results obtained in dark adaptation.“

155 Hecht (1921c), S. 136: „The circumstance that a similar type of photochemical mechanism differing in local detail of application serves to account for the photosensitive behavior of *Mya*, and for that of the peripheral retina, heightens the plausibility of the general picture.“ Wie gut die Messungen übereinstimmten, erstaunte Hecht zuweilen selbst. Nachdem er sich mit dem Vermögen des Menschenauges, Lichtintensitäten zu unterscheiden, beschäftigt hatte, schrieb er Crozier am 8. Oktober 1923: „Now here is the sick point. The data on the human eye, even uncorrected, absolutely resembles the curve I get with *Mya* for  $\Delta I/I$  versus  $\log I$ .“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S. 1923–1927“, HUA Cambridge.

156 Hecht (1925), S. 71 schrieb, es handle sich bei der photosensitiven Substanz in der Retina des Menschenauges „unzweifelhaft“ um das Sehpurpur, das von Boll gefunden und von Kühne erforscht worden war.



für das photoreceptorische System zugeschrieben worden sind, müssten im Sehpurpur gefunden werden, wenn beide für das visuelle System der Stäbchen dieselben wären.“<sup>157</sup> In den unter 3.3.1 beschriebenen Experimenten sammelte er Daten zum Ausbleichen des aus der Retina von Fröschen gewonnenen Sehpurpurs.<sup>158</sup> Auch hier interessierte ihn die Kinetik des Vorgangs:

From the kinetics of visual purple decomposition it may be concluded that this photosensitive material is a chemical entity, and that its bleaching is probably represented by the destruction of a large molecule into smaller ones.<sup>159</sup>

Wie bei *Ciona* und *Mya* ermittelte Hecht außerdem den Temperaturkoeffizienten der Sehpurpur-Zersetzung.<sup>160</sup> Wie die Dauer der Sensibilisierungsphase veränderte sich die Dauer des Zersetzungsprozesses über eine Temperaturdifferenz von 30 °C kaum.<sup>161</sup> Der Sehpurpur zeigte dieselben Eigenschaften wie die postulierte Entität S. „Alle am Sehpurpur gewonnenen Erfahrungen stimmen mit den Versuchsergebnissen, welche wir in bezug auf das Sehen und die Reaktion  $S \rightleftharpoons P + A$  erhalten haben, überein.“<sup>162</sup>

In einem letzten Schritt stellte Hecht eine Verbindung zwischen dem Frosch-Sehpurpur und dem menschlichen Dämmerungssehen her.<sup>163</sup> Er maß die Wahrnehmung von Licht in der Peripherie des menschlichen Auges. Dieser Teil der Retina setzt sich ausschließlich aus Stäbchen zusammen: „This condition proved to be of advantage, because it opened the possibility of connecting the findings with what is known of the properties of visual purple.“<sup>164</sup>

### 3.4 Forschungsstränge 1919 bis 1938

Hecht beschäftigte sich in den Jahren nach seinen ersten Untersuchungen zu *Cionas* Lichtwahrnehmung damit, das vorgeschlagene Mechanismus-Schema zu prüfen: „The present investigation“, schrieb er 1919, „serves as an analysis of the photochemical

<sup>157</sup> Hecht (1931), S. 303.

<sup>158</sup> Auch hier legte Hecht (1920e), S. 5 Wert auf die quantitative Behandlung des Problems: „In order to follow quantitatively the progress of the bleaching reaction, it is necessary to have a series of colorimetric standards representing different concentrations of visual purple and its decomposition products.“

<sup>159</sup> Hecht (1920e), S. 12.

<sup>160</sup> Hecht (1921a), S. 285: „The order of magnitude of the temperature coefficient may therefore give us some notion of the degree of complexity of a photosensitive reaction.“

<sup>161</sup> Hecht (1921a), S. 290.

<sup>162</sup> Hecht (1925), S. 71.

<sup>163</sup> Hecht (1921c), S. 113 schrieb zur Bedeutung der Modellannahmen aus seinem Studium von Invertebraten: „As a result of these assumptions it was possible to analyze the data of dark adaptation of the eye, and to account for the phenomenon in terms of a comparatively simple photochemical mechanism.“

<sup>164</sup> Hecht (1921c), S. 113–114. Hecht (1938b), S. 27 erklärte: „The central 2° of the retina is practically rod-free.“ Sehpurpur wurde nur in den Stäbchen gefunden.

system in such quantitative detail as to increase materially its scientific value and its probable reality.“<sup>165</sup> Im Folgenden skizziere ich, wie Hecht vorgeht, um das Schema empirisch zu erhärten. Dazu zeichne ich die wichtigsten Forschungslinien Hechts bis zum Ende der 1930er-Jahre nach.

### 3.4.1 Indirekte Photochemie: Schematest mit Fritz Weigert

Dass das für *Ciona* aufgestellte Schema auch das Lichtverhalten von *Mya* unter unterschiedlichsten Bedingungen richtig beschrieb, stärkte Hechts Vertrauen in das Schema. Fragen zur Lichtempfindlichkeit und der photochemischen Wirkung des Lichts auf den Organismus ließen sich nun mit beträchtlicher Genauigkeit und Zuversicht beantworten, freute er sich 1920.<sup>166</sup> Fünf Jahre später schrieb er: „[I]t is known that the receptor mechanism underlying this sensitivity to light is composed of two associated processes.“<sup>167</sup>

Eine besonders wichtige Ressource zur Charakterisierung des ersten dieser beiden Prozesse war das bereits erwähnte Büchlein Weigerts. Unter „Ergebnisse quantitativer photochemischer Untersuchungen“ hatte Weigert im vierten Kapitel das in der Photochemie erschlossene Wissen zur Geschwindigkeit photochemischer Reaktionen in Abhängigkeit der Konzentration der beteiligten Stoffe, der Lichtintensität, der Wellenlänge und Temperatur, sowie des Gleichgewichtszustands und seiner Beziehung zur Temperatur gesammelt.<sup>168</sup> Das Kapitel scheint Hecht als Blaupause für seine Experimente zur primären Lichtreaktion gedient zu haben.

Hecht hielt das vorgeschlagene Schema für das plausibelste unter den denkbaren Alternativen und begründete dies mit seinen Messungen. Zum Beispiel legte er dar, dass während der Latenzzeit grundsätzlich drei Prozesse ablaufen könnten. Um identifizieren zu können, welcher am wahrscheinlichsten dem tatsächlichen Geschehen in der Sinneszelle entspricht, führte er Experimente durch: „In order to decide among these possibilities it is necessary to inquire quantitatively into the relation between the exposure period and the latent period.“<sup>169</sup> Bei diesem Vorgehen begegnete er drei Arten

<sup>165</sup> Hecht (1919a), S. 545.

<sup>166</sup> Hecht (1920b), S. 112.

<sup>167</sup> Hecht (1926), S. 291.

<sup>168</sup> Weigert (1911), S. 257–280, mit den Unterkapiteln: Reaktionsgeschwindigkeit und Konzentration; Reaktionsgeschwindigkeit und Lichtintensität; Reaktionsgeschwindigkeit und Wellenlänge; Reaktionsgeschwindigkeit und Temperatur; und Stationärer Zustand und Temperatur.

<sup>169</sup> Hecht (1919b), S. 661. Erstens könnten die gebildeten Vorläufersubstanzen an einem anderen Ort als dem Produktionsort wirken. Die Latenzzeit entspräche dann der Zeit für die Diffusion der Stoffe an diesen anderen Ort. Eine zweite Möglichkeit wäre, dass die Latenzzeit die Dauer einer chemischen Nebenreaktion darstellt, etwa der Wechselwirkung einer oder beider Vorläufersubstanzen mit anderen im Sinnesorgan anwesenden Stoffen. Während der Latenzzeit würde dieses Reaktionsprodukt gebildet. Drittens könnte während dieser Phase eine unabhängige chemische Reaktion ablaufen, die durch die Anwesenheit der frisch gebildeten Vorläufersubstanzen katalysiert wird.

von Schwierigkeiten. Erstens kam es vor, dass sich ein Zusammenhang nicht messen ließ. In diesem Fall verzichtete Hecht auf Schlussfolgerungen.<sup>170</sup> Dasselbe tat er, wenn an den Organismen beobachtete Phänomene in der Photochemie noch nicht bekannt oder verstanden waren.<sup>171</sup> Drittens kam es vor, dass unterschiedliche Hypothesen zu denselben mathematischen Resultaten führten. In solchen Fällen war es unmöglich, auf der Basis von Messdaten zwischen den verschiedenen grundsätzlich denkbaren Schema-Varianten zu unterscheiden.<sup>172</sup>

Abgesehen davon war die Strategie ergiebig. Entscheidend für Hechts Erfolg war, dass er in *Ciona* und *Mya* geeignete Versuchstiere gefunden hatte. Begeistert sagte er über *Mya arenaria*, „they were specially created for being investigated“.<sup>173</sup> 1924 beantragte Hecht bei dem General Education Board der Rockefeller Foundation Mittel für einen einjährigen Forschungsaufenthalt in Europa, mit dem Plan: „Study of the Photochemistry of the visual process in *Ciona intestinalis*, in an effort to discover the nature of the chemical reactions concerned in the sensitivity of animals to light.“<sup>174</sup> In einem Brief an Parker erklärte Hecht, er wolle seine Untersuchungen der letzten Jahre wiederholen mit *Ciona*, „which seems to possess a sensitivity to light similar to that of the human eye“. Die Stazione Zoologica in Neapel sei ein geeigneter Ort für das Vorhaben: „*Ciona* is common at Naples. Therefore a five or six months stay at the Naples Station would furnish an excellent opportunity to carry on the investigations with *Ciona*.“<sup>175</sup>

Der Antrag wurde bewilligt und die Familie Hecht kam im November 1924 in Neapel an.<sup>176</sup> Hecht war begeistert ob der Ressourcen, die er vor Ort antraf: „The *Cionas*

170 Siehe etwa Hecht (1920e), S. 2: „Our judgment in this matter must, however, be withheld, because no quantitative data are available with regard to the photochemistry of visual purple.“

171 Hecht (1920c), S. 345: „The final meaning of our results will therefore await the elucidation of similar data in photochemistry proper.“

172 Zum Beispiel erklärte Hecht Crozier am 24. November 1924, dass der theoretische Kurvenverlauf derselbe sei, ob die chemische Reaktion eine mono-, di- oder trimolekulare ist – „what you get is a series of straight lines *parallel* to each other [...] which means that one can't prove whether the dark reaction is mono, bi or trimolecular by testing it in terms merely of the equation  $KI = x^n / (a-x)$ .“ Hecht fuhr fort: „I wish I had a mathematician here to tell me why the devil those three treatments of a set of numbers give almost identical results.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27,“ HUA Cambridge. Hervorhebung im Original.

173 Hecht an Crozier, 8. November 1925, ebd. Hechts Freund Crozier hingegen hatte schon Versuche abbrechen müssen, weil sich seine Versuchstiere als ungeeignet herausgestellt hatten. Erstens konnte Crozier das Nährmedium nicht konstant halten. Zweitens reagierten die Tiere zu schwach und uneinheitlich auf den induzierten Reiz, wie Crozier am 9. März 1923 klagte. Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1922–1924)“, CUA New York.

174 Hecht, „Application for a Fellowship“ vom 24. Oktober 1924, International Education Board records, Serie 1–3, Box 5, Ordner 776, RAC North Tarrytown.

175 Hecht an Parker, 27. Mai 1924, Osterhout Papers, Correspondence, Box 2, Ordner 3, RAC North Tarrytown.

176 „Tavoli di studio 1925“ des Archivs der Stazione Zoologica, Neapel. In dem Dokument wird Hechts Forschung mit „Senso ottico nelle Ascidie“ beschrieben. Im Februar 1924 war Hechts Tochter Maressa zur Welt gekommen.

here are beautiful; the Californian ones were runts compared to these.“<sup>177</sup> Ende 1924 und Anfang 1925 wiederholte Hecht die Versuche, die er zuvor mit *Mya* unternommen hatte. „I have been making slow progress with *Ciona*; last week I finished measuring its dark adaptation.“<sup>178</sup> Die Ergebnisse dieser Versuche erschienen 1926 und 1927 im *Journal of General Physiology*. Zu Hechts Freude stimmten die ermittelten Daten überein mit dem „hypothetical scheme which has already been suggested for the chemical mechanism underlying the photosensory properties of *Ciona* and *Mya* and to certain extent of the retina“.<sup>179</sup>

Neben der Lichtreaktion von *Ciona* hatte Hecht in Neapel auch die der Muschel *Pholas dactylus* studiert.<sup>180</sup> Sein Schema konnte Hecht inzwischen mit umfangreichen Studien mit nicht weniger als vier Tierarten stützen. Er präsentierte es indes nach wie vor als *how plausibly*-Schema: „A chemical mechanism is suggested which can account not only for the data of dark adaptation here presented, but for many other properties of the photosensory process which have already been investigated in these animals.“<sup>181</sup>

### 3.4.2 Vereinheitlichung der Phänomene

Ab Herbst 1926 leitete Hecht das eigens für ihn eingerichtete Biophysikalische Laboratorium am Zoologischen Institut der Columbia University. Von nun an experimentierte er nicht mehr mit Invertebraten. Das an *Ciona* und *Mya* entwickelte Schema der Lichtwahrnehmung betrachtete er inzwischen als empirisch gut gestützt. Nun prüfte er, welche Aspekte des Sehvorgangs sich als Ausdruck der postulierten Reaktionen verstehen lassen. Dieses Vorgehen beschrieb er 1938 rückblickend so:

[T]he procedure has been to measure the different functions of vision and photoreception in man and in other animals, and to ascertain how much of their quantitative properties depends on the characteristics of these very first reactions which must take place between light and the sensitive elements.<sup>182</sup>

<sup>177</sup> Hecht an Crozier, 24. November 1924, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Crozier würdigte die Tiere, indem er seine Briefe beendete mit „all the possible wishes for the health and comfort of the three of you, and for the *Cionas*“ oder „you may kiss a *Ciona* for me!“ Crozier an Hecht, 8. Dezember 1924 und 1. Januar 1925, Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1925–1926)“, CUA New York.

<sup>178</sup> Hecht an Crozier, 29. Oktober 1923, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

<sup>179</sup> Hecht (1926), S. 299.

<sup>180</sup> Diese Muschelart verfügt ebenfalls über einen Siphon, den sie bei plötzlicher Belichtung zurückzieht.

<sup>181</sup> Hecht (1927a), S. 808.

<sup>182</sup> Hecht (1938c), S. 158.

Hecht ging es darum, das Phänomen der Lichtwahrnehmung möglichst umfassend darzustellen oder – in seinen eigenen (von Else Asher übersetzten) Worten – all jene Tatsachen zu beschreiben, die „die Empfindlichkeit der Tiere dem Licht gegenüber bezeugen“.<sup>183</sup> Die Lichtempfindlichkeit der Sinneszellen äußere sich in

a) den Beziehungen zwischen Intensität und Zeit für die Schwelle [...], welche durch die ersten Phasen in der photochemischen Spaltung des sensitiven Stoffes S bei der Reaktion  $S \rightarrow P + A$  dargestellt werden; b) mit dem Verlauf der Dunkeladaptation und der Wirkung der Temperatur auf dieselbe, welche durch die Kinetik der umgekehrten Reaktion  $S \leftarrow P + A$  ausgedrückt wird, c) mit den Eigenschaften des Latenzperiodenvorganges, besonders seiner Beziehung zur Temperatur, welche durch die Reaktion  $L \rightarrow T$  gegeben wird, und schliesslich d) mit den kinetischen Beziehungen zwischen der Exponierungs- und Latenzzeit, die an den Verbindungen zwischen der primären photochemischen Reaktion und der sekundären Latenzperiodenreaktion beteiligt sind.<sup>184</sup>

Das vorgeschlagene Schema könne alle diese Beziehungen erklären, dürfe aber „nicht zu realistisch aufgefasst werden“. Vor allem diene es als Vorlage für Experimente, die anzeigen, wie getreu das Schema die Verhältnisse im Organismus beschreibt.

Im Laufe der Jahre identifizierten Hecht und seine Mitarbeiter eine Reihe weiterer Aspekte des Sehvorgangs, die sich anhand des postulierten Schemas erklären ließen. Neben den bereits erwähnten Studien zum Vermögen des Menschauges, Lichtintensitäten zu unterscheiden, untersuchte Hecht die Beziehung der Sehschärfe zur Lichtintensität. Dieses Phänomen sei kein isoliertes, „but explainable in terms of a mechanism which has been used for the study of other properties of vision“.<sup>185</sup> Die Sehschärfe studierten Hecht und seine Mitarbeiter am Menschen- und Insektenauge. Ernst Wolf, den Hecht in Neapel kennengelernt hatte, experimentierte mit Bienen und George Wald mit *Drosophila*.<sup>186</sup> Simon Schlaer wertete seine Messungen zur Sehschärfe des Menschauges anhand der Gleichung  $KI = x^n / (a-x)^m$  aus.<sup>187</sup> Diese beschreibt den stationären Zustand, bei dem die primäre Lichtreaktion  $S \rightarrow P + A$  gleich schnell abläuft wie die primäre Dunkelreaktion  $P + A \rightarrow S$ . Dabei ist I die Lichtintensität,  $(a-x)$  die Konzentration von S zu Beginn der Reaktion und x die Konzentration von P und A. Die Konstanten m und n geben die Ordnung der photochemischen und thermischen

**183** Hecht (1931), S. 289. Vgl. S. 291–295, um zu sehen, wie Hecht die Lichtadaptation als Verlauf der gekoppelten Reaktionen  $S \rightarrow P + A$  und  $S \leftarrow P + A$  mathematisch behandelte.

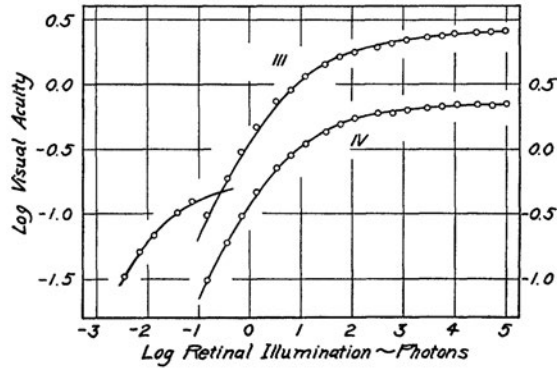
**184** Hecht (1931), S. 289.

**185** Hecht (1927b), S. 574.

**186** Siehe Hecht/Wolf (1929) sowie Hecht/Wald (1934). Hecht schrieb am 10. Januar 1929 an Wolf, der nach seinem Amerika-Aufenthalt als Fellow des International Education Board nach Heidelberg zurückgekehrt war, um zu habilitieren: „Wald has been working with *Drosophila*. [...] I am convinced now that it is a much better animal than the bee, because it is just as good in the winter as it is in the summer time, but in some respects it is a funny animal.“ Hecht Papers, Box 2, Ordner „Ernst Wolf“, CUA New York.

**187** Hecht (1934; 1938b).

Reaktionen an. Die ermittelten Daten (Kurve III in Abb. 3.13) offenbaren die „Doppelnatur“ der Retina.<sup>188</sup> Die ersten fünf Messpunkte zeigen die Aktivität der Stäbchen und die weiteren jene der Zapfen.<sup>189</sup>



**Abb. 3.13** Datenpunkte zur Sehschärfe zweier Testpersonen in Beziehung zur Lichtintensität, Shlaer (1937), S. 174. Die Kurven beschreiben die Gleichung  $KI = x^n / (a - x)^m$  (mit  $m = n = 2$  für die Zapfen und  $m = 2, n = 1$  für die Stäbchen). Die Testpersonen waren Hechts Doktoranden Aurin M. Chase (III) und Emil L. Smith (IV). Bei Smith wurden nur zu den Stäbchen Daten erhoben. Ebd., S. 170: „A. M. C. was able to cover the entire range well within 3 hours and without undue fatigue. E. L. S. was not so adept, and his measurements begin at that illumination at which the cones first control visual acuity.“

Anhand eines weiteren Charakteristikums des Sehens testete Hecht seine Annahmen zur sekundären Dunkelreaktion  $L \rightarrow T$ .<sup>190</sup> Seinem Freund Otto Glaser erklärte er Anfang 1935:

What makes the matter so thrilling is that in terms of flicker we have learned to get information about the reaction that follows the photochemical one in vision. You see, something absorbs light and is changed by it. That changed substance must now do something so that we may see. It takes time for that second process to get started after the first photochemical one, and it continues after the light has been turned off. The critical fusion frequency is then a measure of the speed of this secondary process. Also, we are separating the cone function and rod function in flicker by means of differently colored light and different sized areas.<sup>191</sup>

<sup>188</sup> Hecht (1937a), S. 239 und (1938b), S. 24.

<sup>189</sup> Shlaer (1937), S. 173.

<sup>190</sup> Hecht (1937a), S. 278.

<sup>191</sup> Hecht an Glaser, 5. Februar 1935, Hecht Papers, Box 1, Ordner „Otto Glaser“, CUA New York.

Die kritische Fusionsfrequenz  $f$  ist die Frequenz, bei der regelmäßig wiederholte Lichtimpulse nicht mehr als Flimmern wahrgenommen werden, sondern als ein einziger visueller Eindruck. Hechts Gruppe konnte zeigen, dass  $f$  von der Konzentration  $x$  der Stoffe P und A abhängt.<sup>192</sup> Die Proportionalität von  $f$  und  $x$  deuteten Hecht und Shlaer als Hinweis darauf, dass die kritische Frequenz eine Funktion der sekundären Dunkelreaktion ist, „which follows the photochemical one in time and which uses the photoproducts to form impulses that leave the cell“.<sup>193</sup>

Hecht meinte 1938 zu der hier skizzierten Forschungslinie: „This type of investigation of the photochemistry of vision is theoretical and indirect, and has perhaps done its best work.“<sup>194</sup> Viele der visuellen Funktionen seien inzwischen definitiv beschrieben, und zusätzliche Daten würden das Schema wahrscheinlich nicht mehr wesentlich ändern.<sup>195</sup>

### 3.4.3 Direkte Photochemie: Sehpurpur und Sehviolett

Eine zweite Forschungslinie betraf die chemischen Stoffe in der Retina. Diese boten einen *direkten* Zugriff auf die der Lichtwahrnehmung zugrunde liegenden Prozesse. Es sei „ein glücklicher Umstand für die Deutung des Verhältnisses zwischen der umkehrbaren Reaktion und dem Sehen, daß wir einen Schlüssel zur empfindlichen Substanz S des Auges besitzen“, schrieb Hecht 1925.<sup>196</sup> Er interessierte sich durchaus dafür, die postulierten Entitäten in den Sinneszellen nachzuweisen: „In terms of such an hypothesis of photoreception it would be a distinct step forward to be able to identify the three components of the reaction, and to discover their exact chemical interrelations.“<sup>197</sup> Besonders erpicht darauf, die chemische Natur der Stoffe S, P und A zu erforschen, war Anfang der 1930er-Jahre Hechts Doktorand Wald: „I left Hecht's laboratory with a great desire to lay hands on the molecules for which [S, P, A, B] were symbols.“<sup>198</sup>

192 Hecht (1938c), S. 160: „[I]t can be shown that in a photochemical system like the one here presented, the critical fusion frequency of flicker at a given light intensity should be directly proportional to the concentration at the stationary state.“ Das Flimmer-Phänomen untersuchte Hechts Gruppe an Menschen und *Mya*, und Crozier ermittelte  $f$  zusammen mit Wolf und Gertrud Zerrahn-Wolf für vier Fischarten. Siehe Hecht/Wolf (1932), Hecht/Shlaer/Verrijp (1933) und Crozier/Wolf/Zerrahn-Wolf (1937).

193 Hecht/Shlaer (1936), S. 975.

194 Hecht (1938c), S. 161.

195 Hecht (1938c), S. 161 sowie Hecht (1937a), S. 281: „Whatever else has to be added only serves to define more explicitly the nature of the photoreceptor process.“ Ebenda betonte Hecht einmal mehr: „But most likely it will not be possible to fit all the data into such a simple system, because the reactions are certainly more involved than I have supposed.“

196 Hecht (1925), S. 71. Hecht (1921c), S. 114 sprach von einem „new mode of attack in this line of work“.

197 Hecht (1920e), S. 2.

198 Wald (1972), S. 292.

Kurz nachdem Wald im Oktober 1932 in Otto Warburgs Labor in Berlin-Dahlem angekommen war, schrieb er an Hecht: „I have finally decided to do [...] a job on retinal metabolism.“<sup>199</sup> Noch spekulierte Wald über die chemische Natur des Sehporpurs:

From its curious solubility relationships it seems lipoidal. This alone cuts the hemin compounds out. A pigment with such a general distribution would be expected to be related to one of the large classes of pigments. One thinks of carotenoids + anthocyanins. Then Tansley's paper threw the chance toward the carotenoids. So one day I tested for these in a bleached visual purple solution of frogs, and got a positive test.<sup>200</sup>

Diese Fährte erwies sich als vielversprechend.

I have since isolated the identical material from frog pigment epithelia, and both retinas + pigment layers of oxen, sheep, and pigs. It is Vitamin A, by three independent criteria [...]. It seems present in very high concentrations, undetermined as yet – but, I expect, at least as high as in liver, [...] so that here is a rather nice case of a vitamin present in large amounts at a site of its specific action. What it may have to do with vision I do not know as yet – I have hopes that thru it I may be able to get V.P. bleaching reversibility in vitro. I want, as soon as possible, to try to rick up the Vit. A ultraviolet absorption band (about 320–350 m $\mu$  in chloroform) in digitonin solutions of V.P., and then see what it does during bleaching.<sup>201</sup>

Um die in der Retina verschiedener Tiere gefundene chemische Substanz zweifelsfrei als Vitamin A zu identifizieren, schickte Warburg Wald in das Labor des Organikers Paul Karrer, der kurz zuvor die Struktur von Vitamin A bestimmt hatte.<sup>202</sup> Wald war davon nicht begeistert.

Warburg has arbitrarily laid down the dictum that, since Vit. A. has never been crystallised, one can never more than establish a probability of identification, unless one goes to its papa – Karrer – in Zürich. This is rather monstrous – the vitamin is in wide experimental + medicinal use, and has a highly definite identification. Warburg speaks of „technische

<sup>199</sup> Wald an Hecht, 10. Oktober 1932. Dabei hatte Wald zunächst andere Pläne für sein NRC-Stipendium gehabt, wie er Hecht am 1. Oktober 1932 mitteilte: „[Warburg] asked me what I wanted to do. I replied that I wasn't certain. He insisted on knowing then + there. Asked me if, since I had been with you, I wanted to do visual purple. I told him no; and on his insisting further, that I wanted to do something with methylene blue respiration. He gave me up.“ Dann aber fand Wald heraus, dass mit einem solchen Projekt nicht viel zu gewinnen war. An Hecht schrieb er am 10. Oktober: „More work has been done here on the methylene blue system than I had known of on arriving. [...] the work already done stretches over a great area, in which one could do only isolated, disconnected experiments here and there to fill in the gaps.“ Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York.

<sup>200</sup> Wald an Hecht, undatiert, ebd. Der erwähnte Artikel war jener von Katharine Tansley (1931), die als Mitarbeiterin des vom Medical Research Council finanzierten „Physiology of Vision Committee“ im Department of Physiology and Biochemistry des Londoner University College forschte.

<sup>201</sup> Wald an Hecht, undatiert, Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York.

<sup>202</sup> Karrer/Morf/Schöpp (1931). Das Vitamin hatten die Chemiker aus Fischtranen isoliert.



und moralische Gründe“ for going to Karrer – Karrer will be annoyed if this emanates from W’s place without his cooperation. The foregoing is not a helpful suggestion – it is a demand; since Warburg will not permit me the use of the photoelectric spectrophotometer till the trip has been made.<sup>203</sup>

Also reiste Wald im Februar 1933 nach Zürich.<sup>204</sup> Er berichtete Hecht von der Arbeit, bei der ihn seine Frau Frances unterstützte: „Fran and I do practically nothing else but cut up the complete output of the Zurich Schlachthof“ und „I am finished at last with the collection of retinas – some 6000 pig and 2000 ox eyes to the good – and am going ahead with extraction and purification.“<sup>205</sup> Zwei Monate später meldete Wald, seine Arbeit zu Vitamin A komme zu einem unspektakulären Ende: „The purification was a complete flop – the quantities are so small that the best one can do is to lose them in long handling.“<sup>206</sup> Immerhin segnete Karrer Walds Identifizierung von Vitamin A ab, und Ende August 1933 verkündete Wald in einer *Nature*-Mitteilung, in der Retina von Fröschen, Schafen, Schweinen und Rindern Vitamin A gefunden zu haben.<sup>207</sup> In der Zwischenzeit war er nach Heidelberg gereist, um im Labor Otto Meyerhofs zu arbeiten.<sup>208</sup> Dort entdeckte er Ende Juli 1933 ein weiteres Carotinoid in der Froschretina.

I have found another carotinoid in the frog retina – lutein – which I have a strong indication enters directly into the visual purple metabolism. In fact I should not be too surprised if it turns out that  $S \rightarrow P + A$  is symbolic for visual purple  $\rightarrow$  lutein + a protein. This is only a hunch, but I have at least an opening with which to work. The important detail is that next door to us is Kuhn’s laboratory, the center of work on the carotenoids in Germany. Kuhn has been very interested and cooperative, and it is largely due to his help that I already have my new carotenoid identified as lutein. Several important things we want to do will lean heavily on Kuhn’s cooperation and advice.<sup>209</sup>

---

**203** Wald an Hecht, undatiert, Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York. Wald war nicht glücklich mit Warburgs Plan: „My opinion about this condition of being tossed about among the Professors stinks to high heaven. As Warburg says, Vit. A is Karrer’s ‚Gebiet‘ just as the respiration ferment is his ‚Gebiet.‘ No one seems to give a damn about what my Gebiet is.“

**204** Wald an Hecht, 14. Februar 1933: „Karrer’s lab [...] is very poorly equipped for quantitative work of the sort I have been doing – really a straight organic chemistry show. Frances is invaluable in the lab now, where we are preparing pig retinas by thousands.“ Ebd.

**205** Wald an Hecht, 8. März und 1. April 1933, ebd.

**206** Wald an Hecht, 5. Juni 1933, ebd.

**207** Wald (1933).

**208** Wald an Hecht, 29. Juli 1933: „This is undoubtedly the very best place in the world for what I am doing. The special apparatus which I need is all here, the solutions I use are all made up as standards by the assistants. I think I can do twice as much, and do it twice as well, here as anywhere else.“ Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York.

**209** Wald an Hecht, 29. Juli 1933, ebd.

Die Identifizierung dieses zweiten Stoffs als Lutein zog Wald kurz darauf zurück. Stattdessen verkündete er die Entdeckung eines noch unbekanntes Carotinoids, das er „Retinen“ taufte. Retinen, so die Annahme, war eine Zwischenstufe zwischen dem Sehpurpur und seinem Zersetzungsprodukt Vitamin A (Abb. 3.14). Nachdem er Deutschland aufgrund des zunehmend antisemitischen Klimas verlassen musste, setzte Wald seine Forschung zum Sehpurpur-Metabolismus im Physiologie-Departement von Ralph Waldo Gerard an der University of Chicago fort. An Hecht schrieb er Anfang 1934: „I have succeeded in confirming on [*Rana*] *pipiens* some very interesting results which I got on [*Rana*] *esculenta* just before leaving Heidelberg, and expect to have some pertinent information soon on the details of the visual purple metabolism.“<sup>210</sup> Im Sommer 1934 verkündete Wald schließlich in einem weiteren *Nature*-Beitrag: „It is probable [...] that visual purple is a conjugated protein, in which vitamin A is the prosthetic group.“<sup>211</sup>

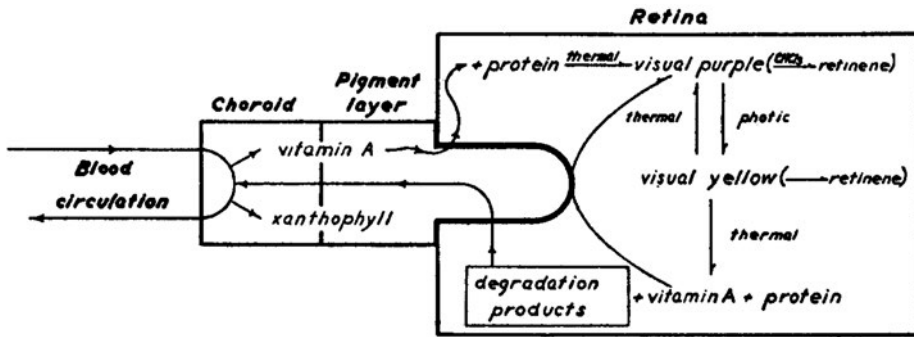


Abb. 3.14 Schema der „elements of visual purple-vision in the frog“, nach Wald (1934), S. 65.

Im darauffolgenden Jahr konnte Wald zeigen, dass das Absorptionsspektrum des Sehpurpurs verschiedener Salzwasserfische mit dem Absorptionsspektrum des Sehpurpurs von Fröschen und Säugetieren übereinstimmte.<sup>212</sup> An Hecht schrieb er: „I think the real task now with visual purple is its purification and chemical analysis.“ Und er wiederholte die These: „I think the bleaching process can be represented partly by the equation: visual purple  $\rightarrow$  retinene + protein.“<sup>213</sup> Hecht übernahm diese Konkretisierung seines abstrakten Schemas. „Visual purple is thus probably a conjugated protein containing a protein group and a carotenoid group.“ Er selbst hatte mit Chase und

210 Wald an Hecht, 13. Januar 1934, ebd.

211 Wald (1934), S. 65.

212 Wald an Hecht, 8. September 1935, Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York.

213 Wald an Hecht, 10. Oktober 1935, ebd.

Shlaer das Molekulargewicht von Sehpurpur aufgrund seines Diffusionsverhaltens auf 800 000 geschätzt; „this renders the protein nature of visual purple almost certain“.<sup>214</sup>

Die in die Lichtwahrnehmung involvierten chemischen Substanzen der Stäbchen wurden also intensiv studiert. Ungleich weniger war über das Pigment in den Zapfen bekannt. Zu diesem Stoff hatten Hecht und Williams 1922 geschrieben:

We can usually reason about the color of a substance from its absorption spectrum. The substance represented by the high intensity curve [...] should, like the one represented by the low intensity curve, be purple, but should also be slightly more violet because its maximum is farther toward the red. This substance is to be found in the cones of the retina.<sup>215</sup>

Wald gelang es 1937, „visual violet“ aus der Retina von dunkeladaptierten Küken zu extrahieren.<sup>216</sup> Hecht kommentierte: „Much is to be expected from this direct photochemical and chemical approach to the study of vision, and it is to be hoped that the next few years will witness the fruition of these efforts.“<sup>217</sup> Auch die Rockefeller Foundation sah Potenzial in dem Projekt und unterstützte Hecht mit 4000 Dollar für ein Assistentensalär, Material und Tiere.<sup>218</sup>

### 3.4.4 Farbsehen und Farbenblindheit

Anfang 1926 skizzierte Hecht im Scherz, wie er sich die Entwicklung seiner Forschung in den nächsten Jahren vorstellte.

To match your entrance into prophecy, I hereby do a little of my own. I have by this time acquired a complete theory of vision, color and all, which accounts quantitatively for everything I have been able to think of. The actual working out of the quantitative data and of the experimental data will take God knows how long. Meantime I predict

1. That all color blindness, whether of large or small magnitude is associated with decreased visual acuity.

<sup>214</sup> Hecht (1938c), S. 162. Siehe auch Hecht/Chase/Shlaer (1937).

<sup>215</sup> Hecht/Williams (1922), S. 21.

<sup>216</sup> Wald (1937). Kurz davor hatte Hecht (1937a), S. 246 in den *Physiological Reviews* noch geschrieben: „Precisely what the cone visibility curve represents is hard to say. [...] To settle the matter it would be well to isolate the cones, or to extract their sensitive materials, and to measure them.“

<sup>217</sup> Hecht (1938b), S. 43.

<sup>218</sup> RA-NS-138-Formular vom 21. Mai 1937: „The relation of visual purple, the most important substance in the eye, to vision has become particularly important since one of Professor Hecht's students, Dr. George Wald of Harvard, has recently demonstrated the connection of visual purple with Vitamin A.“ Rockefeller Foundation records, Grants in Aid 200, RAC North Tarrytown.

2. That the two „classic“ types of color blindness, that is, red-green and blue-yellow, will be associated with a visual acuity always equal to two-thirds normal.
3. That a certain type of color blindness which should be almost as rare as complete color-blindness but of whose existence I do not know, but which may be called „double“ color blindness, shall have a visual acuity equal to one third of the normal visual acuity at any given intensity.<sup>219</sup>

Im gleichen Jahr wandte er sich tatsächlich dem mit den Zapfen assoziierten Farbsehen zu, mehr als zehn Jahre vor der Entdeckung des Sehvioletts. Diese Forschungslinie soll hier nicht ausführlich besprochen werden. Ein kurzer Blick in seine erste Publikation zu dem Thema genügt aber, um zu sehen, dass es Hecht auch hier um die Aufklärung eines Mechanismus ging, nämlich die materielle Basis der Wahrnehmung der Farben Weiß und Gelb. Um eine Theorie für den Mechanismus des Farbsehens zu entwickeln, müsse zuallererst entschieden werden, ob es in der Netzhaut spezielle Substanzen für die Aufnahme von Gelb und Weiß gebe, oder ob die Farben im Gehirn aus den Impulsen entstehen, die von Substanzen in der Netzhaut ausgehen.<sup>220</sup> Hecht entwarf ein Schema für die Farbwahrnehmung, das auf der zweiten Option basierte, und bestand auf der quantitativen Überprüfung der Plausibilität der Schema-Annahmen: „The answers to these questions must be given experimentally.“ Für diese Studien waren farbenblinde Individuen wichtige Versuchsobjekte. Zu ihnen gehörten unter anderem Hechts und Croziers rotblinder Studienkollege Wallace O. Fenn sowie der Genetiker Alfred Sturtevant. Hecht schrieb Crozier: „Incidentally Sturtevant turned out to be practically, totally green blind. I think he’s a bit sensitive about it, so don’t twit him. But he’s willing to be an experimental animal, – which pleases me no end.“<sup>221</sup> 1933 berichtet Hecht von den Arbeiten zum Farbsehen in seinem Labor:

Our newest activities here are mostly concerned with the understanding of color blindness. As you may remember, I have some new ideas about color vision. Essentially, it amounts to this. If one could describe quantitatively nine independent experimental conditions in color vision, one could make a straightforward arithmetical solution for the absorption spectra of the three sensitive materials in the cones.<sup>222</sup>

---

**219** Hecht an Crozier, 17. Februar 1926, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

**220** Hecht (1928), S. 238.

**221** Hecht an Crozier, 9. Januar 1928, ebd.

**222** Hecht an Glaser, 11. April 1933, Hecht Papers, Box 1, Ordner „Otto Glaser“, CUA New York. Hecht fuhr fort: „Unfortunately, normal color vision has so far yielded only six such independent conditions. Our job now is to see if with the help of color blindness, we can get hold of the missing three conditions. After that, we retire and live on its interest.“ Im selben Brief berichtete Hecht Glaser von drastischen Budgetkürzungen und fragte: „Is there such a thing as being so depressed by the depression and all its social implications as to rise above it?“

Die Episode zeigt, dass es Hecht auch in seinen Studien zum Farbsehen darum ging, das zu erklärende Phänomen möglichst umfassend zu vermessen und die erhaltenen Daten mathematisch auszuwerten.<sup>223</sup> Die Farbwahrnehmung sollte auf die Aktivität von in den Zapfen enthaltenen chemischen Stoffen zurückgeführt werden.

### 3.5 Evaluierung der Forschung Hechts

Hecht wurde später als wichtigster Forscher auf dem Gebiet der visuellen Physiologie seiner Generation bezeichnet und zur „ultra-elite *sans* Nobel prize“ gezählt.<sup>224</sup> Bereits kurz nach seinem Tod würdigte ihn ein Psychologe der Columbia University: „Hecht’s researches and analyses influence and color all present day considerations of visual theory. They stand unsurpassed as contributions to visual science and as examples of scientific methodology at its best.“<sup>225</sup>

Die über die Erforschung des Sehprozesses hinausgehende methodologische Relevanz von Hechts Arbeit wurde bereits in den 1920er-Jahren anerkannt. Ihm wurde das Verdienst zugeschrieben, die Produktivität der Zusammenführung physikochemischer und biologischer Methoden bewiesen zu haben. Crozier zufolge hatten Osterhout und Hecht gezeigt, dass die Dynamik biologischer Prozesse zuweilen derjenigen bekannter chemischer Reaktionen ähnelt. Die dadurch eröffnete Möglichkeit, die im Lebewesen ablaufenden chemischen Prozesse zu identifizieren, sei ein Meilenstein für die biologische Forschung.<sup>226</sup> Nicht minder euphorisch reagierte Morgan: Die Forschung zu den Temperaturkoeffizienten biologischer Vorgänge beweise, dass sich die Methoden der physikalischen Wissenschaften auf das Studium lebender Organismen übertragen lassen.<sup>227</sup> Hechts Arbeiten zum Lichtverhalten von *Ciona* und *Mya* integrierte Morgan ab 1922 denn auch in seine Vorlesung zu Tropismen.<sup>228</sup> Crozier vertraute Hecht an: „I have noticed with a good deal of satisfaction that [Morgan] feeds your pa-

223 Hecht (1937a), S. 246: „I have shown (Hecht 1930, 1931b, 1932) that in order to describe with any precision the quantitative data of color vision, particularly those involving saturation, one must assume that the three cones possess absorption spectra which resemble one another closely rather than the reverse. Such absorption curves describe the data, and when added together reproduce the visibility curve exactly.“

224 Siehe Dowling (2000), S. 299, Zuckerman (1996), S. 104 und Merton (1968), S. 57. Merton bezog sich auf Schück et al. (1962), eine Publikation des schwedischen Nobelpreiskomitees, das zur Gruppe „preiswürdiger“ Wissenschaftler neben Hecht Dmitri Mendeleev, Walter B. Cannon, Joseph Barcroft, Hugo de Vries, Jacques Loeb, William M. Bayliss, Ernest H. Starling und Oswald T. Avery zählte.

225 Graham (1948), S. 128.

226 Crozier (1924), S. 461.

227 Morgan (1927a), S. 217–218.

228 Morgans Notizen zu Lecture VII und VIII: „Photochemical substances possess a low temp. coefficient, whereas ordinary chemical reactions are markedly accelerated by increase in Temp. Temp. coeff. for *Mya* is 1.06 for rise of 10 °C. Concl. The reaction is a photochemical phenomenon.“ Morgan Papers, Box 4, Ordner „4. Lecture on tropism, 1922 (1st Semester)“, Caltech Archives Pasadena.

pers to everyone who comes into his laboratory. Last time I was there he was giving a talking to a German psychologist – ,there, that’s the kind of thing people are interested in now-a-days [...].“<sup>229</sup> Auch Parker machte seine Doktorand\*innen mit der Arbeitsweise seines ehemaligen Schülers bekannt.<sup>230</sup> Der Zoologe O.W. Richards legte allen an wissenschaftlichen Entdeckungen interessierten Studierenden die Lektüre von Hechts Artikeln nahe. Für Richards war Hecht das Paradebeispiel eines mathematisch versierten Biologen: „[A]ll his conclusions are based solely on the empirical data. His methodology was that of an exacting physicist.“<sup>231</sup> Der deutsche Physiologiestudent Wolf schließlich bat um Aufnahme in Hechts Gruppe, um „verschiedenerlei Arbeitsmethoden, insbesondere exakte Inangriffnahme von biologischen Fragen, kennenzulernen“. Diese stünden bei ihm „ja noch arg in den Kinderschuhen“.<sup>232</sup>

Anfang 1926 bekam Hecht, der jahrelang und zunehmend verzweifelt auf eine aussichtsreiche akademische Anstellung gehofft hatte, gleich mehrere Angebote von prestigeträchtigen Universitäten, darunter die Assistenzprofessur für Biophysik an der Columbia University. „You are our first choice“, schrieb Morgan, „and we may add our only

**229** Crozier an Hecht, 16. Februar 1925, Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1925–1926)“, CUA New York.

**230** So argumentierte Parkers Schüler Bennitt (1924), S. 430–431, Hecht (1919c; 1920a) zitierend: „The rate of retinal-pigment migration in amphipods follows very closely the van ’t Hoff rule for the relation of temperature to the rate of chemical processes. The temperature coefficient for 10 °C is almost exactly two [...] indicating that the reactions are chemical rather than physical. [...] The rate of migration at different intensities of illumination shows no relation to the reciprocity law of Bunsen and Roscoe, and this, together with the high temperature coefficient, indicates that the process as a whole is not photochemical in nature.“

**231** Richards (1925), S. 33. Darauf, dass Hecht mit seinen mathematischen Kenntnissen eine Ausnahme unter Biologen darstellte, gibt es verschiedene Hinweise in seinem Briefwechsel. Crozier schrieb ihm am 7. März 1923: „I wish to heaven I had your facility with the calculus. I’ve made more damned blunders in dealing with those curves of ours than one would believe. The arithmetic, also, is unholy labor.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1922–1924)“, CUA New York. Hecht wiederum schrieb Crozier am 29. Oktober 1923: „From it [Peddie (1922)] I have discovered that it is quite as easy to bluff and be muddled-headed by means of mathematical tools and expressions as by means of ordinary language. Except that one’s bluff can’t be called quite so easily because so few people see through it.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Ähnlich sei es mit Hechts eigenen Arbeiten, meinte Crozier am 31. Oktober 1923: „[E]very one I know of has respect for what you’ve done (even if they don’t understand it!)“. Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1922–1924)“, CUA New York. Hecht betonte immer wieder, dass in der Physiologie quantitativ gearbeitet werden sollte. Als er anbot, einen Entwurf Croziers mit dem Titel „Quantitative Physiology“ gegenzulesen, fügte er an: „I hope you will insist somewhere that there isn’t any other kind of Physiology.“ Hecht an Crozier, „Wednesday“ im Herbst 1926, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Weitere sechs Jahre später bemängelte Hecht nach einem Vortrag Dora Ilse, einer Mitarbeiterin Richard Goldschmidts: „These people have no conception of what ‚quantitative‘ means; they seem to think that when they write down a number they are working quantitatively, especially if they attach a probable error to it.“ Hecht an Crozier, 15. November 1932, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S.“, HUA Cambridge. Ilse sprach über das Farbsehen von Schmetterlingen. Hechts eigene Theorie des Farbsehens wiederum wurde später gefeiert dafür, dass sie quantitativ war. Graham (1948), S. 126 etwa schrieb: „[Hecht] added so much of analysis, cut away so many complexities, and presented his account in such admirable quantitative form.“

**232** Wolf an Hecht, 10. Februar 1926, Hecht Papers, Box 2, Ordner „Ernst Wolf“, CUA New York.

choice at present.<sup>233</sup> Morgan hatte sich mit den übrigen Mitarbeitern des Zoologischen Instituts dafür eingesetzt, dass diese Stelle für Hecht geschaffen wurde. Er versicherte Hecht, „we will do all in our power towards the success of your work“. Für die Ausstattung des neuen Laboratoriums konnte Morgan auf die Unterstützung des General Education Board zählen. Es stellte dank der Fürsprache Simon Flexners und Osterhouts 10 000 Dollar für die Anschaffung von Instrumenten zur Verfügung. Crozier kommentierte: „W. J. V. O.'s backing is very easily understood: he valued your work and ability.“<sup>234</sup>

Hecht war selbst ebenfalls glücklich damit, wie sich seine Forschung entwickelte. Das legt nicht nur die Tatsache nahe, dass er seit den Sommerwochen in La Jolla dem Ziel treu geblieben war, die dem Sehprozess zugrunde liegenden chemischen Vorgänge aufzuklären. Er hatte seine Zufriedenheit schon 1923 in einem seiner Briefe an Crozier artikuliert: „My work has really turned out awfully well these last two years.“<sup>235</sup> Fast vierzehn Jahre später resümierte Hecht, die Physiologie des Sehens habe eine quantitative Form erreicht, die noch eine Generation früher nicht für möglich gehalten worden wäre.<sup>236</sup> „By studying these quantitative characteristics, it became possible to build a hypothetical picture of the intimate chemical and physical events which underlie the first stages of the visual process.“<sup>237</sup> Die Messungen lieferten die empirischen Belege für die Annahme, dass das vorgeschlagene Schema die in den Sinneszellen ablaufenden chemischen Reaktionen hinreichend korrekt beschrieb: „[E]ven in terms of the simplest photochemical and chemical notions, it is still possible to describe with excellent precision the quantitative properties of several major visual functions.“<sup>238</sup> Gleichzeitig wies Hecht aber auf die Grenzen seines Modells hin: „The photoreceptor process itself is certainly more elaborate. Moreover, vision involves more than the photoreceptor process alone.“<sup>239</sup>

### 3.5.1 Chemie als Grundlage der Sinnesphysiologie

Hecht war also zufrieden mit der Entwicklung seiner Forschung. Wie aber bewerteten seine Kolleg\*innen aus der Biologie die erreichten Fortschritte? Troland begrüßte Hechts Arbeit zum Sehpurpur in seinem Bericht „The present status of visual science“ von 1922: „[I]t is indeed gratifying that so keen a worker as Hecht should have taken up anew the chemical study of visual purple and it is to be hoped that this study will

233 Morgan an Hecht, 4. März 1926, Central Files, Box 178, Ordner „Mi 1924–1926“, ebd.

234 Crozier an Hecht, 8. April 1926, Hecht Papers, Box 1, Ordner „W. J. Crozier (1925–1926)“, ebd.

235 Hecht an Crozier, 29. Oktober 1923, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

236 Hecht (1937a), S. 239. Im Jahr darauf erschien außerdem Hechts (1938a) einzige Monografie in französischer Sprache, in René Wurmser's Reihe „Exposés de Biophysique“.

237 Hecht (1938c), S. 158, siehe auch (1937a), S. 239.

238 Hecht (1938c), S. 161.

239 Hecht (1938c), S. 159.

again be energetically pursued.<sup>240</sup> Dass Hechts Forschung auch international rezipiert wurde, illustriert das zehn Jahre später erschienene *Kurze Handbuch der Ophthalmologie*: Hechts Studien und Thesen wurden in verschiedenen Beiträgen an insgesamt über fünfzig Stellen erwähnt. Ein Autor besprach seinen Vorschlag, „dass die Konzentrationsabnahme des Purpurs nach der Kurve einer monomolekularen Reaktion unter Bildung zweier Zersetzungsprodukte entsprechend der Formel  $S = P + A$ “ verläuft.<sup>241</sup> Ein anderer fand, Hechts neue Theorie liefere ein „sehr einfaches und brauchbares Schema für die Darstellung der pathologischen Verhältnisse des Lichtsinnes“.<sup>242</sup> Ein dritter breitete die „physiko-chemische Theorie von S. Hecht“ auf über drei Seiten aus.<sup>243</sup> Auch im 12. Band des *Handbuchs der normalen und pathologischen Physiologie* wurden Hechts Thesen besprochen.<sup>244</sup> Dass seine Forschung im deutschsprachigen Raum so bekannt war, lag sicher auch daran, dass Hecht mehrmals auf deutsch publiziert hatte.<sup>245</sup> Mit der britischen Fachgemeinschaft war er ebenfalls gut vernetzt. So wurde er im Sommer 1932 zu einer „Joint Discussion on Vision“ am Imperial College of Science eingeladen, wo er sein quantitatives Modell des Farbsehens präsentierte.<sup>246</sup> Hecht habe die Konzeption des Farbsehens der vergangenen zwanzig Jahre geprägt, steht in einem 1947 erschienenen Review zur „Physiology of Vision“.<sup>247</sup> Ein anderes Review von 1939 griff die Analogie zwischen dem Sehen und der Fotografie auf und präsentierte das von Hecht aufgestellte und von Wald konkretisierte Mechanismus-Schema als gut gesicherte Hypothese: „[Wald] massed experimental evidence to prove that many of the complicated phenomena of seeing [...] can be explained on a basis of relatively simple chemical and physical reactions which take place in the eye.“<sup>248</sup> Drei Jahre später meinte die britische Physiologin und Biochemikerin Katharine Tansley, dass es in den vergangenen zwanzig Jahren eine bemerkenswerte Wiederbelebung der Forschung zu den komplexen und schwierigen Problemen der grundlegenden Physiologie des Sehens gegeben habe.

240 Troland (1922), S. 68. Troland schrieb diesen Bericht als Mitglied des Committee on Physiological Optics des National Research Council.

241 Dittler (1932), S. 100.

242 Comberg (1932), S. 242.

243 Müller (1932), S. 369–372.

244 Kohlrausch (1931), S. 1580 erwähnte Lasareffs, Pütters und Hechts Suche nach einem „analytisch-mathematischen Ausdruck für den Verlauf der Dunkeladaptation“.

245 1925 hatte Hecht für *Die Naturwissenschaften* seine bisherigen Arbeiten zusammengefasst. 1931 erschien in der Zeitschrift *Ergebnisse der Physiologie* eine 148 Seiten umfassende Abhandlung Hechts über „die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes“. Übersetzt wurde der umfangreiche Artikel von Else Asher, der Frau des Herausgebers Leon Asher, der selbst ein ausgewiesener Sinnesphysiologe war. Asher galt als der „letzte“ Schüler Carl Ludwigs und hatte auch bei Kühne und Hering gearbeitet. Muralt (1943), S. 288.

246 Hecht (1932).

247 Anonymus (1947), S. 933.

248 Anonymus (1939b), S. 285. „These pigments [...] probably act as color filters in much the same sort of arrangement used to take color photograph.“ (ebd.).



[G]reat advances have been made in our whole conception of the state of adaptation of the eye, in our knowledge of the photochemical and electrical changes which take place in the retina and optic tract in response to stimulation by light, as well as of the correlations between different types of stimulus and the sensations produced.<sup>249</sup>

1943 erschien in der Reihe *Experimental Biology Monographs*, zu deren Editoren Hecht mittlerweile gehörte, ein Buch über Vertebraten-Photorezeptoren. Der amerikanische Zoologe Samuel R. Detwiler zitierte Hechts Publikationen in dem Werk vielfach, etwa bei der Diskussion der Struktur der Sehzellen, der Sehschärfe und der Regeneration des Sehpurpurs.<sup>250</sup> Nach einer kurzen Einführung von Boll, Kühne und König präsentierte Detwiler Hechts „photochemical theory“. Ganz selbstverständlich erklärte er, dass sowohl das Stäbchen- als auch das Zapfensehen von der Zersetzung einer lichtempfindlichen Substanz durch Licht abhängen, die in den äußeren Segmenten der Sehzellen auftritt.<sup>251</sup> Hechts Schema vom Mechanismus der Lichtwahrnehmung decke sich zudem mit Walds Sehpurpur-System: „This in itself is a marked tribute to the logical excellence of these pioneer researches of Hecht.“<sup>252</sup>

### 3.5.2 (Photo-)Chemie *in vivo*

Was hielten Vertreter\*innen der physikalischen Wissenschaften von Hechts Arbeit? Hecht präsentierte seine Forschung wiederholt einem fachfremden Publikum. Zum Beispiel trug er im Sommer 1925 am Kaiser-Wilhelm-Institut über die Photochemie der Retina vor und freute sich über die gute Resonanz:

The Kaiser Wilhelm crowd were magnificent: I never heard such discussion – intelligent and keen and nearly 2 hours long. Haber (the chemist) was the leading spirit of the place. I had dinner with Haber (and Berliner, the *Naturwissenschaften* editor) afterwards, and we talked till midnight. It was a real treat, because Haber is beyond a doubt the *keenest* man I ever have known.<sup>253</sup>

<sup>249</sup> Tansley (1942), S. 166. Tansley kritisierte indes Hechts klaren Fokus auf die Vorgänge in den Stäbchen und Zapfen der Retina: „[E]xplanations of visual phenomena based on the behaviour of visual purple and the rods and cones of the retina, such as those produced by Hecht, are bound to be misleading.“ Sich nur auf diese Prozesse zu konzentrieren, sei zu einseitig: „Any consideration of the problem of vision as a whole must include the question of how light is able to initiate nerve impulses as well as how these impulses give rise to conscious sensations.“

<sup>250</sup> Detwiler (1943), S. 37–38, 93–94, 122.

<sup>251</sup> Detwiler (1943), S. 120.

<sup>252</sup> Detwiler (1943), S. 123.

<sup>253</sup> Hecht an Crozier, 24. Juli 1925, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Hervorhebung im Original. Von den Berliner Physiologen war Hecht weniger begeistert: „The Physiological Society crowd were boobs. What makes Biologists such numbskulls, regardless of country?

Auch der Berliner Physikochemiker Max Bodenstein zeigte Interesse an Hechts Forschung.<sup>254</sup> Und Weigert? Der Photochemiker hatte seine Meinung zum Nutzen der Verbindung der Photochemie und Physiologie im Laufe der Zwischenkriegszeit geändert. Ende der 1930er-Jahre war er sowohl mit Hecht als auch mit Wald befreundet und berichtete Letzterem von einem Vortrag, den er kurz davor gehalten hatte: „I spoke of Hecht’s theory of adaptation, my conceptions on colour vision and on your experiments about the cycle of rhodopsin.“<sup>255</sup> Wenige Wochen zuvor hatte er in einem Brief an Wald über das Rhodopsin-System spekuliert.<sup>256</sup> Weigert trug nicht nur theoretische Erwägungen zu Walds Forschung bei. Er unterstützte diesen auch bei der Analyse von Sehpurpur-Filmen.<sup>257</sup> Diese dünnen Gelatinefilme, in die aus Froschaugen extrahierte Pigmente eingelassen waren, bezeichnete er als künstliche Netzhäute. An ihnen lasse sich das Phänomen der Farbselektivität studieren: „[I]t is evident that some psychophysical phenomena can now be studied by purely physical methods which are quite independent of the colour sense of a human observer.“<sup>258</sup> Nachdem Weigert die in der künstlichen Retina ablaufenden chemischen Vorgänge beschrieben hatte, schloss er mit der Bemerkung: „If the same processes occur in the living retina, it is obvious that vision is a chemical sense.“<sup>259</sup>

Neben Physikochemikern wie Haber, Bodenstein und Weigert interessierten sich ab den 1930er-Jahren auch Organiker für die Forschung zur Lichtwahrnehmung. Karrer

---

Kohlrausch [...] is about the only modern-minded one of the Berlin Physiologists, and he is young of course. I don’t count Meyerhof or Warburg as Berliners, – they are in Dahlem, and the atmosphere there is different. They feel the same way about the Berlin crowd.“ Zur Physikalischen Chemie im Berlin der Zwischenkriegszeit und Habers Institut im Besonderen siehe James et al. (2011).

254 Hecht schrieb Crozier am 24. Juli 1925: „Max Bodenstein has been a joy to me: – A delightfully humorous, gentle soul, – modest but keen. He got interested in my *Naturwissenschaften* paper, and we have had three delightful sessions about Photochem to begin with and everything else in general.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

255 Weigert an Wald, 13. März 1938, Wald Papers, HUGFP 143, Box 22, Ordner „Weigert, Fritz“, HUA Cambridge. Als jüdischer Wissenschaftler wurde Weigert 1935 entlassen. Er floh zunächst nach Schottland und arbeitete später als Direktor eines Krebsforschungsinstituts in Northwood.

256 Weigert an Wald, 3. Januar 1938: „The real photochemical reaction takes place in an adsorption system between rhodopsin (or iodopsin-) molecules and a substrate which may be perhaps a part of the termini of the nerves. With this change an alteration is perhaps associated (e. g. an alteration of pH) which catalyses the decomposition of other rhodopsine molecules in the vicinity in a purely chemical reaction which without doubt has a large coefficient of temperature. Some rhodopsin molecules are decomposed during the photochemical part of the whole reaction but the bulk of the dyestuff is chemically decomposed. Probably you will know more than I with respect to the chemical mechanism of these reactions. Unfortunately the photochemistry of simple dyestuffs is nearly completely dark until now.“ Ebd.

257 Ebd.: „Wenn also Ihre ersten Versuche mit den Bullfrogs einigermaßen gut verlaufen sind und Sie zwei 9/12 Platten fertig haben, schicken Sie sie mir bitte. Mit denen kann ich dann ein par [sic] Wochen arbeiten und inzwischen finden Sie vielleicht wieder etwas Zeit für eine neue Präparation.“ Weigert lobte Walds Arbeit und schrieb: „Ich zweifle nicht daran, daß Sie auch bald schöne äusserliche Erfolge sehen, wenn auch die wissenschaftliche Beschäftigung mit so wichtigen Problemen wie die Ihren das Schönste ist.“

258 Weigert/Morton (1939), S. 989–990.

259 Weigert (1940), S. 31.

erhielt 1937 den Chemie-Nobelpreis „für seine Forschungen über die Carotinoide und Flavine sowie über die Vitamine A und B<sub>2</sub>“. In seiner Nobelpreisrede erklärte er, dass sich die Hoffnung, die er in das Zusammenspiel chemischer und physiologischer Forschung gesetzt habe, überraschend schnell erfüllt hatte.<sup>260</sup> Die Integration der beiden Forschungsfelder sah Karrer dabei nicht als einmalige Angelegenheit. Vielmehr stellte er sich die Vitaminforschung der Zukunft als interdisziplinäres Projekt vor. Zur Aufklärung der Wirkungsweise von Vitaminen brauche es die Ressourcen und Fähigkeiten der Physiologie und der Chemie.<sup>261</sup> Wald, dessen Arbeiten zum Sehpurpur und dessen Vorläufersubstanz „Sehgelb“ er weiterverfolgte, bat er im Frühjahr 1938 um Retinin-Extrakt. Er wolle „diese sehr gerne in chemischer Hinsicht untersuchen, da die Aufklärung der Retinin-Konstitution offenbar für das Verständnis der Vorgänge im Auge von grosser Bedeutung“ sei.<sup>262</sup> Aufgrund des Umstands, dass dem Stoff in der Biologie eine besondere Rolle zugesprochen wurde, interessierte sich der Chemiker umso mehr für dessen Eigenschaften.

Karrers Kollege Richard Kuhn, mit dem Wald ebenfalls kooperiert hatte und der ein Jahr nach Karrer für seine Arbeiten zu Carotinoiden und Vitaminen mit dem Nobelpreis ausgezeichnet wurde, erklärte im Juni 1939 in einem Vortrag vor der Royal Society of London: „[T]he elucidation of the mechanism of the many living processes in which light is concerned involves the application of well-established photochemical principles and experimental techniques.“<sup>263</sup> Zunächst begeben sich auf die Suche nach einer lichtempfindlichen Substanz, die Licht der aktiven Wellenlängen absorbiert. Oft sei diese Substanz aber nur in sehr geringen Mengen in dem System vorhanden und die Isolierung schwierig. Die Korrelation könne jedoch oft durch einen quantitativen Vergleich der „Aktionskurve“ (Lichtempfindlichkeitskurve) mit der Extinktionskoeffizientenkurve der absorbierenden Substanz bestätigt werden.<sup>264</sup> Damit warb der Organiker Kuhn Ende der Zwischenkriegszeit für die indirekte, auf die Aktivität einer Substanz fokussierende Strategie, die der Zoologe Hecht Anfang der

---

**260** Karrer (1966), S. 448 zitierte eine eigene Publikation von 1932: „Soon we shall be so far advanced that all kinds of positive statements can be made about the chemical nature of the different vitamins. Then the chemist will be able to hand back the vitamin problem to the physiologist, so that the latter may establish in what way these substances develop their effect in the organism. Once physiology has solved this problem, it will have become enriched by one of its greatest findings.“

**261** Karrer (1966), S. 448: „It is the task of physiology today to explain the intervention of these agents in the cell processes. As this is, however, a matter of chemical processes, these will in the end probably have to be elucidated by the chemist once again.“

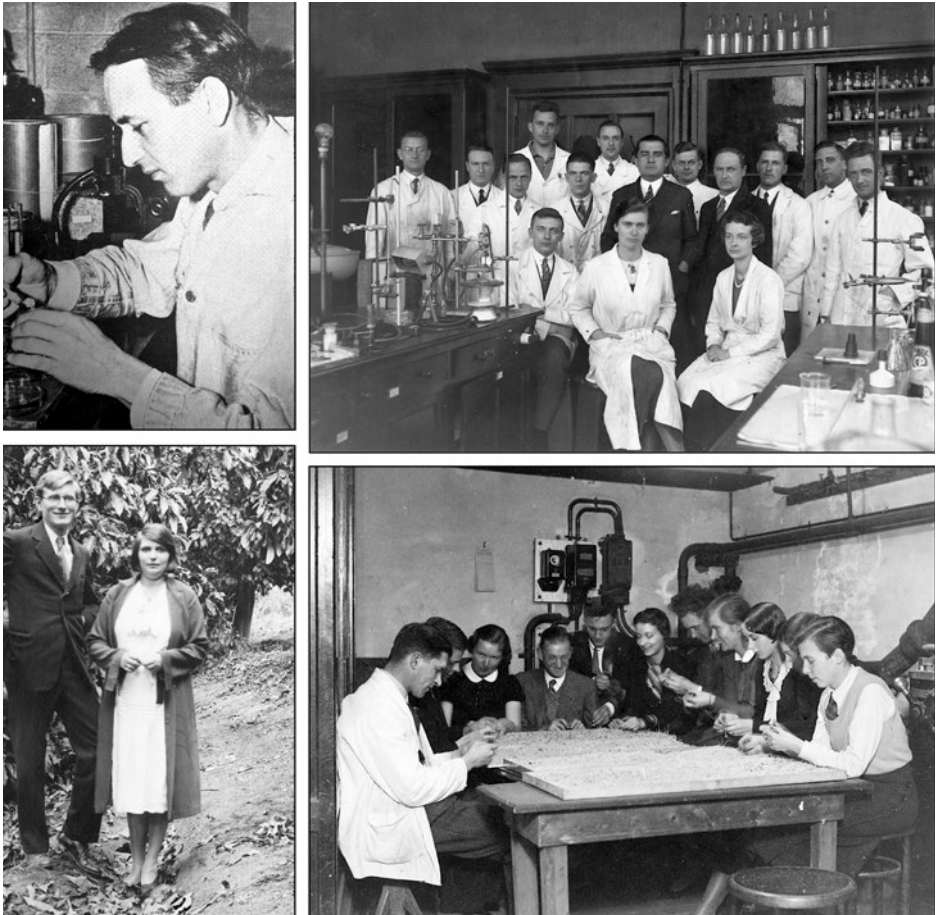
**262** Karrer an Wald, 25. Mai 1938, Wald Papers, HUGFP 143, Box 10, Ordner „Paul Karrer“, HUA Cambridge.

**263** Kuhn (1939), S. 1036.

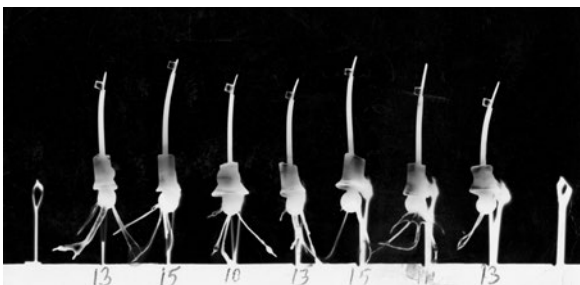
**264** Kuhn (1939), S. 1036. Zur Rolle Kuhns in der Entwicklung chemischer Massenvernichtungswaffen und der Entlassung und Emigration jüdischer Chemiker und Biochemiker in der NS-Zeit siehe Deichmann (2002).

Zwischenkriegszeit gewählt hatte, um sein Schema des Mechanismus der Lichtwahrnehmung empirisch zu stützen.

Im nächsten Kapitel lernen wir ein Forschungsprojekt kennen, das inhaltlich einige Wurzeln mit Hechts Forschung teilte, sich aber ganz anders entwickelte. Die Akteure versuchten, einen im Lebewesen wirkenden chemischen Stoff ausfindig zu machen. Um dieses Ziel zu erreichen, kooperierten Botaniker\*innen mit Organiker\*innen.



**Abb. 4.a** Im Uhrzeigersinn: Laboratorium für Organische Chemie, geleitet von Fritz Kögl (Mitte), mit Johanne Wilhelmine „Hanni“ Erleben (vorne rechts) und Arie Jan Haagen Smit (oben, 3. von rechts). Haagen Smit und Botaniker\*innen im Keller des von F.A.F.C. Went geleiteten Botanischen Laboratoriums. Fotos aus den Arie Jan Haagen-Smit Papers, Box 15, Ordner 8, Caltech Archives, Pasadena. Herman E. und Françoise Jurriana „Frans“ Dolk, ca. 1931, Bild 10.24–205 des Image Archive der Caltech Archives, Pasadena. Kenneth V. Thimann ca. 1940, Thimann Papers, Harvard University Archives.



**Abb. 4.b** Fotografie von dekapierten *Avena sativa*-Koleoptilen mit einseitig aufgesetzten Agarblöckchen mit Prüfsubstanzen. Am unteren Rand sind die Krümmungswinkel der einzelnen Koleoptilen angegeben. Arie Jan Haagen-Smit Papers, Box 15, Ordner 8, Caltech Archives Pasadena.

## 4. Die Hormone des Pflanzenwachstums

Die Forschung, von der in diesem Kapitel berichtet wird, sorgte in den 1930er-Jahren für Furore. Auch Wald beobachtete die Entwicklungen der Hormon- und Vitaminforschung gespannt. Seinen Doktorvater Hecht fragte er 1933 in einem seiner Briefe aus Berlin:

Have you been following the small-quantities-of-high-activity-substances movement? I think this recent crystallization, analysis and formularization of the growth-substance, follicular hormone, testicular hormone, with the work on Vitamin A and the other Vitamins, is part of one of the most exciting developments that has ever come up in any science. From a humanistic standpoint the mathematico-mystical muddle that physics is plunging into doesn't stand a chance by comparison.<sup>1</sup>

Wald war mit seiner Begeisterung nicht allein. Für ihre Arbeiten zu Hormonen und Vitaminen wurden 1937 bis 1939 vier Forscher mit dem Nobelpreis für Chemie ausgezeichnet.<sup>2</sup> Die Fortschritte auf dem Gebiet seien indes nicht das alleinige Verdienst der Chemie, betonte der Chemiker Fritz Kögl 1937. Die vorangegangenen zehn Jahre seien eine „besonders fruchtbare Periode der biologisch-chemischen Forschung“ gewesen. Dank der „Entdeckung zahlreicher physiologischer Wirkstoffe“ habe man in der „Analyse der Lebensvorgänge“ große Fortschritte erzielt.<sup>3</sup> An der Entdeckung einer dieser Wirkstoffe war er selbst beteiligt: In Zusammenarbeit mit den Botaniker\*innen der Rijksuniversiteit Utrecht hatte Kögls Gruppe 1931 das erste Pflanzenhormon isoliert. Derselbe Stoff wurde auch in Morgans Biologieabteilung am Caltech erforscht. Von diesen beiden Forschungsprojekten handelt dieses Kapitel.

---

<sup>1</sup> Wald an Hecht, 1. April 1933, Hecht Papers, Box 2, Ordner „George Wald“, CUA New York.

<sup>2</sup> Die Preisträger waren neben Karrer und Kuhn 1937 Walter N. Haworth für seine Forschungen über Kohlenhydrate und Vitamin C und 1939 Adolf Butenandt für seine Arbeiten zu Sexualhormonen. 1928 hatte Adolf Windaus den Nobelpreis für seine Verdienste um die Erforschung des Aufbaus der Sterine und ihres Zusammenhanges mit den Vitaminen erhalten. Siehe dazu James (1993), S. 169, 236, 242 und 253.

<sup>3</sup> Kögl (1937), S. 456.

In Utrecht wie in Pasadena hatten sich im Jahr 1930 Expert\*innen aus Botanik und Chemie zur Erforschung des pflanzlichen Wuchsstoffs zusammengeschlossen. Anders als Hecht, der selbst über die für seine disziplinenübergreifende Forschung relevanten Fähigkeiten verfügte, waren die Akteure dieser Fallstudie auf das Handlungswissen, die Materialien und Instrumente der jeweils anderen Disziplin angewiesen, um ihr Forschungsziel erreichen zu können. So profitierten beide Parteien von der Kooperation. Zwei an der Forschung beteiligte Akteure schrieben 1937:

[F]ew fields can have benefited so much from close interaction between the biological and chemical approaches, and the remarkable discoveries on the chemical side have made possible equally remarkable progress in the physiology. It has even been possible to inquire somewhat into the inner mechanism of the relation between auxins and their substrate.<sup>4</sup>

Die Suche nach diesem Mechanismus gestaltete sich anders als bei der im letzten Kapitel beschriebenen Forschung. Die Akteure bemühten sich, „direkt“ die chemische Natur einer bestimmten Entität, des Wuchsstoffs, aufzudecken. In einem zweiten Schritt untersuchten sie die Wirkung des isolierten Stoffs in dem biologischen System.

Neben diesen Unterschieden gab es Parallelen zu dem zuvor behandelten Projekt. Auch in der Wuchsstoffforschung war das exakte Messen des biologischen Vorgangs zentral für das Erhellern des ihm zugrunde liegenden biochemischen Prozesses. Außerdem überschritten sich die beiden Projekte inhaltlich, denn auch die Studien zum Pflanzenwachstum gingen aus reizphysiologischen Arbeiten hervor. Acht Jahre bevor Hecht in La Jolla mit *Ciona* experimentierte, hatte der Botaniker Anton Hendrik Blaauw untersucht, wieviel Lichtenergie notwendig ist, damit sich Keimlinge der Haferart *Avena sativa* zur Lichtquelle hin beugen. Blaauw, der diese Reaktion bald mit einem in der Pflanze ablaufenden photochemischen Prozess in Verbindung brachte, arbeitete unter F. A. F. C. Went, dem Professor für Botanik und Direktor des Botanischen Gartens und des Botanischen Laboratoriums der Rijksuniversiteit Utrecht.<sup>5</sup> Das Studium der Pflanzenbewegung und des Pflanzenwachstums blieb ein Forschungsschwerpunkt der Utrechter Gruppe. Nach Pasadena kam das Thema mit Herman Dolk, auch er war Doktorand bei Went. Morgan holte Dolk Ende der 1920er-Jahre als Professor für Allgemeine Physiologie ans Caltech.

<sup>4</sup> F. W. Went/Thimann (1937), S. 230.

<sup>5</sup> F. W. Went (1974), S. 4. Friedrich August Ferdinand Christian Went, genannt F. A. F. C. Went, war drei Jahre älter als Morgan und hatte an der Universität Amsterdam unter anderem bei van 't Hoff, van der Waals und de Vries studiert. 1896 war er zum Professor für Botanik an der Universität Utrecht ernannt worden. Peirce (1936), S. 219–220.

## 4.1 Botaniker\*innen, Chemiker\*innen und *Avena*-Keimlinge

Betrachten wir zunächst die Forschungshandlungen der Chemiker\*innen und Botaniker\*innen in Utrecht und Pasadena in den frühen 1930er-Jahren.

### 4.1.1 Dekapitieren, Agar aufsetzen, Krümmung messen

„For them time and space no longer exists; their day is completely governed by: first decapitation, second decapitation, supplying growth substance, photographing curvatures.“<sup>6</sup> So beschrieb ein Kommentator 1933 das Los der Utrechter Botanikstudent\*innen. Ein Mitglied dieser Gruppe erinnerte sich später an die Arbeit im Keller des Botanischen Laboratoriums:

[W]e worked in a dark room with a minimum of light. And we had little seedlings of *Avena*, which is oats, maybe an inch tall. We would cut off half of the top and put that chemical on the cut-off half. [...] We worked with about a dozen people sitting around a table –.<sup>7</sup>

Auf dem Umschlag dieses Buchs zu sehen sind Angehörige des Botanischen Instituts zusammen mit dem Chemiker Arie Jan Haagen Smit beim Bearbeiten von Haferkeimlingen. Etwa zwanzig Stunden vorher hatten sie entspelzte Haferkörner in Wasser eingeweicht und auf feuchtem Filterpapier zur Keimung ausgelegt.<sup>8</sup> Nun setzten die Botaniker\*innen und Haagen Smit die Keimlinge an Glashaltern befestigt in mit Wasser gefüllte Zinkblechtröge. Nach drei weiteren Tagen verarbeiteten sie die Haferkeimlinge weiter. In diesem Entwicklungsstadium umgibt ein „zylindrisches, oberseits geschlossenes, hohles Organ“, die Koleoptile, das erste Blatt.<sup>9</sup> Die Zellen der Koleoptile teilen sich zu dem Zeitpunkt nicht mehr. Ihr weiteres Wachstum erfolgt ausschließlich über die Streckung der vorhandenen Zellen. Die Spitzen dieser Koleoptilen entfernten die Botaniker\*innen mit einer speziellen Schere (Abb. 4.1, a). Anschließend legten sie das Primärblatt frei, rissen es mit einer Pinzette los und zogen es etwas nach oben (b).

Eine Stunde nach der Entfernung der Spitzen wurden die Koleoptilen erneut gekappt.<sup>10</sup> Unmittelbar danach wurden den Stümpfen einseitig Würfelchen ( $2 \times 2 \times 0,5$  mm) aus dreiprozentigem Agar-Agar aufgesetzt (c). Die Agarwürfelchen waren mit unterschiedlichen Prüfsubstanzen versetzt; „darunter krystallisiertes Follikelhormon und Follikelhormonhydrat, Vitamin B<sub>1</sub>, Tyrosin, Cystin, Cystein, Cholsäure, ferner kolloidale Lö-

<sup>6</sup> Anonymus (1933), zitiert in Faasse (1994), S. 68.

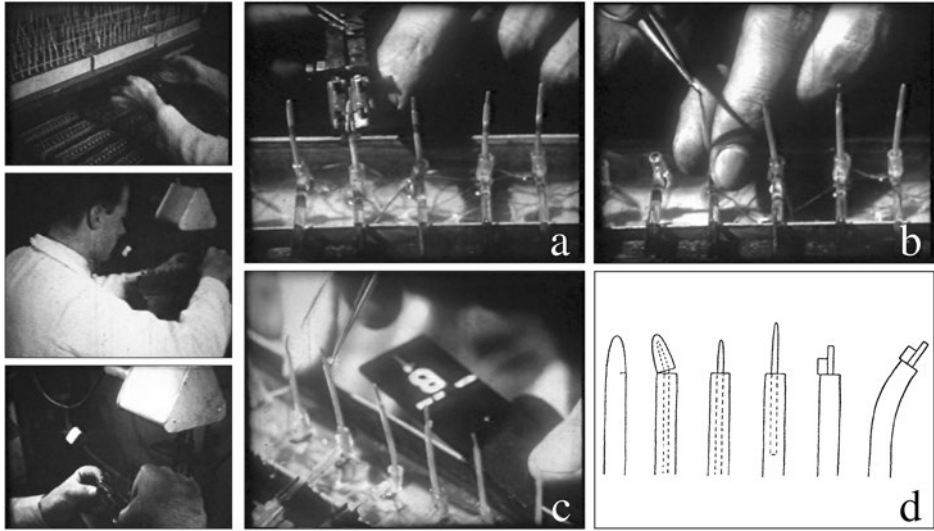
<sup>7</sup> Haagen-Smit (2000), S. 68. Tatsächlich wurden die Spitzen der Keimlinge ganz entfernt.

<sup>8</sup> Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1412.

<sup>9</sup> F. A. F. C. Went (1933a), S. 1.

<sup>10</sup> Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1412.





**Abb. 4.1** Stillbilder aus dem Film *Botanisch Laboratorium* von 1930. Unter einer Lampe mit orangem Licht wurden die Koleoptilen dekapitiert (a), die Primärblätter losgezogen (b) und die Agarwürfelchen aufgesetzt (c). (d) Experiment-Skizze, abgebildet u. a. in Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 244.

sungen von Carotin, Cholesterin, Sitosterin, Zymosterin, Ergosterin und Vitamin D<sup>11</sup>. Auf dieselbe Weise wurden die Stoffwechselprodukte von *Bacillus coli*, *Rhizopus suinus*, *R. delamar*, *R. nigricans*, *R. reflexus*, *R. tritici*, Hefe, sowie Menschen-, Pferde-, Kuh- und Schweineharn auf ihre wachstumsfördernde Wirkung geprüft.<sup>12</sup>

Pro Tag bearbeiteten die Botaniker\*innen so durchschnittlich 300 bis 400 Koleoptilen.<sup>13</sup> Jeweils zwei Stunden nach Aufsetzen der Agarwürfelchen fotografierten sie die Koleoptilen. An den entwickelten Fotos eruierten sie deren Krümmungswinkel mithilfe eines Gradbogens.<sup>14</sup> Aus dem mittleren Krümmungswinkel von acht bis zehn Versuchspflänzchen berechneten sie den Wuchsstoffgehalt der jeweiligen Prüfsubstanz.

Der Schluss vom Krümmungswinkel auf die Menge des in der Prüfsubstanz enthaltenen Wuchsstoffs stützte sich auf eine 1928 publizierte Doktorarbeit aus dem Utrechter Botanischen Institut. Professor Wents Sohn Frits Went zeigte darin, dass die Krümmung der Koleoptilen mit der über die Agarwürfelchen zugeführten Wuchsstoffmenge korreliert. Entsprechend definierten die Chemiker\*innen den Wuchs-

<sup>11</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 249.

<sup>12</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 248, 250.

<sup>13</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 247.

<sup>14</sup> Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1411; F. W. Went (1928), S. 25–27.

Diffusionsprodukt aus Maisspitzen <sup>5)</sup>	ca 300	AE pro mg
Rhizopus reflexus	40—110	" " "
Bäckerhefe	30—40	" " "
Bacillus coli	ca 50	" " "
Menschliche Faeces	5—10	" " "
Menschen-Harn <sup>6)</sup>	ca 400	" " "

Abb. 4.2 Tabelle aus Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1413 mit dem Wuchsstoffgehalt pro mg Trockengewicht verschiedener Ausgangsmaterialien.

stoffgehalt einer Substanz über die Krümmung, die diese in Haferkoleoptilen bewirkte. Die *Avena*-Einheit (AE) bezeichnet „jene Menge wirksamen Stoffes, die bei einer Temperatur von 22–23° und 92 % Feuchtigkeit [...] innerhalb zwei Stunden die dekapitierte Koleoptile von *Avena sativa* um 10° krümmt, wenn der wirksame Stoff in einem Agar-Würfelchen von 2.0 cmm einseitig auf diese dekapitierte Koleoptile aufgesetzt wird“<sup>15</sup>. Derart standardisiert ließ sich der Wuchsstoffgehalt der verschiedenen Proben vergleichen. Dabei stellte sich menschlicher Harn als äußerst ergiebige Wuchsstoffquelle heraus (Abb. 4.2). Ein Milligramm Harn enthielt 400 AE; das

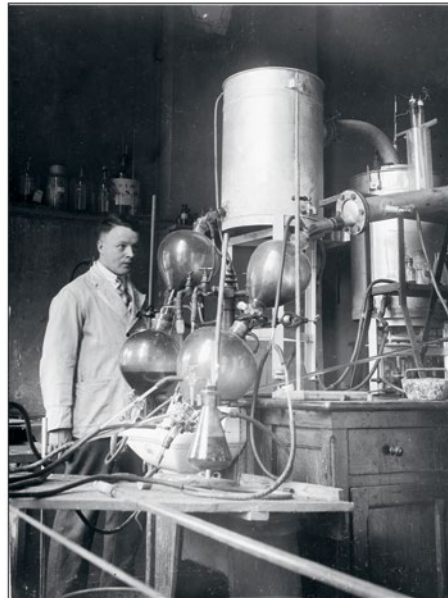
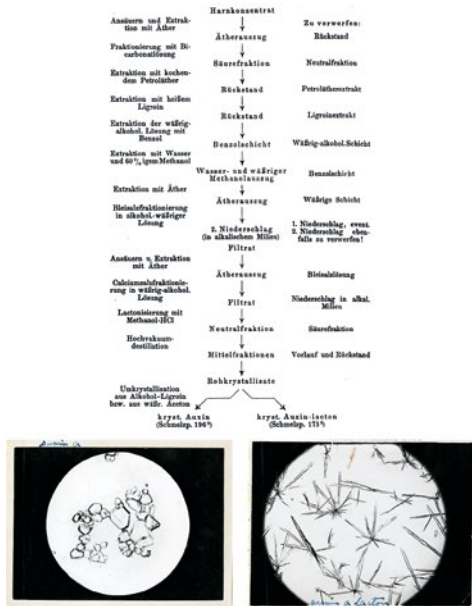


Abb. 4.3 Links: Schematische Darstellung des Verfahrens zur Isolierung des Wuchsstoffs aus Harn, abgebildet in Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 258. Rechts: Chemiker bei der Arbeit mit Scheidetrichern in Kögl's Labor sowie Ausschnitte mikrofotografischer Aufnahmen isolierter Wuchsstoffkristalle. Fotos aus den Haagen-Smit Papers, Box 15, Ordner 8, Caltech Archives Pasadena.

15 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1412.

heißt, 2,5 Mikrogramm Harn reichten aus, um Koleoptilen um 10° zu krümmen. Für dieselbe Wirkung war die achtfache Menge an *Bacillus coli* nötig.

Um aus wuchsstoffhaltigem Rohstoff puren, kristallinen Wuchsstoff zu erhalten, musste dieser schrittweise angereichert werden. 500 Liter Menschenharn, so berechneten die Utrechter Chemiker\*innen im Nachhinein, enthalten 1 Gramm reinen Wuchsstoff.<sup>16</sup> Das im Hafertest „aktive Prinzip“ extrahierten sie „aus sauren Lösungen mit organischen Lösungsmitteln, wie peroxydfreiem Äther oder Butylalkohol“. Aus diesen Extrakten konnte der Wuchsstoff mit Natriumbicarbonatlösung ausgeschüttelt und nach dem Ansäuern mit Essigsäure wieder in Äther überführt werden (Abb. 4.3).<sup>17</sup>

#### 4.1.2 Parallele Szenen in Kalifornien

Haferkoleoptilen dekapitieren, Prüfsubstanz einseitig aufsetzen und später die Koleoptilen fotografieren, um ihre Krümmung zu messen – diese Forschungshandlungen wurden zur selben Zeit auch in Pasadena vollzogen.<sup>18</sup> Der Biologiestudent James Bonner notierte am 25. August 1931 in sein Laborbuch: „Soaked about 150 Avena seeds in H<sub>2</sub>O for 2½ hours, removed, placed on filter paper in large petri dish + placed in dark room about 5:00 pm.“<sup>19</sup> Sechs Tage später testete er die Wirkung der Stoffwechselprodukte von Kulturen des Schimmelpilzes *Rhizopus suinus*, die er auf verschiedenen Nährlösungen gezogen hatte:

1. Test of Growth substance from Amonium acetate  
Decapitated 2:15, Agar blocks placed on 3:05, Photographed 9:55, Result
2. Test of growth substance from plain Nährlösung. Result[.]

Bonner erinnerte sich später, dass er bei seiner Ankunft in Pasadena im August 1931 die Biologieabteilung verwaist vorgefunden hatte – mit einer Ausnahme:

<sup>16</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 248. Zur Gewinnung derselben Wuchsstoffmenge hätte man alternativ 10 Milliarden Maiskoleoptilen „köpfen“ müssen, um den in deren Spitzen produzierten Wuchsstoff abzufangen, oder *Rhizopus reflexus* auf einer Kulturfläche von 3900 m<sup>2</sup> züchten.

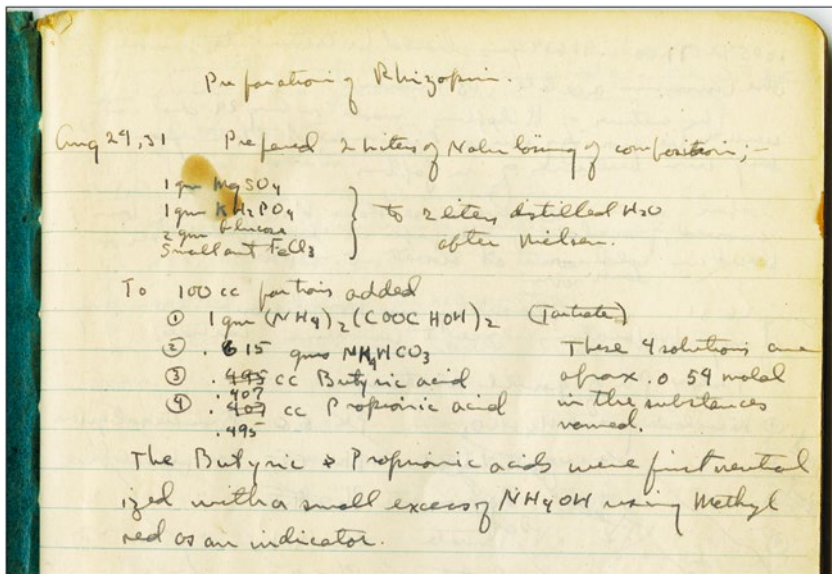
<sup>17</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 250.

<sup>18</sup> Thimann beschrieb diese Arbeit in seiner Rede vom 7. Juni 1949: „It consisted of making operations on tiny seedlings grown under constant conditions in the dark room and then laboriously measuring the responses of these little plants.“ Thimann Papers, Box 127, Ordner „5: Correspondence Went, Frits W.“, UCSCA Santa Cruz.

<sup>19</sup> Laborbuch „Preparation of Rhizopin“ mit Einträgen vom 24. August 1931 bis zum 29. Juni 1932, Bonner Papers, Box 41, Caltech Archives Pasadena.

[I] noticed that there was somebody working in a new building on the corner of Michigan and San Pasqual. I walked up to the building, knocked on the door, and was let in. The inhabitants introduced themselves as Herman E. Dolk, Assistant Professor of Biology, a plant physiologist; and Kenneth V. Thimann, an Instructor of Biochemistry.<sup>20</sup>

Im Gegensatz zu dem Dutzend Student\*innen und Institutsmitarbeiter\*innen in Utrecht arbeiteten Dolk und Thimann nur zu zweit. Dolk wollte dies dringend ändern und erklärte Bonner: „We really need somebody more to help us in our work and get it going a little faster.“<sup>21</sup> Bonner entschied sich, die beiden zu unterstützen, obwohl er eigentlich vorgehabt hatte, zu Problemen der Genetik zu arbeiten. Das Projekt habe ihn inhaltlich angesprochen, erklärte er später. „They told me that Frits Went in Holland had discovered a plant hormone that caused cells to grow longer in plants.“<sup>22</sup> Zu Bonners Kurswechsel trug auch die Überlegung bei, seine chemischen Kenntnisse – er



**Abb. 4.4** Ausschnitt der ersten Seite von Bonners Laborbuch „Preparation of Rhizopin“ mit Angaben zur Herstellung der Nährlösung für den Pilz *Rhizopus suinus*, Bonner Papers, Box 41, Caltech Archives Pasadena.

20 Bonner (1994), S. 8–9.

21 Bonner (1994), S. 9. Weitere Mitarbeiter akquirierte Dolk über die Lehre. Bonners Mitstudent Poulson erzählte: „[I]n the winter term there was a plant physiology course by Herman Dolk, which was exceedingly interesting. We went over to the plant physiology laboratory [...] and learned the coleoptile test for auxin.“ Bonner et al. (1981), S. 13.

22 Bonner (1994), S. 9.

hatte einen Bachelorabschluss in Chemie –, in diesem Projekt besser einsetzen zu können als in der Genetik.<sup>23</sup>

Dass in Pasadena und Utrecht zeitgleich fast identische Forschungsprojekte verfolgt wurden, war kein Zufall. Dolk hatte bei Professor Went promoviert und mehrere Jahre Seite an Seite mit Frits Went gearbeitet.<sup>24</sup> Nach seiner Promotion wechselte Dolk nach Pasadena, wo er im Mai 1930 wenige Monate nach dem Engländer Thimann eintraf. Der Pflanzenphysiologe Dolk und der Biochemiker Thimann waren beide von Morgan angestellt worden. Parallel dazu war der deutsche Chemiker Kögl im Herbst 1930 neu nach Utrecht gekommen, um die Professur für Organische Chemie zu übernehmen. Beinahe gleichzeitig fassten 1930 also drei Nachwuchswissenschaftler, die ihre Forschung frei gestalten konnten, den Plan ins Auge, im Rahmen einer biologisch-chemischen Kooperation den pflanzlichen Wuchsstoff zu erforschen. In Pasadena wie in Utrecht wurde dazu in klimakontrollierten Räumen mit dekapierten Haferkoleoptilen gearbeitet. Warum interessierten sich damals sowohl Chemiker\*innen als auch Botaniker\*innen für die Erforschung dieses Stoffs?

## 4.2 Verknüpfte Ziele, Normen und Kapazitäten

Im Herbst 1930 begannen in Pasadena wie in Utrecht Kooperationen zwischen Biolog\*innen und Chemiker\*innen zum pflanzlichen Wuchsstoff. An beiden Orten fiel die Entstehung des interdisziplinären Projekts mit der Neubesetzung von Stellen zusammen. Dolk berichtete der Heidelberger Professorin für Botanik Gerta von Ubisch Ende Juli 1930: „Ich habe hier in Pasadena eine Stelle bekommen und hoffe hier meine Untersuchungen auf reizphysiologischem Gebiete fort zu setzen.“<sup>25</sup> Wenige Tage später erklärte er seinem Vorgesetzten Morgan: „I can start with a problem (chemical nature of the growthsubstance).“<sup>26</sup> Die Bearbeitung dieses Problems lag für Dolk nahe; es war eine direkte Fortführung seiner Arbeit in Utrecht. Sein Kooperationspartner Thimann hingegen hatte für seine Arbeit am Caltech ursprünglich andere Pläne. Neu in Pasadena angekommen arbeitete er zunächst weiter am Thema seiner Doktorarbeit. 1949 erinnert er sich:

I was appointed instructor in biochemistry at California Institute of Technology and at first began there to continue work on proteins and amino acids. However, I became

<sup>23</sup> Chedd (1971), S. 700.

<sup>24</sup> In seiner Dissertationsschrift dankte Dolk Frits Went ausdrücklich. Die gemeinsame Arbeit an dem Gebiet, das sie beide so sehr interessiert habe, sei die beste Zeit seines Studiums gewesen. Dolk (1930), Danksagung.

<sup>25</sup> Dolk an von Ubisch, 29. Juli 1930, Thimann Papers, Box 51, Ordner 9, UCSCA Santa Cruz.

<sup>26</sup> Dolk an Morgan, 9. August 1930, ebd. Morgan, der sich gerade in Woods Hole aufhielt, klärte ab, welche Instrumente und Räumlichkeiten Dolk für seine Forschung brauchte.

friendly with Herman Dolk, who was studying problems of plant growth, and together we embarked on a preliminary investigation of the so-called plant growth hormone whose existence had been postulated at that time.<sup>27</sup>

Viel später schrieb Thimann: „After many discussions we agreed to make an attack on the nature of the growth substance, I to be the chemist, he the biologist.“<sup>28</sup>

Kögl's Gruppe wiederum prüfte „im Herbst 1930 die Aussichten für eine chemische Bearbeitung des Wuchsstoffproblems“.<sup>29</sup> Die Entscheidung der Utrechter Chemiker\*innen fiel, wie die Thimanns in Pasadena, positiv aus. Kögl hielt es für eine „reizvolle Aufgabe“, die „Reindarstellung des chemisch bisher ganz unbekanntes Phytohormons in Angriff zu nehmen“, dessen Existenz in der Botanik postuliert worden war.<sup>30</sup> Auf den nächsten Seiten werden die Arbeiten aus Went's botanischem Laboratorium vorgestellt, die die Grundlage für die disziplinenübergreifende Wuchsstoffforschung lieferten. Anschließend werden die Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der Chemiker\*innen diskutiert.

#### 4.2.1 Vorgeschichte: Von Tropismen zum Wachstum

In seinem Vortrag am 5. Internationalen Botanischen Kongress in Cambridge im August 1930 sprach Professor Went über die Bedeutung wachstumsfördernder Substanzen für die Pflanzenbewegung, insbesondere der Bewegung von Haferkoleoptilen hin zum Licht und von Wurzeln in den Boden. Er schlug damit den Bogen von den aktuellen Arbeiten zum Wuchsstoff hin zu dem Thema, das seine Gruppe in den 1910er-Jahren beschäftigt hatte, dem Photo- und Geotropismus. Die Aufmerksamkeit seiner Fachkolleg\*innen war ihm dabei gewiss. Wenige Jahre zuvor hatte der Jenaer Botaniker Leo Brauner die Theorie des Phototropismus als „eines der aktuellsten Probleme der Reizphysiologie“ bezeichnet.<sup>31</sup> Nicolai Grigorevič Cholodny, ein Botaniker der Universität Kiew, hielt das damit verbundene „Problem der funktionellen Regulation“ für „eines der interessantesten und wichtigsten Probleme der gegenwärtigen Physiologie“.<sup>32</sup> Professor Went erklärte nun:

<sup>27</sup> Thimann, Lebenslauf von ca. 1949, S. 1–2, Thimann Papers, Box 147, Ordner 9, UCSCA Santa Cruz.

<sup>28</sup> Thimann, Lebenslauf vom 22. Juni 1988, ebd.

<sup>29</sup> Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 245.

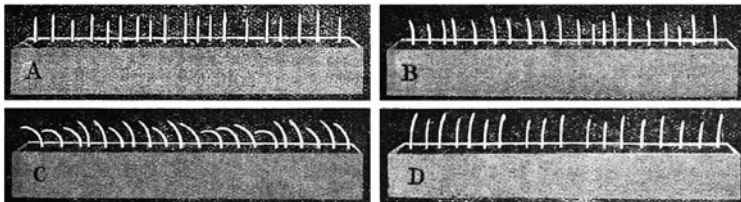
<sup>30</sup> Kögl (1933a), S. 17.

<sup>31</sup> Brauner (1927), S. 567.

<sup>32</sup> Cholodny (1927), S. 604.

The explanation of tropistic curvatures attempted by Blaauw, is not sufficient. Another explanation has been advanced, partly in Cholodny's laboratory, partly in that of the author. The experiments were carried out by F. W. Went, by Dolk and by others.<sup>33</sup>

Professor Wents Doktorand Blaauw hatte die Bewegung von Pflanzen zum Licht hin untersucht und 1908 gezeigt, dass für diese phototropische Reaktion eine bestimmte Energiemenge nötig ist. Dass sich Pflanzen zum Licht hin oder von diesem wegbewegen können, war längst bekannt. Die Koleoptilen von Süßgräsern etwa wachsen im Dunkeln aufrecht in die Höhe. Werden sie einseitig belichtet, beugen sie sich zur Lichtquelle hin (Abb. 4.5). Blaauws Messungen zeigten, „with a shorter exposure the strength of the light has to be increased, in order to obtain a curvature“.<sup>34</sup>



**Abb. 4.5** Skizze aus F. A. F. C. Went (1930), S. 632: (A) im Dunkeln gewachsene Koleoptilen, (B) von der linken Seite mit Licht der Intensität von 22 B. M. S. [= 22,4 cd] und (C) 1800 B. M. S. beleuchtete Pflanzen, (D) bei sehr starker Belichtung (7500 B. M. S.) wenden sich die Koleoptilen vom Licht ab.

Kurz darauf gelangte der österreichische Botaniker Paul Fröschel mit Versuchen der Gartenkresse zum selben Ergebnis. Sowohl aus der Tierphysiologie als auch aus der Botanik gebe es inzwischen gute Belege für die „Gültigkeit des Hyperbelgesetzes [der Bunsen-Roscoe-Regel] für Lichtreize“.<sup>35</sup> Blaauw schlug vor, dass „die Perzeption des Lichtes aus einer photochemischen Wirkung besteht, während schließlich die Krümmung als ein weit entfernter Erfolg der photochemischen Wirkung auftritt“.<sup>36</sup>

<sup>33</sup> F. A. F. C. Went (1931a), S. 443.

<sup>34</sup> F. A. F. C. Went (1909), S. 233. Seine Versuche ähnelten jenen Hechts von 1917. Anstelle von *Cionas* Zurückziehen des Siphons bestand der detektierbare photochemische Effekt hier in der Krümmung der Koleoptile. Wie bei Hechts Experimenten galt es, sowohl den Reiz wie auch die dadurch ausgelöste Reaktion des Organismus exakt zu messen. Went (1930), S. 631 erklärte: „[I]l fallait s'occuper de mesures précises non seulement des réaction, mais aussi des excitants.“

<sup>35</sup> Fröschel (1909), S. 1251. Der Botaniker wies darauf hin, dass in der Tierphysiologie ganz ähnliche Phänomene studiert wurden. Man frage da nach der Beziehung, „in welcher Reizintensität und Reizdauer einer Lichtquelle stehen müssen, um eine Perzeption auf der Retina des menschlichen Auges zu ermöglichen“ (S. 1249). Fröschels Instrumente zum Messen der Belichtungszeit ähnelten jenen Hechts: eine Stoppuhr und Momentschlitzverschlüsse (S. 1263).

<sup>36</sup> Blaauw (1914), S. 652. Er schloss mit den Worten (S. 702): „Für den Biologen muß es als ein günstiger Umstand betrachtet werden, in der unmittelbaren Nähe eines physikalischen Zentrums arbeiten zu dürfen.“

In Wents Labor studierten in der Folge zahlreiche Doktorand\*innen das Wachstum von Haferpflänzchen.<sup>37</sup> Dabei erhoben sie Daten, die mit Blaauws Gesetz, das eine Beziehung zwischen der zugeführten Lichtenergie und dem Ausmaß des Wachstums beschrieb, nicht kompatibel waren.<sup>38</sup> Deswegen habe man in Utrecht in den letzten Jahren einen gänzlich neuen Pfad eingeschlagen. Diesen Pfad eröffneten Beobachtungen des dänischen Pflanzenphysiologen Peter Boysen Jensen und seines ungarischen Fachgenossen Árpád Paál. Beide hatten mit Haferkoleoptilen experimentiert, deren lichtensitive Spitzen sie entfernten. Ohne diese Spitzen wuchsen die Pflänzchen nicht weiter und konnten sich nicht zur Lichtquelle hin ausrichten.<sup>39</sup>

Anfang der 1910er-Jahre studierte Boysen Jensen diesen Einfluss und seine Übertragung in der Pflanze genauer. Er setzte Spitzen von Koleoptilen, nachdem er diese entfernt hatte, wieder auf die Stümpfe und stellte fest, dass die so manipulierten Keimlinge nach wie vor in der Lage waren, sich zum Licht hin zu krümmen. Der Lichtreiz konnte sich also über die Wunde hinweg „fortpflanzen“.<sup>40</sup> Einige Jahre später wiederholte Paál diese Versuche, unterbrach aber „die normale Kontinuität lebender, intakter Zellen“, indem er die abgeschnittenen Spitzen mit zehnprozentiger Gelatine auf die Stümpfe klebte. Auch die so behandelten Pflänzchen krümmten sich zur Lichtquelle hin, wenn sie einseitig belichtet wurden.<sup>41</sup> Wenn aber zusätzlich zu der Gelatine ein Glimmerplättchen zwischen die belichtete Spitze und den unbelichteten Stumpf gesteckt wurde, wuchs die Koleoptile gerade.<sup>42</sup> Paál interpretierte diese Beobachtungen folgendermaßen:

[D]ie Vorgänge und Veränderungen, die von der Reizung verursacht werden, [üben] in der Gelatineschicht eine physikalisch-chemische Wirkung aus [...], die wiederum an der anderen Seite der Schicht im Plasma der angrenzenden Zellen und durch die Vermittlung von diesen auch in weiter gelegenen Zellen ihrerseits neue, aber der normalen Reizleitung ähnliche und eine sichtbare Reaktion bewirkende Vorgänge und Veränderungen hervorrufen.<sup>43</sup>

37 F. A. F. C. Went (1930), S. 634 erwähnte exemplarisch die Arbeiten von Sierp, Seybold, Koningsberger und Dillewijn.

38 Die nach Blaauws Gesetz zu erwartenden Krümmungswinkel stimmten nicht mit den tatsächlich gemessenen überein. F. A. F. C. Went (1930), S. 635. Siehe auch F. W. Went (1928), S. 96–100. Blaauw (1914), S. 685–686 hatte postuliert: „Die Wachstumsvermehrung bei der Photowachstumsreaktion von *Phycomyces* steigt proportional mit der Kubikwurzel aus der zugeführten Energiemenge.“

39 Dies hatte bereits Darwin (1880), S. 566 festgestellt. Darwin nahm an, dass die Spitzen den Lichtreiz wahrnehmen und in der Folge ein Einfluss in die unteren Teile der Koleoptilen übertragen wird, worauf sich die Koleoptilen zum Licht hin beugen. Zu Charles und Francis Darwins Studien zur Pflanzenbewegung und Julius Sachs' Reaktion darauf, siehe Chadarevian (1996). Boysen Jensen und Paál wiederum hatten an Versuche Władysław Rotherts (1894) und Hans Fittings (1907) angeknüpft.

40 Boysen Jensen (1913), S. 562.

41 Paál (1919), S. 407, 422.

42 Paál (1919), S. 428.

43 Paál (1919), S. 429–430.



Die physikalisch-chemische Wirkung werde am ehesten „durch eine Diffusion gelöster Stoffe“ vermittelt, mutmaßte Paál.<sup>44</sup> Diese Versuche und ihre Interpretation waren für Wents Gruppe in zweifacher Hinsicht richtungsweisend. Erstens legten sie den Schluss nahe, dass in der Spitze der Haferkoleoptilen eine Substanz gebildet wird, die das Wachstum verstärkt oder einen für das Wachstum unverzichtbaren Faktor darstellt, sodass es ohne diesen Stoff gar kein Wachstum geben kann.<sup>45</sup> Diese Annahme sah Went durch die Versuche seines Doktoranden Dolk bewiesen. Zweitens behandelte Paál die phototropische Krümmung als Spezialfall des normalen Pflanzenwachstums. Vorsichtig hatte er 1919 vorgeschlagen, Reizleitung und Wachstumsregulation seien wahrscheinlich „im Wesentlichen dieselbe Erscheinung“ und die phototropische Perzeption bestehe „vielleicht in einer vom Licht bewirkten Beeinflussung der Wachstumsregulation“.<sup>46</sup> Dadurch verlagerte sich das Interesse der Utrechter Botaniker\*innen vom Phototropismus auf das normale, vom Licht unabhängige Längenwachstum.<sup>47</sup> In den Arbeiten von Frits Went und Dolk spielte Licht als Tropismus auslösender Reiz keine Rolle mehr. Die beiden untersuchten das normale Wachstum und arbeiteten dazu in einer Dunkelkammer bei rotem Licht, welches das Wachstum der Haferkeimlinge nicht beeinflusst.

#### 4.2.2 Hypothetische Wuchsstoffe und ihre Natur

1926 gelang es Frits Went, die Existenz des von Paál postulierten wachstumsfördernden Stoffs nachzuweisen.<sup>48</sup> Dazu verwendete er ein Verfahren, das sich nur geringfügig von früheren Versuchen mit Haferkoleoptilen unterschied: Er entfernte die Spitzen und setzte sie für zwei Stunden auf Agarplättchen (Abb. 4.6, links). Daraufhin schnitt er die Agarplättchen in gleich große Würfelchen, die er auf die Koleoptilstümpfe setzte. Die so behandelten Koleoptilen nahmen ihr Wachstum, das bei der Entfernung

<sup>44</sup> Paál (1919), S. 430. Es sei auch denkbar, dass der Reiz in Form elektrischer Ströme vermittelt wird. Diese Option sei aber unwahrscheinlich, weil ein elektrischer Reiz über ein Platinplättchen hinweg geleitet werden sollte. Unterhalb der Spitze mit einem Platinplättchen versetzte Pflänzchen krümmten sich aber nicht (S. 430–431).

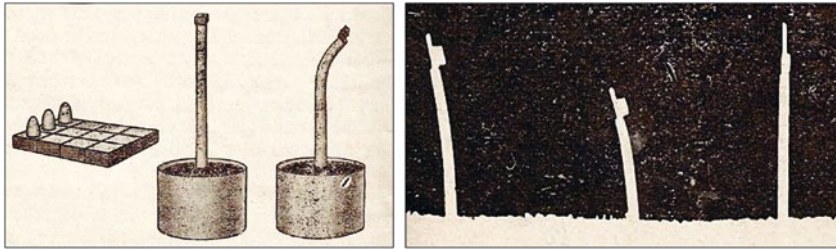
<sup>45</sup> F. A. F. C. Went (1930), S. 635.

<sup>46</sup> Paál (1919), S. 447. Ein und derselbe Stoff löse entweder normales Längenwachstum oder Krümmung aus – je nachdem, wie er in der Koleoptile verteilt ist (S. 448).

<sup>47</sup> F. W. Went (1928), S. 90–91: „Meine Versuche über den Wuchsstoff hatten anfänglich den Zweck, eine Erklärung des Phototropismus experimentell zu begründen. Während der Versuche verlegte sich das Problem aber mehr und mehr in die Richtung des normalen Wachstums [...]“

<sup>48</sup> Laut Galston/Sharkey (1998), S. 350 gelang der experimentelle Nachweis des Stoffs im Frühjahr 1926. F. W. Went (1928) nahm zur Vereinfachung an, es mit einem einzelnen Stoff und nicht mit einem Stoffgemisch zu tun zu haben. Für diese Annahme lägen aber „keine zwingenden Gründe vor“ (S. 52). Professor Went hingegen sprach sowohl in seiner Publikation von 1930 als auch bei dem Vortrag am Internationalen Botanischen Kongress im Plural von „substances de croissance“ und „growth-producing substances“.

der Spitze stoppte, wieder auf. Setzte man die mit Wuchsstoff versetzten Agarwürfelchen einseitig auf die Stümpfe, krümmten sich die Koleoptilen. Diese Wirkung trat hingegen nicht ein, wenn man den Stümpfen einseitig reinen Agar aufsetzte (rechts). Daraus schloss Went: Der wachstumsfördernde Stoff war aus den Spitzen in den Agar gelangt.



**Abb. 4.6** Links: Der Wuchsstoff der Koleoptilspitzen wird im Agar aufgefangen. Ein Stumpf, dem ein wuchsstoffgetränktes Agarwürfelchen mittig aufgesetzt wird, wächst gerade weiter. Setzt man das Würfelchen einseitig auf den Stumpf, krümmt sich die Koleoptile. Rechts: Zwei gekrümmte Koleoptilen und eine aufrechte, der reinen Agar einseitig aufgesetzt wurde, aus F. A. F. C. Went (1930), S. 636.

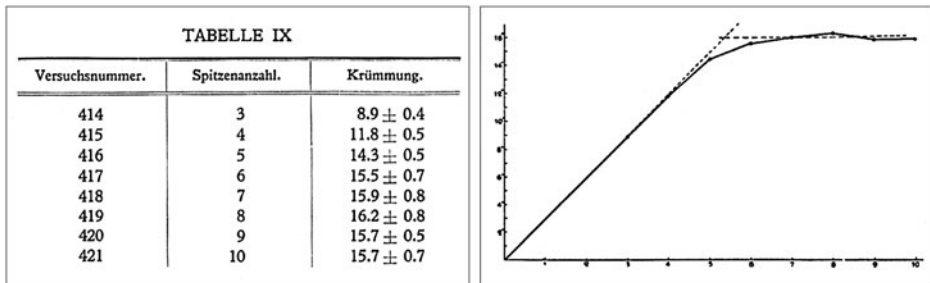
Went betonte, „dass der Kniff der Methode in dem Abfangen des stetig sich bildenden Wuchsstoffes sitzt und dass nur in dieser Weise der Stoff aus den lebendigen Spitzen zu extrahieren ist“.<sup>49</sup> Das Auffangen des Wuchsstoffes im Agar war aber nicht das innovativste Element seiner Arbeit.<sup>50</sup> Beispiellos war Wents quantitativer Nachweis, dass „der Krümmungswinkel der Konzentration des Wuchsstoffes proportional ist“.<sup>51</sup> Die Koleoptilen krümmten sich umso stärker, je mehr Wuchsstoff ihnen zugeführt wurde. Die Quantität des zugeführten Wuchsstoffes variierte Went einerseits über die Anzahl der auf die Agarplättchen gesetzten Koleoptilspitzen. Andererseits ließ sich die wuchsstoffgetränkte Agarmasse beliebig oft mit weiterem Agar verdünnen. Wents Messungen zufolge produzierte die in zwei Koleoptilspitzen enthaltene Wuchsstoffmenge

<sup>49</sup> F. W. Went (1928), S. 22.

<sup>50</sup> Bereits einige Jahre zuvor hatte Peter Stark (1921) eine ganz ähnliche Methode entwickelt. Stark setzte Agarwürfelchen, die er zuvor mit verschiedenen Gewebeextrakten gemischt hatte, einseitig auf dekapitierte Koleoptilen. So konnte er unter anderem zeigen, dass Agarwürfelchen mit Presssaft von Haferkoleoptilen bei ebendiesen und verwandten Arten Wachstum induzieren. Um das Extrakt von *Avena sativa* zu gewinnen, zerrieb Stark mehr als 100 Koleoptilen. Den filtrierten Presssaft vermischte er mit 20-prozentigem Agar. Die erstarrte Mischung schnitt er in Würfelchen. Mit ähnlichen Versuchen hatte Elisabeth Seubert (1925) die Existenz nichtpflanzlicher wachstumsfördernder Substanzen belegt: Dekapitierte Koleoptilen, denen sie mit Neutralsalzen, Zuckern, Speichel, Pepsin, Maltase oder Diastase getränkte Agarwürfelchen einseitig aufgesetzt hatte, krümmten sich. Höxtermann (1994a), S. 69 zufolge nutzte Gottlieb Haberlandt bereits 1913 „Agarschichten als aussagekräftige Grundlage der Wirkstoffforschung, um über das Diffusionsverhalten den chemischen Charakter der zellteilungsanregenden Reize zu belegen“.

<sup>51</sup> F. W. Went (1928), S. 34.

eine durchschnittliche Krümmung von  $5,47^\circ$ . Dies ist ziemlich genau die Hälfte des Winkels von  $11,20^\circ$ , den Pflänzchen bildeten, denen Agarwürfelchen mit dem Wuchsstoff vierer Spitzen aufgesetzt wurden. Went folgerte: Innerhalb gewisser Grenzen ist das Wachstum proportional zu der vorhandenen Wuchsstoffmenge. Ab einer Wuchsstoffmenge von sechs Spitzen aber flacht die Kurve ab (Abb. 4.7). Ab diesem Punkt werde das Wachstum wohl durch „innere Faktoren“ beschränkt.<sup>52</sup>



**Abb. 4.7** Tabelle und Graph aus Frits Went (1928), S. 41 und 42. Beziehung zwischen Wuchsstoffmenge (Abszisse) und Krümmungswinkel (Ordinate). Eine Versuchsreihe umfasste jeweils zwölf Pflänzchen. Die angegebenen Krümmungswinkel sind also Durchschnittswerte.

Went hatte die quantitative, messende Arbeitsweise Blaauws mit der qualitativen und invasiven Methode Boysen Jensens, Paáls und Starks verbunden und konnte so die These der Existenz eines wachstumsfördernden chemischen Stoffes plausibilisieren. Er verteidigte seine Doktorarbeit mit dem Titel „Wuchsstoff und Wachstum“ im November 1927. Knapp drei Jahre später stellte sein Vater fest: „Les investigations ne sont pas closes sur ce terrain.“<sup>53</sup> Darüber, wie die Wuchsstoffe auf die Pflanzenzelle wirken, sei noch sehr wenig bekannt. Das lag laut Frits Went daran, dass „die Menge des Wuchsstoffes, die aus 100 Spitzen während 4 Stunden herausdiffundiert [...] verschwindend klein“ ist. Die Substanz lasse sich „nicht oder kaum nach Verdunstung als Residuum“ nachweisen.<sup>54</sup> Professor Went bedauerte dies. Denn seiner Ansicht nach waren die chemischen Eigenschaften eines Stoffes eng verknüpft mit seiner Wirkungsweise. Vor Beginn der Kooperation mit Kögl bedauerte er, dass man über die Natur

<sup>52</sup> F. W. Went (1928), S. 42–43. Im Rahmen ihrer Dissertationen präsentierten Went (1928), S. 90–106 und Dolk (1930), S. 42–87 Erklärungen für den Photo- und Geotropismus. Zur selben Zeit entwickelte auch Cholodny eine Theorie des Phototropismus. Wie Went nahm Cholodny (1927), S. 608 an, „daß die Menge dieser [wachstumsfördernden] Stoffe sich infolge der einseitigen Belichtung an der Hinterseite (Schatten-seite) der Koleoptilstitze vermehrt. Indem sie nun von hier aus auf der Hinterseite des Koleoptilstumpfes herabwandern, sollen sie dort eine Wachstumsbeschleunigung und dementsprechend eine positive phototropische Krümmung des ganzen Organs hervorrufen.“

<sup>53</sup> F. A. F. C. Went (1930), S. 643.

<sup>54</sup> F. W. Went (1928), S. 58.

dieser Substanzen noch nichts sagen könne. Die Mengen, die sich in den Spitzen der Keimlinge befinden, seien so gering, dass eine chemische Analyse bisher nicht möglich sei.<sup>55</sup>

Dass er die Aufklärung der chemischen Zusammensetzung des Wuchsstoffs als Desiderat betrachtete, daran ließ Professor Went keinen Zweifel.<sup>56</sup> Sein Sohn habe eine Studie zu diesem Zweck begonnen.<sup>57</sup> Dieser konnte sich nur eine Strategie vorstellen, um Näheres über die chemische Natur des Wuchsstoffs zu erfahren: die Prüfung der Wirkung aller organischen Substanzen, deren Molekulargewicht zwischen 300 und 400 liegt und deren Bildung in der Koleoptilspitze plausibel ist.<sup>58</sup> Frits Went beabsichtigte Ende der 1920er-Jahre also, den Wuchsstoff über seine physiologische Wirkung zu identifizieren. Diejenige organische Substanz, die in dekapitierten Haferkoleoptilen Wachstum auszulösen vermochte, wäre als der gesuchte Wuchsstoff aufzufassen. Diese Methode der Stoffidentifizierung über deren Wirkung wurde von anderen Botanikern abgesegnet. Boysen Jensen zum Beispiel meinte, der „Nachweis der Hormone“ lasse sich „nur durch Wachstumsveränderungen [...] in dem Basalteil der Coleoptile führen.“<sup>59</sup>

#### 4.2.3 Aufklärung des Mechanismus der Zellstreckung

Um 1930 galt die Existenz eines wachstumsfördernden chemischen Stoffes als gesichert. Seine genaue Natur und Wirkungsweise waren aber noch im Dunkeln. Wie kam es, dass sich Dolk und Thimann sowie Kögl und Professor Went entschieden, sich dieses Problems anzunehmen? Dolk und Thimann schrieben in ihrem ersten gemeinsamen Artikel, die Kenntnis der chemischen Struktur des Wuchsstoffs sei unbedingt nötig, um den Mechanismus seiner Wirkung aufdecken zu können.<sup>60</sup> Sie verwiesen

<sup>55</sup> F. A. F. C. Went (1930), S. 638.

<sup>56</sup> F. A. F. C. Went (1930), S. 643.

<sup>57</sup> Unter niederländischen Botanikern war es Tradition, nach der Promotion einige Jahre in der damaligen Kolonie Niederländisch-Indien zu forschen. Frits Went lebte von Ende 1927 bis 1933 mit seiner Familie auf Java und arbeitete im Königlichen Botanischen Garten in Buitenzorg (heute Bogor). Der vormals von Melchior Treub geleitete Garten war ein „Mecca of botanists the world over“. Peirce (1936), S. 220. Zu Treub siehe Wille (2015).

<sup>58</sup> F. W. Went (1928), S. 59. Das Molekulargewicht des Wuchsstoffs von  $M = 376$  hatte er aus dessen Diffusionskoeffizienten von  $D = 0,36$  abgeleitet (S. 55). Später erinnerte sich Went (1974), S. 4–5 an Diskussionen mit Mitstudent\*innen, die seinen „mechanistischen Ansatz“ nicht teilten: „I well remember endless discussions with some fellow students on why the growth-promoting principle of the oat coleoptile was not a spirit and weightless, ghostly and immaterial. It induced me to measure the diffusion constant of this ‚spirit‘, which indicated that auxin had a molecular weight ranging between 300 and 400, which made it impossible to classify it as a ‚spirit.“

<sup>59</sup> Boysen Jensen (1928), S. 437.

<sup>60</sup> Dolk/Thimann (1932), S. 30–31: „In order to get a better idea of the mechanism of its [the growth substance’s] action, further knowledge about its chemical structure is necessary, and the following study is therefore a first attempt to establish the chemical nature of the substance.“

dabei auf die Arbeiten von Antonius Nicolaas Johannes Heyn, der von 1928 bis 1931 als Doktorand bei Professor Went der Frage nachgegangen war, auf welchen Faktor des Wachstumsprozesses der Wuchsstoff einwirkt. Heyn war zum Schluss gelangt, dass sich beim „Wachstumsvorgang der Koleoptile von *Avena sativa* [...] primär die plastische Dehnbarkeit der Zellmembran“ ändert und es der Wuchsstoff ist, der diese Veränderung bewirkt.<sup>61</sup>

Nach einem klassischen von Julius Sachs präsentierten Schema der Zellstreckung wird in einer Zelle, bei der der Druck des Zellsafts auf die Zellwand maximal ist, „die Haut gedehnt und infolgedessen [werden] neue Zellhautteilchen in die so entstandenen Interstitien eingelagert“.<sup>62</sup> Unklar war, wie genau die Dehnung der Zellwand zustande kommt. Bezüglich des „Mechanismus des Zellhautwachstums“ gab es zwei Hypothesen: „Entweder soll die Kraft für die Flächenvergrößerung durch den Turgor oder durch die Einlagerung von festen resp. flüssigen Stoffen in die Zellwand geliefert werden.“<sup>63</sup> Nach der Postulierung des Wuchsstoffs standen die beiden Szenarien als mögliche Folgen der Wuchsstoffaktivität weiterhin zur Diskussion: „Einmal könnten die Hormone unmittelbar die Dehnbarkeit der Zellwände erhöhen, indem sie erweichend auf die Wände wirkten.“<sup>64</sup> Für diese Option hatte sich Frits Went 1928 ausgesprochen.<sup>65</sup> Für den deutschen Botaniker Hans Söding war indes auch denkbar, „daß die Hormone nur mittelbar, unter Vermittlung des lebenden Protoplasten, die Dehnbarkeit der Zellwände beeinflussen“.<sup>66</sup>

Die Frage, ob die erhöhte Dehnbarkeit der Zellwand Ursache oder Folge des Wachstums ist, entschied Heyn anhand von Experimenten mit Haferkoleoptilen. Bei der Hälfte der Koleoptilen stoppte er die Wasserzufuhr und verhinderte so die tatsächliche Dehnung der Zellen im Basalteil. Er unterbrach den Mechanismus der Zellstreckung damit an der Stelle, von der er meinte, dass sie die zweitletzte Phase vor der eigentlichen Streckung darstellt. Auf diese Weise glaubte er, zwischen Ursachen

61 Heyn (1931), S. 113, 116. Rede man vom „Wachstum schlechthin“, meine man in der Regel den Vorgang der Zellstreckung, erklärte Professor Went (1931b), S. 261. Tatsächlich umfasse das Wachstum bei allen Pflanzen drei Stadien: „a) Zellteilung, wobei eine nur sehr geringe Volumenvergrößerung stattfindet, b) Zellstreckung, wobei die endgültige Länge erreicht wird, c) innere Differenzierung, wobei ohne Volumenvergrößerung des ganzen Organes die innere definitive Ausbildung stattfindet“ (S. 257).

62 F.A.F.C. Went (1931b), S. 259. Sachs' (1870) Schema beschrieb Heyn (1931), S. 116 so: „Das Wachstum beruht auf einer Einlagerung fester Teilchen zwischen den bereits vorhandenen. Damit ein neues Teilchen sich bildet, muss die Entfernung der umliegenden eine gewisse Grenze überschreiten, sonst ist sozusagen kein Raum für seine Bildung da. Die hauptsächlichste Ursache des Wachstums ist diejenige, welche die Entfernung der bestehenden Zellhautmolekeln zu einer solchen macht, dass neue feste Teilchen sich zwischen sie ablagern können.“

63 Lepeschkin (1907), S. 60.

64 Söding (1931), S. 148.

65 Die Zellwand wird, so nahm Frits Went (1928), S. 88 an, durch den Turgor der Zellen irreversibel vergrößert.

66 Söding (1931), S. 148. Es sei denkbar, dass die Stoffe „das Intussuszeptionswachstum der Zellwände fördern und dieses die erhöhte Dehnbarkeit als eine Folgeerscheinung hervorruft“.

und Folgen der Zellstreckung differenzieren zu können.<sup>67</sup> So kam Heyn zum Schluss, dass die plastische, irreversible Dehnbarkeit die Eigenschaft der Zellwand ist, „die vom Wuchsstoff direkt beeinflusst“ wird.<sup>68</sup>

Heyns Doktorarbeit illustriert, was man in der Pflanzenphysiologie um 1930 unter der Suche nach dem Mechanismus der Zellstreckung verstand, nämlich die Aufklärung der durch den Wuchsstoff ausgelösten kausalen Vorgänge, infolge derer die Pflanzenzelle ihr Volumen vergrößert.<sup>69</sup> Dazu führte Heyn Versuche durch, wie sie laut den *New Mechanists* für die mechanistische Forschung typisch sind.<sup>70</sup> Er prüfte die kausale Relevanz des noch nicht genauer identifizierten, aus den Spitzen von Mais- und Haferkoleoptilen in Agar aufgefängenen Wuchsstoffs für die Eigenschaften der Zellwand. Ziel seiner Experimente war es herauszufinden, welche Entitätseigenschaften durch die Wirkung des Wuchsstoffs verändert werden.

---

**67** Alles, was nach der Zugabe von Wuchsstoff und vor der tatsächlichen Streckung passiert, gehörte zu den Ursachen der Zellstreckung. Alle Variablen, die sich hingegen erst nach (und durch) die zusätzliche Wasseraufnahme veränderten, sind Folgen des Wachstums. Heyn (1931), S. 147–148 erklärte: „Werden dabei die anderen Phasen des Wachstumsprozesses (mit Ausnahme der Verlängerung also) durchlaufen, so ist dies daran zu erkennen, dass die in dieser Zeit veränderten Faktoren, welche Ursache des Wachstums sind, dann ein stärkeres Wachstum bewirken, wenn die Möglichkeit zur Verlängerung wieder hergestellt wird. [...] Tritt andererseits später eine solche stärkere Verlängerung auf und haben sich dabei bestimmte Eigenschaften *nicht verändert*, so sind diese Eigenschaften eben *nicht* als Ursache des Wachstums anzusehen.“ Hervorhebungen im Original. Zwei Jahre später wiederholte Heyn (1933), S. 78–79: „By applying the substance which promotes elongation and simultaneously preventing the cell from elongation, it proved to be possible to concentrate on the first phases of the process of cell elongation without added complication due to the actual elongation. Hence it was possible to distinguish between causes and effects of elongation, which had always been the greatest difficulty in the analysis of growth. On the other hand in this way data were obtained concerning the mechanism of the action of the hormone. It could be proved, that the hormone regulates growth by influencing the properties of the cell wall.“

**68** Heyn (1931), S. 116. Die plastische Dehnbarkeit ändere sich schon vor der Wasseraufnahme. Die Erhöhung der elastischen, reversiblen Dehnbarkeit der Zellwand sei hingegen eine Folge des Wachstums. Es bestehe „ein deutlicher Unterschied in der elastischen Dehnbarkeit zwischen Koleoptilen, die nach Dekapitation wachsen und solchen, die danach nicht wachsen“, weil kein Wasser zur Verfügung stand. Da die Wuchsstoffmenge in beiden Gruppen dieselbe war, schloss Heyn, die „Unterschiede in der elastischen Dehnbarkeit müssen also eine Folge des Wachstums sein“ (S. 176). Um die plastische und elastische Dehnbarkeit von Haferkoleoptilen zu messen, plasmolysierte Heyn diese und brachte sie in eine horizontale Lage. Auf das freie Ende setzt er kleine 2–10 g schwere Reiterchen. Die durch das Gewicht der Reiterchen ausgelöste Krümmung der Koleoptilen betrachtete Heyn als Maß für die elastische Dehnung. Eine Krümmung, die nach dem Entfernen der Reiterchen noch bestand, erachtete er als Resultat der plastischen Dehnung. Siehe dazu Schürch (2017). Auch das Ende des Vorgangs der Zellstreckung beschrieb Heyn (S. 225): „Mit dem Stattfinden von plastischer Dehnung wird die plastische Dehnbarkeit herabgesetzt. Die physikalische Tatsache stellt also der Überdehnung eine Grenze (wenn keine weitere Wuchsstoffwirkung stattfindet).“

**69** Bei F. A. F. C. Went (1931b), S. 296 ist entsprechend die Rede von „kausal physiologische[n] Fragen“.

**70** Craver/Darden (2013), S. 120: „Experiments that test for causal relevance test whether a given entity, property, activity, or organizational feature makes a difference to what happens at a later stage in the mechanism.“

Ebenfalls charakteristisch für die mechanistische Forschung ist laut dem *New Mechanism* das Nachdenken über *activity-enabling properties* von Entitäten. Entitäten verfügen über eine Reihe von Eigenschaften. Einige dieser Eigenschaften sind relevant für die Ausübung bestimmter Aktivitäten.<sup>71</sup> Wir haben bereits gesehen, dass Professor Went einen Zusammenhang zwischen der chemischen Natur und der Aktivität der Wuchsstoffe vermutete. Auch Söding hatte 1925 beides in einem Atemzug genannt, als er meinte, noch sei es unmöglich, Vermutungen aufzustellen „über die chemische Natur oder die Wirkungsweise der Hormone“.<sup>72</sup> Dass zwischen den chemischen Eigenschaften eines Stoffs und seiner Aktivität eine enge Verbindung besteht, glaubte auch die Botanikerin Elisabeth Seubert. Sie hatte beobachtet, dass chemisch ganz unterschiedliche Stoffe die Zellstreckung fördern, und vermutet, dass diese ungleichen chemischen Stoffe auf unterschiedliche Weise wirken.<sup>73</sup> Sie hielt es für unwahrscheinlich, dass Stoffen mit unterschiedlichen chemischen Eigenschaften dieselbe Aktivität zukommt. Analoge Wirkungsweise impliziert ähnliche Struktur, so die Annahme. Ähnlich hatte sich Stark geäußert. Die beobachtete Staffelung der Wirksamkeit verschiedener wachstumsfördernder Stoffe führte er „auf eine entsprechende Staffelung der chemischen Konstitution der Reizstoffe“ zurück.<sup>74</sup> Entsprechend erhoffte er sich von der Kenntnis der chemischen Eigenschaften der Wuchsstoffe Hinweise auf deren Wirkung. Die Isolierung der Stoffe sei ein absolutes Desiderat: „Das Experimentum crucis schließlich wäre natürlich chemische Isolierung, eine Aufgabe, für die überhaupt noch keinerlei Fundament vorhanden ist und deren Lösung zum Dringendsten gehört, dem die Forschung sich zuzuwenden hat.“<sup>75</sup> 1927 schien die Isolierung des Wuchsstoffs noch außer Reichweite. Sie galt aber als zentrales Anliegen der Pflanzenphysiologie. Einerseits hoffte man, dass die Eigenschaften des Stoffs seine Aktivität erklären würden. Andererseits wurde der isolierte Stoff benötigt, um seinen Einfluss auf Vorgänge in der Pflanzenzelle normgerecht aufdecken zu können, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden.

---

71 Craver/Darden (2013), S. 16. Hopkins (1901), S. 1 formulierte eine analoge Annahme: „Clearly some special stamp or character is necessary to bring a substance across the threshold of activity; and it is a reasonable expectation that this character will determine also the sphere and quality of the action.“

72 Söding (1925), S. 603.

73 Seubert (1925), S. 87: „Die Stoffe und Stoffgemische, die als Wachstumsregulatoren erkannt wurden, sind chemisch untereinander derartig verschieden, daß man unmöglich annehmen darf, ihre primäre physiologische Wirkung könne die gleiche sein.“

74 Stark (1927), S. 88.

75 Stark (1927), S. 91.

#### 4.2.4 Konstante Bedingungen und präzise Messungen

Die „Methodik der Pflanzenphysiologie“ sei „die experimentelle“, erklärte Professor Went in seinem *Lehrbuch der Allgemeinen Botanik*.<sup>76</sup> Man komme „mit der Analyse überhaupt nicht weiter, solange man keine Experimente, wobei man die Bedingungen genau in der Hand hat, anstellt“.<sup>77</sup> Bei der Durchführung von Experimenten müsse man Folgendes beachten:

Wenn man den Einfluß irgendeines Faktors auf einen Lebensprozeß untersuchen will, so scheint dies verhältnismäßig einfach zu sein. Man braucht ja nur alle anderen Faktoren konstant zu halten, nur den einen wechseln zu lassen und dann das Ergebnis abzuwarten.<sup>78</sup>

Die Forderung, möglichst alle Versuchsbedingungen unverändert zu halten und nur den zu testenden Faktor zu variieren, finden wir auch bei anderen Autoren. So mahnte Pringsheim 1929, man solle bei der Durchführung physiologischer Experimente „nach Möglichkeit nur einen Faktor [...] variieren“. Dass die Wirkung der untersuchten Faktoren im Lebewesen „oft kaum erkennbar“ sei, erschwere das Experimentieren wesentlich.<sup>79</sup> Umso wichtiger sei der Gebrauch exakter Instrumente wie in der Physik und der Chemie.<sup>80</sup> Pflanzenphysiologische Institute sollten „mit allen modernen Hilfsmitteln ausgestattet sein“, „damit Temperatur, Feuchtigkeitsverhältnisse, Licht usw. absolut konstant reguliert werden können“.<sup>81</sup> Ein amerikanischer Pflanzenphysiologe hob 1917 die Bedeutung gleichbleibender Versuchsbedingungen in guten pflanzenphysiologischen Experimenten hervor, es dürften sowohl die Umweltbedingungen als auch die Pflanzen selbst möglichst wenig variieren.<sup>82</sup> Professor Went warf ein, dass „das Material, mit dem experimentiert wird, die lebende Pflanze, nicht genügend konstant zu erhalten“ sei. Folglich werde die Biologie wohl nie die Exaktheit von Physik und Chemie erreichen. Man sei dem Ideal aber schon deutlich nähergekommen.

Inzwischen ist das dennoch viel mehr möglich als früher gedacht wurde, wenn man nur mit reinem Material, also mit reinen Linien arbeitet, und wenn man die Bedingungen, unter denen die Pflanzen gezogen werden, wirklich vollkommen konstant hält. Dabei wird

<sup>76</sup> F.A.F.C. Went (1933b), S. 137.

<sup>77</sup> F.A.F.C. Went (1931b), S. 317.

<sup>78</sup> F.A.F.C. Went (1933b), S. 137.

<sup>79</sup> Pringsheim (1929), S. 948.

<sup>80</sup> F.A.F.C. Went (1930), S. 633: „[L]a physiologie des plantes doit se servir de méthodes, qui dans leur exactitude tâchent de suivre la physique et la chimie.“

<sup>81</sup> F.A.F.C. Went (1931b), S. 322.

<sup>82</sup> Livingston (1917), S. 11: „Our experimentation is of relatively little value, and we may know that it will soon be all to do over again, so long as we do not attend to the aerial environment of our experimental plants as thoroughly as we do to the nutrient media and the internal conditions as represented by pure strains, similar seeds, and so forth.“



dann ganz besonders auf Konstanz der Temperatur, der Feuchtigkeitsverhältnisse und des Lichtes geachtet werden müssen.<sup>83</sup>

Frits Went hatte sich, als er den Einfluss des Wuchsstoffs auf das Wachstum untersuchte, bemüht, alle anderen für das Wachstum relevanten Faktoren zu kontrollieren. Als Versuchsobjekte verwendete er Keimlinge von *Avena sativa* aus derselben Ernte von Svalövs „Siegeshafer“.<sup>84</sup> Diese zog er unter identischen klimatischen Bedingungen im Dunkelraum im Keller des Botanischen Laboratoriums.<sup>85</sup> Trotzdem unterschied sich das Wachstum der einzelnen Pflänzchen erheblich. Deshalb arbeitete er mit einer großen Anzahl von Versuchsobjekten. Ein Versuch mit 72 Pflänzchen, denen dieselbe Wuchsstoffmenge zugeführt wurde, ergab Krümmungen, die sich durch eine Binomialverteilung beschreiben ließen (Abb. 4.8). Diese „typische Verteilung“ belege die „physiologische Einheitlichkeit des Materials“, argumentierte Went.<sup>86</sup> Durch eine hinreichend hohe Anzahl von Versuchspflanzen lasse sich das Problem der Variation in den Griff kriegen.<sup>87</sup>

Die Einheitlichkeit des Versuchsmaterials wollte auch Dolk in Pasadena sicherstellen. Das lässt sich anhand seiner Baupläne und Warenbestellungen aus dem Jahr 1930 verfolgen: Das Saatgut der Firma Svalöf war eine der ersten Ressourcen, um die er sich nach seiner Ankunft in Pasadena kümmerte.<sup>88</sup> Die Samen erreichten Pasadena Ende Juli, und Dolk versicherte dem Absender: „It helps me indeed a great deal that I am able to work with the same pure line I used to use in Utrecht.“<sup>89</sup> Außerdem begann Dolk mit der Planung seines eigenen kleinen Labors. In einem Brief an Morgan erklärte er, das Equipment umfasse ein „relais for the temperatur[e] and humidity controls, the fans for the ventilation of the rooms, the battery for the low voltage for the control“.<sup>90</sup>

<sup>83</sup> F. A. F. C. Went (1931b), S. 173–174.

<sup>84</sup> F. W. Went (1928), S. 14. Zur experimentellen Saatzuchtanstalt in Svalöf siehe Müller-Wille (2008).

<sup>85</sup> F. W. Went (1974), S. 4 meinte viele Jahre später: „Perhaps most important in my father’s laboratory were the availability of experimental techniques and material, the controlled temperature and controlled humidity chambers, and the oat coleoptile.“ Das Labor seines Vaters sei ein „model of a modern botanical installation“ gewesen (S. 2).

<sup>86</sup> F. W. Went (1928), S. 28.

<sup>87</sup> Das Problem trieb bereits F. A. F. C. Went (1909), S. 233 um: „[T]he oats seedlings are of course subject to individual variations, which could only be eliminated by making for each determination a long series of experiments.“ Paál (1919), S. 406 hatte Boysen Jensen dafür kritisiert, dass „die Exemplare, an welchen er seine Beobachtungen ausgeführt hatte, nicht zahlreich genug“ waren.

<sup>88</sup> Akermann von Svalöv schrieb Dolk am 28. Juni 1930: „I have sent you 2 K. G. Siegeshafer of the same pure line I used to send to Utrecht.“ Thimann Papers, Box 51, Ordner 9, UCSCA Santa Cruz.

<sup>89</sup> Dolk an Akermann, 31. Juli 1930, ebd. Außerdem hatte er sich von der Division of Agronomy and Plant Genetics der University of Minnesota und der Connecticut Agricultural Experiment Station Proben dreier Hafervarietäten schicken lassen.

<sup>90</sup> Dolk an Morgan, 23. August 1930. Bald nach seiner Ankunft in Pasadena kümmerte sich Dolk außerdem um die Anschaffung einschlägiger Literatur. Er orderte die neu erschienenen Werke *Die Stoffbewegung in der*

Krümmungswinkel . . .	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°
Anzahl der Pflanzen . .	0	3	6	8	12	12	10	8	8	4	0	1
Berechnete Anzahl . . .	1	2.5	5	8	11	12.5	12	9	6	3	1.5	0

**Abb. 4.8** Tabelle aus F.W. Went (1928), S. 28 mit der Anzahl der Pflanzen, die einen bestimmten Krümmungswinkel ausbildeten und den für die binomiale Verteilung berechneten Zahlen.

In Utrecht wie in Pasadena achteten die Pflanzenphysiologen also darauf, möglichst alle Faktoren, die das Wachstum der Koleoptilen beeinflussen könnten, konstant zu halten. Am Caltech wurde die dazu benötigte Infrastruktur neu errichtet. Die Räumlichkeiten sollten jenen entsprechen, die Professor Went einige Jahre zuvor im Keller seines Instituts hatte bauen lassen. Die Räume in Utrecht waren mit einer Thermo- und Hygroregulation und Ventilation ausgestattet.<sup>91</sup> Das Klima konstant zu halten war deshalb entscheidend, weil die Forscher\*innen die Krümmung der Koleoptilen als „quantitatives Mass für die Menge des Wuchsstoffes“ betrachteten.<sup>92</sup> Diese Beziehung war zentral für das von ihnen gewählte Verfahren zur Isolierung des Wuchsstoffs. Diese Isolierung war nötig, um die Rolle des Wuchsstoffs im Mechanismus der Zellstreckung genauer ermitteln zu können und, so Boysen Jensens Mitarbeiter Niels Nielsen, „um die Einwirkung anderer Faktoren auszuschließen“.<sup>93</sup> Solange der Wuchsstoff nicht isoliert sei, bleibe unklar, ob ein Effekt dem Stoff zugeschrieben werden könne oder von Begleitstoffen hervorgerufen werde. Noch seien die „Kenntnisse von den Wuchsstoffen selbst und von der Art und Weise, wie sie die Pflanzen beeinflussen [...] mangelhaft“. Nur über Experimente mit reinen Wuchsstoffen könne die „Aufhellung verschiedener physiologischer Probleme“ gelingen.<sup>94</sup>

*Pflanze* von Ernst Münch und *An Elementary Course in General Physiology* von G. W. Scarth und F. E. Lloyd sowie die *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, *Zeitschrift für Botanik* und die *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*. Siehe dazu Dolks Briefe an John Wiley and Sons, 3. Juli 1930; an den Wetenschappelijke Boekhandel, 10. Oktober 1930; an die Firma W. Junk, 2. Oktober 1930; sowie den Brief des Wetenschappelijke Boekhandels an Dolk, 2. August 1930; alle in den Thimann Papers, Box 51, Ordner 9, UCSCA Santa Cruz.

<sup>91</sup> F. W. Went (1928), S. 10. Der klimakontrollierte Dunkelraum wurde 1927 fertiggestellt, vgl. Manuskript zu den Biologischen Wissenschaften der Universität Utrecht, Archive 79, NMB Leiden.

<sup>92</sup> F. W. Went (1928), S. 33.

<sup>93</sup> Nielsen (1930), S. 129.

<sup>94</sup> Nielsen (1930), S. 198–129. Denselben Gedanken hatte Abel (1927), S. 344 mit Blick auf Hormone formuliert: „[T]he isolation of a hormone as a chemical individual gives to the biochemist and physiologist a cleaner approach for the solution of their problems than when they are compelled to use mixtures of unknown composition.“

#### 4.2.5 Naturstoffforschung und Hormone

Worin bestand für die (Bio-)Chemiker Kögl und Thimann der Reiz, den pflanzlichen Wuchsstoff zu studieren? Hinweise auf die Ziele und methodologischen Vorstellungen Kögls liefert dessen Antrittsrede vom 27. Oktober 1930 mit dem Titel „Wege und Ziele der Naturstoffforschung“.<sup>95</sup> Diesem Feld hatte Kögl sich schon vor seiner Ankunft in Utrecht verschrieben.<sup>96</sup> In seiner Rede betonte er nun, es sei wichtig, „über die Grenzen des eigenen Fachgebietes hinauszuschauen“. Das gelte für die Biologie und Chemie, von denen „keine [...] ohne die andere auskommt“, und ganz besonders für die Naturstoffforschung.<sup>97</sup> Deren Ziel sei die Isolierung, Analyse und schließlich die Synthese chemischer Stoffe des Tier- und Pflanzenreichs. Dabei seien die meisten der Stoffe, die sich leicht in größeren Mengen beschaffen ließen, inzwischen analysiert und häufig auch synthetisiert.<sup>98</sup> Für die jüngste Entwicklung des Feldes besonders wichtig seien die Arbeiten über Hormone, Vitamine und Enzyme. Hierbei sei die Naturstoffforschung auf die Biologie und Medizin angewiesen. Denn anders als zum Beispiel Pigmente seien diese Stoffe äußerlich nicht sichtbar. Ihre Existenz verrate sich „zunächst nur durch die ausserordentlichen Wirkungen [...], welche sie schon in kleinsten Konzentrationen entfalten“.<sup>99</sup> In der Medizin und Biologie werde die Existenz dieser Stoffe etabliert:

Der Mediziner und der Biologe entdeckt z. B. die Existenz eines Hormons oder eines Vitamins durch die Erscheinungen, die der Ausfall dieser Prinzipien im Organismus verursacht. Der stoffliche Charakter wird dadurch bewiesen, dass die Einführung entsprechender Extrakte die Ausfallerscheinungen behebt.<sup>100</sup>

---

**95** Kögl wurde die Stelle Ende 1929 angetragen, wie er Leopold Ružička am 11. Dezember 1929 schrieb. Bei Ružička, durch dessen Rückkehr nach Zürich die Stelle erst frei geworden war, erkundigte er sich nach den Verhältnissen vor Ort. NL Ružička, Hs 1190, 449, ETHA Zürich. Die Ernennung Kögls zum ordentlichen Professor erfolgte am 15. August 1930. Einen Monat später bezog er das Organisch-chemische Laboratorium der Rijks-Universität, wie aus Kögls Brief an Ružička vom 16. September 1930 hervorgeht. Ebd., 455.

**96** Seine erste Assistenzstelle hatte er 1920 bei Heinrich Otto Wieland an der Technischen Hochschule München erhalten, wo er im darauffolgenden Jahr promoviert wurde. Wieland wird neben Emil Fischer und Richard Willstätter der v. Baeyer-Schule zugerechnet, unter deren Einfluss sich die neue Forschungsrichtung der Naturstoffchemie in der Zwischenkriegszeit rasch etablierte. Deichmann (2008), S. 102. Nach sechs Jahren als Assistent bei Hans Fischer und Privatdozent für Organische Chemie an der Technischen Hochschule München wechselte Kögl 1926 an die Universität Göttingen. Dort leitete er die Organische und Biochemische Abteilung und hielt „eine sehr gut besuchte Vorlesung über die Chemie der Naturstoffe“. Karlson (1990), S. 36.

**97** Kögl (1931), S. 83 und 91.

**98** Kögl (1931), S. 77 und 79. Kögl würdigte an dieser Stelle die Arbeiten seines Amtsvorgängers in Utrecht, Ružička, über Sesquiterpene, jene Walter Hückels zum Cholesterin, die Forschung seiner ehemaligen Vorgesetzten Adolf Windaus und Heinrich Wieland zu Sterinen und Gallensäuren, Hans Fischers Strukturaufklärung des Hämins und die Studien Paul Karrers, Richard Kuhns und László Zechmeisters zu Carotinoiden.

**99** Kögl (1931), S. 82.

**100** Kögl (1931), S. 83.

Kögl war also mit dem Ziel nach Utrecht gekommen, Vitamine, Enzyme oder Hormone zu erforschen. Er hatte eine klare Vorstellung davon, wie Expert\*innen aus Biologie und Chemie bei dieser Art von Forschung kooperieren mussten. Von einem das Pflanzenwachstum fördernden Stoff hatte er vor seiner Ankunft in Utrecht wohl noch nie gehört. Aber er erkannte schnell, dass Frits Went, ohne es zu wissen, die Existenz des Stoffs auf die für die Naturstoffforschung notwendige Weise nachgewiesen hatte. Went hatte gezeigt, dass dekapitierte Koeoptilen ohne Wuchsstoff nicht wachsen und dass diese „Ausfallerscheinung“ behoben werden kann, indem den Pflänzchen aus Koeoptilspitzen abgefangener Wuchsstoff zugeführt wird.

Um ein Hormon isolieren zu können, mussten laut Kögl noch zwei weitere Bedingungen erfüllt sein. Erstens seien Chemiker\*innen auf ein spezifisches, zuverlässiges und leicht durchführbares quantitatives Testverfahren angewiesen. Ein solcher Test zeige die Anwesenheit der zu isolierenden biologisch aktiven Substanz an. Zweitens bräuchten sie hinreichende Mengen an Ausgangsmaterial. Aus diesem gelte es, den Wirkstoff „bei möglichst geringem Verlust an aktiver Substanz durch systematische Entfernung inaktiver Begleitstoffe immer mehr ‚anzureichern‘, bis schliesslich der kristallisierte, reine Stoff vorliegt“.<sup>101</sup> Bei jeder einzelnen chemischen Operation zur Anreicherung des Stoffs komme der physiologische Test zum Tragen. Über diesen werde „nach dem Verbleib der aktiven Substanz gefahndet“. Der wirksame Teil einer Fraktion werde weiter angereichert und der unwirksame Teil weggeschüttet. Nach der Isolierung beginnen die für die Chemie besonders reizvollen Aufgaben, die Konstitutionsermittlung und die Synthese des aktiven Stoffes.<sup>102</sup>

Vitamine, Hormone oder Enzyme ließen sich laut Kögl also nur indirekt nachweisen, über Versuche mit lebenden Organismen.<sup>103</sup> Löse eine Prüfsubstanz die betreffende physiologische Reaktion aus, werde diagnostisch auf die Anwesenheit des Wirkstoffs geschlossen. Diese Arbeitsweise hatte Kögl bei seinen Göttinger Kollegen Adolf Butenandt und Erika von Ziegner mitverfolgen können, die den Allen-Doisy-Test verwendeten, um das weibliche Sexualhormon nachzuweisen.<sup>104</sup> Butenandts Reindarstellung des Follikelhormons 1929 sei der jüngste große Erfolg der Hormonforschung, einem Gebiet mit großem Potenzial: Man dürfe „für die nächsten Jahre mit manchen anderen Fortschritten auf dem Hormongebiet rechnen“.<sup>105</sup> Zur Finanzierung solcher Forschung, die, wenn sie „bis zur Konstitutionsermittlung dieser Stoffe vordringen

101 Kögl (1931), S. 82. Die Reindarstellung von Vitaminen, Hormonen und Enzymen sei besonders anspruchsvoll, weil diese Stoffe im Ausgangsmaterial nur in geringsten Mengen vorliegen.

102 Kögl (1931), S. 77–78.

103 Kögl (1931), S. 82. Kögl spricht hier von Tier-, aber nicht von Pflanzenversuchen.

104 Butenandt/von Ziegner (1929), S. 1. In „Mäuse“- oder „Ratteneinheiten“ maßen sie diejenige Menge, die gerade ausreichte, um die typische Brunstreaktion auszulösen. Diese Technik habe sich „in ihrer einfachen Handhabung als absolut zuverlässiger Führer [erwiesen], um erzielte Anreicherung zu erkennen“ (S. 3–4). Siehe dazu auch Stoff (2012), S. 127–129 und Karlson (1990), S. 36.

105 Kögl (1931), S. 85.

soll, Zehntausende kostet“, sollten sich Kögls Ansicht nach idealerweise mehrere Abteilungen zusammenschließen. Glücklicherweise sei auch die Industrie an solcher Forschung interessiert und stelle in der Regel Ausgangsprodukte zur Verfügung, „von welchen für die Isolierung der Wirkstoffe große Mengen benötigt werden.“<sup>106</sup>

Die zentrale Bedeutung biologischer Tests war in früheren Darstellungen der Naturstoffforschung nicht hervorgehoben worden. So hatte Emil Fischer 1907 zwar die Entdeckung des Hormons Adrenalin erwähnt, von biologischen Tests als Voraussetzung für die Isolierung gewisser Stoffe war aber nicht die Rede.<sup>107</sup> Auch um 1930 war Kögls Darstellung der Hormonforschung noch nicht kanonisiert.<sup>108</sup> Indes stimmte der Chemiker Fritz Laquer mit Kögls Ausführungen überein, dass die chemische Natur von Vitaminen und Hormonen „vielfach noch unbekannt“ sei. Ihre Anwesenheit könne daher „oft nur mittelbar erschlossen werden, entweder aus den krankhaften Störungen, die ihr zufälliger Mangel bei Menschen und Tieren hervorruft, oder aus entsprechend angestellten Laboratoriumsexperimenten.“<sup>109</sup> Bereits an der 41. Hauptversammlung des Vereins Deutscher Chemiker 1928 hatte Laquer hervorgehoben, dass die chemisch-physiologische Forschung „nur an der Hand eines geeigneten Testobjektes“ in der Lage ist, „Hormone [...] zu gewinnen.“<sup>110</sup> Das Vorliegen eines geeigneten Tests sei die „entscheidende Vorbedingung für die biochemische Bearbeitung eines Hormons“. Unter einem geeigneten Test verstand er ein „leicht zu handhabendes Reagens, das in verhältnismäßig kurzer Zeit den Nachweis gestattet, ob in einer [...] Fraktion das gesuchte Hormon enthalten ist oder nicht“. Die Bedeutung der für die Tests nötigen biologischen Objekte unterstrich Laquer in seiner „Archimedesforderung der Hormonforschung“: „Gib mir ein Testobjekt! – und man kann hoffnungsvoll mit der chemischen Bearbeitung eines Hormons beginnen.“<sup>111</sup>

Ohne dieses in der Hormonforschung verbreitete Konzept des physiologischen Tests zu kennen, hatte Frits Went einen solchen entwickelt: Im *Avena*-Test ließen sich Substanzen auf ihre wachstumsfördernde Wirkung prüfen. Das Utrechter Botanische Laboratorium bot die dazu notwendige Infrastruktur und Mitarbeiter\*innen, die in

<sup>106</sup> Kögl (1931), S. 83.

<sup>107</sup> Fischer (1908), S. 26.

<sup>108</sup> Das zeigt ein Blick in Julius Schmidts *Lehrbuch der organischen Chemie*, das 1929 in einer vierten, überarbeiteten Auflage erschien. Ein Kapitel zur Hormonforschung sucht man darin vergeblich. Selbst der Begriff „Hormon“ taucht in dem 850 Seiten umfassenden Werk nur ein einziges Mal auf, in einem Absatz über Amine: Diese scheinen, so Schmidt (1929), S. 155, „in kleinen Mengen erzeugt zu werden und als ‚Hormone‘ bei der Auslösung und Regulierung biologischer Prozesse [...] von Bedeutung zu sein“.

<sup>109</sup> Laquer (1930), S. 97.

<sup>110</sup> Laquer (1928), S. 1030. Den „im theoretischen Sinne idealen Vorgang“ der Hormonforschung beschrieb Laquer so: Zunächst werde bewiesen, dass eine Drüse spezifische Stoffe ans Blut abgibt, die im Körperinnern wichtige Aufgaben erfüllen. Anschließend folge der physiologische Test.

<sup>111</sup> Laquer (1928), S. 1029. Die physiologischen Verfahren seien zwar ungenauer, dafür aber empfindlicher und spezifischer als physico-chemische Methoden und beim praktischen Arbeiten mit Hormonen oder Vitaminen unentbehrlich.

der Durchführung des Tests geübt waren. Der Test war außerdem quantitativ, wie Professor Went auf dem Botanikerkongress in Cambridge im August 1930 betonte.<sup>112</sup> Ähnlich wie bei Hechts Experimenten mit *Ciona* galt das auf der Makroebene sichtbare Verhalten des Versuchsobjekts (das Wachsen der Koleoptile) als Hinweis auf chemische Vorgänge auf der Mikroebene (die Wirkung des Wuchsstoffs auf die Zellwand).

Es ist unklar, wie weit Kögls Entscheidung, mit Wents Gruppe zu kooperieren, zum Zeitpunkt seiner Antrittsrede schon gereift war. Konkrete Pläne für seine zukünftige Forschung in Utrecht präsentierte er an dem Abend noch nicht. Allerdings erwähnte er im Zusammenhang mit der für die Hormonforschung in der Biologie oder Medizin zu leistenden Vorarbeit die Utrechter Studien zum Pflanzenwuchsstoff.<sup>113</sup> Ganz und gar unbestritten war zu der Zeit die allgemeine Relevanz der Hormonforschung.<sup>114</sup> Der amerikanische Biochemiker John J. Abel schrieb 1927:

It is a proper aim of the scientist, a mandate even, if I may say so, is laid upon him, wherever it is humanly possible, to isolate and to identify the elusive and indispensable hormones from their complicated mixtures [...] in which nature presents them.<sup>115</sup>

Abel hatte 1897 das Nebennierenhormon Adrenalin und 1926 Insulin isoliert. Danach arbeitete er an der Isolierung des Hypophysenhormons.<sup>116</sup> Seinem damaligem Assistenten Joseph Koepfli zufolge wurde um 1930 in vielen Laboren in Deutschland, England und der Schweiz an Hormonen geforscht.<sup>117</sup>

112 F. A. F. C. Went (1931a), S. 443 erklärte: „Blocks of this agar put laterally on decapitated oat-seedlings give a curvature, which may serve as a measure of the quantity of this substance.“

113 Kögl (1931), S. 83. Im Zuge solcher Vorarbeiten würden nicht nur die Existenz physiologisch aktiver Stoffe entdeckt, sondern auch bereits erste Aussagen über die chemischen Eigenschaften derselben getroffen. So hätten beispielsweise „vor einiger Zeit Kollege Went und seine Schüler bei den glänzenden Arbeiten über pflanzliche Wuchsstoffe“ auf die Molekulargröße dieses Stoffs hingewiesen.

114 Stoff (2012), S. 124 bezeichnet die Jahre von 1920 bis 1935 als „goldene Zeit der Hormonjagd“.

115 Abel (1927), S. 344. Der Bruder von Haberlandts Assistent Ernst G. Pringsheim, Hans H. Pringsheim (1925), S. 1084, schrieb: „Verfolgt man die Entwicklung der organischen Chemie im letzten Dezennium zurück, so zeigt sich, daß der wesentlichste Fortschritt auf diesem Gebiet chemischer Forschung in der wachsenden Erkenntnis des Aufbaus und der Wandlung biologisch wichtiger Naturstoffe zu finden ist.“

116 Hodes (1985), S. 22–23. Abel selbst nannte das Adrenalin „Epinephrin“.

117 Hodes (1985), S. 25. Koepflis Darstellung von Abels Arbeitsprotokoll weist klare Parallelen zu dem von Kögl und Laquer skizzierten Verlauf der Hormonforschung auf: „The raw material was produced for him [...], or somebody would send frozen extracts of pituitary glands, and then he'd work on this, and work on it, and he'd finally get it down. And then he'd precipitate something, and then it would go into dogs or into rabbits or what have you. Then measurements were made in these bio assays, such as they were done in those days.“ Koepfli arbeitete von 1929 bis 1932 als Abels Assistent an der Johns Hopkins University.

#### 4.2.6 Stellenbesetzungspolitik und *General Physiology*

Abel war 1925, also vor Morgan, gebeten worden, am Caltech biochemische Forschung zu installieren.<sup>118</sup> Die Initiative hierzu hatte Arthur A. Noyes ergriffen, der Leiter des Gates Laboratory of Chemistry am Caltech. Der Physikochemiker Noyes wollte die Organische Chemie stärken, insbesondere die Forschung zu physiologisch aktiven Substanzen wie Vitaminen und Hormonen.<sup>119</sup> Abel lehnte das Angebot ab. Die Episode aber zeigt, dass am Caltech führende Wissenschaftler Interesse an Hormonforschung bekundet hatten, noch bevor Morgan und später Dolk in Pasadena eintrafen. Zwei Jahre später erklärte sich Morgan bereit, eine Biologieabteilung aufzubauen.<sup>120</sup> Während er innerhalb kürzester Zeit eine Gruppe von Genetikern rekrutieren konnte, bereitete ihm die Suche nach einem geeigneten Physiologen Mühe.<sup>121</sup> Kurz vor seiner Übersiedelung nach Pasadena traf Morgan im Sommer 1928 in Woods Hole den niederländischen Botaniker und Mikrobiologen Lourens Baas Becking und erzählte ihm von seinen Schwierigkeiten.<sup>122</sup> Baas Becking pries daraufhin Dolk und dessen Fähigkeiten und riet seinem ehemaligen Doktorvater Professor Went, Dolks Bewerbung mit

---

<sup>118</sup> Hodes (1985), S. 20.

<sup>119</sup> Pauling (1938), S. 564. An das General Education Board schrieb Noyes am 19. Januar 1925, S. 7–8: „It is [...] desirable to introduce as soon as possible those branches of biology which have close relations with physics and chemistry.“ Zitiert nach Kohler (1982), S. 319.

<sup>120</sup> „Morgan is without doubt the foremost biologist in the United States, perhaps in the world“, schrieb Millikan am 5. Juli 1927 an Balch. Bonner Papers, Box 21, Ordner „1: Division of Biology – historical information“, Caltech Archives Pasadena. Schon 1923 hatte Millikan in einem Bericht an die Caltech-Kuratoren geschrieben, „progress in biology demands the most intimate cooperation with outstanding departments in physics and chemistry“; Caltech „has no alternative but to permit this atmosphere to bear its logical fruit in the biological sciences also“, ebd.

<sup>121</sup> Kohler (1982), S. 321. Hecht, Crozier und Northrop hatten Morgans Stellenangebote abgelehnt. Hecht schrieb an Crozier an einem „Monday evening“ im März 1928: „My judgement is that your not going with him is a greater disappointment to him than my decision. But he is really so great a fellow that he will bear us no grudge over this thing. When I had to tell it to him he was splendid. You had a really difficult decision to make, more so than I, simply because your stakes were larger. But knowing what a terrible time I had during the three weeks I took to decide, I can imagine how worn out you are now.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S.“, HUA Cambridge. Im selben Brief bat Hecht Crozier, seiner Frau Blanche zur Veröffentlichung ihres Romans *Smiley's haven* zu gratulieren. Dieser war am 10. März 1928 erschienen.

<sup>122</sup> Baas Becking berichtete Went am 18. August 1928 davon, dass der Prager Pflanzenphysiologe Wladimir Wasiljewitsch Lepeschkin Interesse an der Stelle gezeigt habe, dann vor Ort aber einen „allerjämmerlichsten Eindruck“ hinterließ, dass Morgan seinen Antrag ablehnen musste. Archive 79, Ordner „Baas Becking, L. G. M.“, NMB Leiden. An Dr. John C. Merriam von der Carnegie Institution of Washington schrieb Morgan am 17. Oktober 1928: „We are still looking for the physiologists, but find them very difficult to get. Nevertheless, we have two or three leads which I hope will materialize before long.“ Morgan Papers, Box 1, Ordner 5, Caltech Archives Pasadena. Baas Becking hatte 1919 die Doktorprüfung abgelegt, wurde aber erst 1921 promoviert. Dazwischen arbeitete er bei Morgan. 1923 wurde er Professor an der Stanford University und 1928 Direktor des Jacques Loeb Marine Laboratory in Pacific Grove. Zwei Jahre später kehrte er in die Niederlande zurück und wurde Professor für allgemeine Botanik in Leiden. Koningsberger (1963), S. 370–371.

einem Empfehlungsschreiben an Morgan zu unterstützen.<sup>123</sup> Er glaubte, dass Dolk am Caltech unter hervorragenden Bedingungen würde forschen können.<sup>124</sup> Bevor Morgan Dolk verpflichtete, ließ er ihn durch einen seiner Mitarbeiter begutachten.<sup>125</sup> Kurz darauf vernahm Baas Becking von einem anderen ehemaligen Went-Schüler, Victor Koningsberger, dass Dolk große Chancen auf die Stelle hatte:

Morgan told Victor that Dr. Anderson is back in Pasadena with excellent reports about Dolk. Despite the civil service requirements, Victor had the impression that Morgan had decided to appoint him. Of course you will get a letter with more particulars, but I couldn't wait to let you know of his probable appointment.<sup>126</sup>

Warum entschied sich Morgan für den unbekanntenen Botaniker aus Utrecht? Offenbar sah er Parallelen zwischen der Wuchsstoffforschung und seinen früheren Arbeiten zur Regeneration.<sup>127</sup> Vor allem aber wollte Morgan am Caltech Loebs Vision der Allgemeinen Physiologie umsetzen. Die Lichtreaktion war sein wichtigstes Beispiel für ein physiologisches Phänomen, das bei Tieren und Pflanzen durch dasselbe physikochemische Gesetz beschrieben wird.<sup>128</sup> Dolk arbeitete zu diesem vielversprechenden Thema und war zur Arbeit in der Allgemeinen Physiologie bestens qualifiziert.<sup>129</sup> Er hatte eine breite biologische Ausbildung genossen und neben Pflanzenpathologie bei Johanna Westerdijk, Botanik bei Went und August Pulle auch Zoologie bei Hugo Nierstrasz studiert. Außerdem hatte er mehrere Jahre als Assistent in Hermann Jor-

123 Baas Becking an Went, 18. August 1928, Archive 79, Ordner „Baas Becking, L. G. M.“, NMB Leiden. Baas Becking zufolge betrug das Salär 4000 Dollar und für die Einrichtung eines Labors standen 10 000 Dollar zur Verfügung.

124 Ebd. Falls seine Bewerbung erfolgreich sei, lande Dolk am besten Ort für Botanik in den Vereinigten Staaten. Diese Einschätzung wiederholte er in einem weiteren Brief an Went vom 9. Oktober 1928, ebd.

125 Emerson (1979), S. 5: „[Ernest G.] Anderson, instead of coming here when we started, went to Europe [...] and he picked the first plant physiologist we had, Dolk.“

126 Baas Becking an Went, 23. Oktober 1928, Archive 79, Ordner „Baas Becking, L. G. M.“, NMB Leiden. Dolk musste noch Zivildienst leisten, weshalb er die Stelle in Pasadena erst 1930 antreten konnte.

127 Skoog (1994), S. 2. Die Utrechter Botaniker\*innen nahmen an, dass der Wuchsstoff polar transportiert wird und Frits Went war ab 1929 einer wurzelbildenden Substanz auf der Spur. Morgan wiederum hatte in den Jahren 1892 bis 1902 intensiv die Regeneration von Erdwürmern studiert. Skoog meinte: Morgan „was interested in the polar regeneration of head and tail regions, and it is said he had the notion of a tail-forming and head-forming substance“. Zu Morgans Arbeit zum Thema Regeneration, siehe Maienschein (1991; 2016). Emerson (1979), S. 5 erinnerte sich: „It was [Frits] Went's work we were principally interested in, but Went had just gone to Sumatra.“

128 In dem Text, mit dem Morgan (1927b), S. 87 das neue Studienfach im *Bulletin of the California Institute of Technology* ankündigte, steht: „That there are many properties common to the two great branches of the living world is becoming almost daily more manifest, as shown, for example, in the discoveries that the same principles of heredity that obtain among flowering plants apply also to human traits, and that, in their response to light, animals and plants conform to a common law of physics.“

129 An Professor Went schrieb Dolk am 23. Mai 1930 [auf dem Briefkopf steht 1923, wohl ein Tippfehler], er werde für „research work in general physiology“ eingestellt. Archive 79, Ordner „Dolk, Herman“, NMB Leiden.



dans Laboratorium für Vergleichende Physiologie gearbeitet.<sup>130</sup> Er hatte darüber hinaus Kolloidchemiekurse bei Hugo R. Kruyt besucht und in seiner Dissertation einen Artikel des Physikers Reinhold Fürth zitiert. Frits Went beschrieb seinen Freund als „gut ausgebildete[n] Physikochemiker“.<sup>131</sup> Außerdem kam Dolk aus einer Schule, in der auf Parallelen zwischen Vorgängen in der Tier- und Pflanzenwelt hingewiesen wurde.<sup>132</sup> Zuletzt mag es die Einzigartigkeit der Wuchsstoffforschung gewesen sein, die Morgan überzeugt hatte.<sup>133</sup> Mit Dolk holte er Expertise nach Pasadena, die es so nur noch in Utrecht gab. An der Isolierung des weiblichen Sexualhormons arbeiteten im Vergleich dazu Ende der 1920er-Jahre mehrere Gruppen.<sup>134</sup>

Anders als Dolk, der als Assistenzprofessor für Allgemeine Physiologie angestellt wurde, bekam Thimann die Stelle des Instructors für Biochemie zu einem Jahresgehalt von 2000 Dollar – die Hälfte von Dolks Salär. Aufgrund des schlechten Arbeitsmarktes in England nahm er das Angebot dennoch gerne an.<sup>135</sup> Auch Thimann entsprach Morgans Ideal eines interdisziplinär orientierten Forschers. In einem um 1949 verfassten Lebenslauf stellt er seinen Werdegang dar:

During my college training in chemistry at the Royal College of Science, London, I gradually became interested in what I conceived to be the chemistry of living organisms. This was further stimulated by a very good course in botany. On undertaking graduate work, therefore, it was natural to decide on biochemistry, and my Ph.D. was granted for research on the biochemistry of gelatin in 1930.<sup>136</sup>

Sein biologisches Interesse prägte seine Studienwahl: „My purpose in starting in Biochemistry (and in taking an undergraduate degree in Chemistry) was to prepare myself for chemical work with living material later on.“<sup>137</sup> Thimann hatte Kurse in

130 Siehe Dolk (1930), Danksagung.

131 Went gab in einem Brief an Morgan vom 28. Juli 1932 zu bedenken: „I am not such a well-trained physico-chemist as Dolk was.“ Morgan Papers, Box 2, Ordner 2, Caltech Archives Pasadena.

132 So hatte Professor Went (1909), S. 234 Ähnlichkeiten festgestellt zwischen Blaauws Beobachtungen und jenen für das menschliche Auge. Später schrieb Went (1930), S. 643, pflanzenphysiologische Studien könnten womöglich auch die menschliche Physiologie erhellen: „[L]e fonds de la vie est partout le même et il reste donc à espérer que les investigations commencées dans ces dernières dizaines d’années, éclairciront aussi des terrains dans les sciences voisines comme la physiologie humaine.“ Schon Darwin (1880), S. 566 hatte übrigens angemerkt: „[L]ight seems to act on the tissues of plants, almost in the same manner as it does on the nervous system of animals.“

133 Laut Shine/Wrobel (1976), S. 114 wollte Morgan nicht duplizieren, was anderswo bereits vorhanden war, sondern neue Wege in der Forschung und Ausbildung einschlagen.

134 Stoff (2012), S. 127. Zu diesen Gruppen gehörten diejenigen um Doisy in St. Louis, Laquer in Amsterdam, Guy F. Marrian in London, Heinrich Wieland in München und Butenandt in Göttingen.

135 Thimanns Lebenslauf, 22. Juni 1988: „Since there were very few jobs in Britain at that depressed time (1928–9) I went to California Institute of Technology, Pasadena.“ Thimann Papers, Box 147, Ordner 9, UCSCA Santa Cruz.

136 Thimann, Lebenslauf von ca. 1949, S. 1–2, ebd.

137 Ebd., S. 3.

Pflanzenphysiologie bei Vernon H. Blackman und in Bakteriologie bei S. G. Paine besucht und in seiner Dissertation über die Wirkung elektrischer Ströme auf Gelatin an Arbeiten von Loeb und Robertson angeknüpft.<sup>138</sup> Danach reiste er nach Graz, um bei Fritz Pregl und Friedrich Emich mikrochemische Methoden zu erlernen. Zuletzt lehrte er Bakteriologie am King's College in London. Er war also bereits an biologischen und insbesondere pflanzenphysiologischen Themen interessiert, bevor er auf Dolk traf.<sup>139</sup>

Der Briefkontakt Thimanns mit Morgan begann im Herbst 1929. Dieser beschrieb ihm seine Pläne für die Biologieabteilung.

As you have heard, we are looking forward to building up several departments in physiology. During the summer we engaged Doctor Henry Borsook in Biochemistry, and are making arrangements for one or two men to work with him. We also expect to add in time men whose interests lie in the direction of biophysics and general physiology, and probably other subdivisions. We are especially interested in developing research work.<sup>140</sup>

Über Thimanns Zusage freute sich Morgan, und er versprach, „you will have a good opportunity here to do your work in a stimulating atmosphere“.<sup>141</sup>

### 4.3 Struktur – Aktivität: die Natur des Wuchsstoffs

Die Gruppen um die Utrechter Professoren Went und Kögl verfolgten also Ziele, deren normgerechte Erfüllung fachfremde Expertise und Ressourcen voraussetzte. Zur Entwicklung eines plausiblen Schemas des Mechanismus der Zellstreckung benötigten die Botaniker\*innen Wissen über die chemischen Eigenschaften des Wuchsstoffs sowie die isolierte Entität selbst. Sie waren interessiert an der Klärung der folgenden feldübergreifenden Beziehung: Entität X ist der in der Pflanzenphysiologie postulierte chemische Stoff, der bewirkt, dass die Zellen im Basalteil von Haferkoleoptilen gestreckt werden.

Kögls Ziel war bezüglich der Natur des zu untersuchenden chemischen Stoffs konkreter – er wollte ein Hormon entdecken –, aber weniger spezifisch hinsichtlich des biologischen Phänomens. Seine Entscheidung, nach dem Wuchsstoff zu suchen, den

138 Thimann, „The Effect of Electric Currents upon Gelatin“ von 1927, S. 1–2, Thimann Papers, Box 7, Ordner 5, UCSCA Santa Cruz.

139 An Blackman schrieb Thimann am 17. Januar 1933: „[M]y interest in plant physiology began from taking your course, during my time in the Biochemistry department, and also from Professor Farmer's delightful Botany I.“ Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 2, Ordner „Correspondence B, 1931–1948“, HUA Cambridge.

140 Morgan an Thimann, 23. Oktober 1929, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early Correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

141 Morgan an Thimann, 3. Januar 1930 [auf dem Brief steht 1929, tatsächlich war es wohl Anfang 1930], ebd.

einige Botaniker\*innen bereits als Hormon bezeichnet hatten, eröffnete den Utrechter Botaniker\*innen die Aussicht, ihrem Ziel einen großen Schritt näher zu kommen. Im Gegensatz zu ihnen waren Kögls Mitarbeiter\*innen geübt darin, chemische Stoffe voneinander zu trennen und Substanzen rein darzustellen und sie verfügten über die dazu notwendigen Lösungsmittel und Laborausstattung. Kögls Entscheidung ist aber nicht nur als Gefälligkeit gegenüber den Botaniker\*innen zu verstehen. Vielmehr waren sie es, die zunächst in Vorleistung gingen. Ihre Bereitschaft, Kögls Vorhaben zu unterstützen, war eine Bedingung dafür, dass er das Problem der Wuchsstoffisolierung anpackte.

Der Chemiker Kögl war für die Wuchsstoffforschung hervorragend ausgebildet, mit der Hormonforschung vertraut und er glaubte, dass alle zur chemischen Bearbeitung des Problems benötigten Voraussetzungen erfüllt waren.<sup>142</sup> Dass seine Forschung ohne die biologische Vorarbeit nicht möglich wäre, betonte Kögl immer wieder. In seinem ersten Artikel zum Wuchsstoff schrieb er über den *Avena*-Test: „Mit dieser Methodik hat F.W. Went ein Testverfahren geschaffen, durch welches das Gebiet auch der chemischen Erforschung zugänglich wurde.“<sup>143</sup> Im Menschenharn fand Kögls Gruppe zudem ein Ausgangsmaterial, in dem der Wuchsstoff in hinreichend großen Mengen vorhanden war. Schließlich trugen die I. G. Farben, die Utrechter Kliniken und Professor Went das Projekt finanziell mit: Die ersten beiden stellten das Ausgangsmaterial kostenlos zur Verfügung, Went die Arbeitszeit seiner Mitarbeiter\*innen, Pflanzenmaterial und die Infrastruktur des Botanischen Laboratoriums.

Eine ähnliche Infrastruktur wurde in Pasadena für Dolk gebaut. Für Thimann bot die Zusammenarbeit mit Dolk eine Gelegenheit, seine Mikrochemie-Expertise zur Bearbeitung eines physiologischen Problems einzusetzen. Im Unterschied zu den Utrechter Forscher\*innen nutzten Dolk und Thimann die Stoffwechselprodukte von *Rhizopus suinus* als Ausgangsmaterial.<sup>144</sup>

#### 4.3.1 Korrelationsträger und Hormone in Pflanzen

Kögl schlug vor, den von Frits Went gefundenen Wuchsstoff so zu isolieren, wie Hormone klassischerweise isoliert wurden. Der Begriff „Hormon“ war 1905 von William Maddock Bayliss und Ernst Henry Starling eingeführt worden. Starling charakterisierte Hormone als chemische Botenstoffe, die durch den Blutstrom von Zelle zu Zelle

142 Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 246: „Die erfolgreiche chemische Bearbeitung eines derartigen Problems hat eine gute, spezifische Testreaktion, ausreichende Beständigkeit der gesuchten Verbindung und einigermaßen zugängliches Ausgangsmaterial zur Voraussetzung.“ Kögl galt als Experte mikrochemischer Methoden. Havinga (1960), S. 311.

143 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1411.

144 Kulturen dieses Pilzes bezogen sie von Nielsen aus Dänemark. Dolk/Thimann (1932), S. 31.

wandern und die Aktivitäten und das Wachstum der verschiedenen Körperteile koordinieren. So könnten diese Stoffe Wechselwirkungen zwischen den Organen im Körper bewirken, wobei auch hier die Spezifität der Wirkung ein Unterscheidungsmerkmal sein müsse.<sup>145</sup>

Dass auch Pflanzen solche chemischen Botenstoffe produzieren, war Ende der 1920er-Jahre eine verbreitete Annahme. Abel schrieb 1927: „According to many plant physiologists, chemical messengers appear to play an important, if not occasionally a greater, role in the life of plants than they do in that of animals.“<sup>146</sup> Der in Graz und später in Berlin tätige Pflanzenphysiologe Gottlieb Haberlandt hatte ab 1913 zum Vorgang der Zellteilung gearbeitet und 1921 einen „Zellteilungserreger“ nachgewiesen. Er schlug vor, diesen Stoff als Hormon aufzufassen. Darunter verstehe man „gegenwärtig nicht nur Reizstoffe, die in bestimmten Organen für besondere physiologische Aufgaben gebildet werden, sondern auch End- und Nebenprodukte des Stoffwechsels, wenn sie als Reizstoffe gewisse physiologische Vorgänge auslösen.“<sup>147</sup>

Neben Haberlandt forschten laut dem Biologiehistoriker Ekkehard Höxtermann ausschließlich junge, „unvoreingenommene“ Pflanzenphysiolog\*innen zu Pflanzenwuchsstoffen beziehungsweise -hormonen.<sup>148</sup> Einer dieser jungen Botaniker, Frits Went, erörterte in seiner Dissertation die Frage, ob der Wuchsstoff ein Hormon sei. Ein Hormon im Tierkörper sei eine „gelöste Substanz, die durch irgend eines der flüssigen Medien des Körpers, meistens das Blut, von einem zum anderen Komponenten der Korrelation überführt“ wird.<sup>149</sup> Unter Korrelation verstand er die „stoffliche Beziehung zwischen den Zellen oder Organen einer Pflanze“. Sachs hatte das Konzept der Korrelation bereits in den frühen 1880er-Jahren eingeführt.<sup>150</sup> Die Vorstellung von spezifischen, das Wachstum regulierenden chemischen Stoffen war in der Pflanzenphysiologie also früher diskutiert worden als in der Tier- und Humanphysiologie.<sup>151</sup> Jedoch sei man seither bei den Pflanzen nicht viel weiter gekommen, meinte Frits Went. „Von einigen Korrelationen konnte man zeigen, dass sie durch irgendwelche Substanz zustandekommen,

145 Starling (1905), S. 340. Er fuhr fort: „These chemical messengers, however, or ‚hormones‘ (from *ὁρμαω*, I excite or arouse), as we might call them, have to be carried from the organ where they are produced to the organ which they affect by means of the blood stream and the continually recurring physiological needs of the organism must determine their repeated production and circulation through the body.“ Zur Forschung im 19. Jahrhundert zur „inneren Sekretion“ siehe Höxtermann (1994b), S. 312–216.

146 Abel (1927), S. 399. Schon Bayliss (1919), S. 137 hatte behauptet: „Chemical messengers are also to be met within plants.“

147 Haberlandt (1921b), S. 222. Haberlandt verwies dabei auf Bayliss' und Starlings Arbeit.

148 Höxtermann (1994a), S. 78 zählte zu dieser Gruppe: Adolf Beyer (\*1902), Peter Boysen Jensen (\*1883), Nicolai Cholodny (\*1882), Hans Gradmann (\*1892), Niels Nielsen (\*1900), Arpad Paál (\*1889), Elisabeth Seubert (\*1899), Hans Söding (\*1898), Peter Stark (\*1888) und Frits Warmolt Went (\*1903).

149 F. W. Went (1928), S. 2. Went kennzeichnete diese Definition mit Anführungszeichen als Zitat. Es ist aber unklar, wen er hier zitierte.

150 Sachs (1882a), S. 483 und Sachs (1882b).

151 Höxtermann (1994b), S. 331.

aber die Substanz wurde kaum näher untersucht.<sup>152</sup> In einer „allgemeinen Physiologie“ müssten Hormone und pflanzliche Korrelationsträger „unter einem Begriff zusammengefasst werden“.<sup>153</sup> Es sei aber „vielleicht besser[,] den Namen Hormon nicht für pflanzliche Korrelationsträger zu gebrauchen, weil man sonst mit dem Begriffe s. s. auch Nebenbegriffe und weitere Einzelheiten übernimmt, die der Pflanzenphysiologie mehr Nach- als Vorteile bringen“.<sup>154</sup> Anders als tierische Hormone werde der pflanzliche Wuchsstoff etwa nicht im Blut transportiert.<sup>155</sup> Abgesehen davon aber seien ihm Eigenschaften zugeschrieben worden, wie sie laut Starlings Definition für Hormone charakteristisch sind: Er werde in einem „Organ“, der Koleoptilspitze, gebildet, während er an einer anderen Stelle des Pflanzenkörpers, in den Zellen im Basalteil der Koleoptile, seine Wirkung entfalte. Zudem wurde dem Stoff auch eine spezifische physiologische Wirkung zugeschrieben.

#### 4.3.2 Der *Avena*-Test und die Annahme der Spezifität

Frits Went hatte sich also 1928 noch dagegen ausgesprochen, den Wuchsstoff als Hormon aufzufassen. Dennoch ließ sich sein Vater Ende 1930 auf die Zusammenarbeit mit Kögl ein, der erklärterweise auf der Suche nach Hormonen war. Möglich war dies dank einer methodologischen Überzeugung, die die beiden Forscher teilten, nämlich, dass der gesuchte chemische Stoff über seine physiologische Wirkung zu identifizieren war: Sie hatten vor, diejenige Substanz als Wuchsstoff anzusprechen, die in dekapitierten Koleoptilen Wachstum auszulösen vermag. Der *Avena*-Test war für beide Fachgruppen das unbestrittene Mittel der Wahl, um den Wuchsstoff oder das Wuchshormon aufzuspüren.

Diese in der Botanik wie in der Chemie als zielführend erachtete Strategie ergab nur unter der Voraussetzung der Spezifität des Wuchsstoffs Sinn. Würde man stattdessen annehmen, dass viele verschiedene Entitäten mit unterschiedlichen Eigenschaften

152 F. W. Went (1928), S. 3. Went verwies auf eine von Sachs (1887) beschriebene blütenbildende Substanz, Haberlands Hormon der Zellteilung und einen von Ricca (1916) gefundenen Stoff, der bei der Reizung von *Mimosa*-Sprossen gebildet wird. Weiter sei die Existenz von spross-, wurzel- und gallenbildenden Substanzen diskutiert worden. Laut Höxtermann (1994a), S. 63 stieß Haberlands Methode der physiologischen Pflanzenanatomie bei der Erforschung von Phytohormonen an ihre Grenzen. Diese zu überschreiten erforderte „ein verändertes, fortgeschritteneres Herangehen mit zellphysiologischen, biochemischen Mitteln.“ Über die chemische Natur der von ihm postulierten Wundhormone vermochte Haberlandt (1921a), S. 41 „ebensowenig auszusagen, wie über die Natur der vom Leptom gebildeten Zellteilungsstoffe“.

153 F. W. Went (1928), S. 2–3.

154 F. W. Went (1928), S. 3 erinnerte an den Reizbegriff, „der sofort mit der Nervenleitung verknüpft auf Pflanzen übertragen“ wurde.

155 Wohl nicht zufällig blendete Haberlandt diesen Aspekt in seiner oben zitierten Hormon-Definition aus.

in der Lage sind, Wachstum auszulösen, könnte man nicht ohne Weiteres von dem Eintreten der Wirkung diagnostisch auf die Anwesenheit *des* Wuchsstoffs/-hormons schließen. Die um diese Idee der Spezifität erweiterte feldübergreifende Annahme lautet:

- (II.) Hormon X, und nur Hormon X, induziert die Streckung der Zellen im Basalteil von Haferkoleoptilen aufgrund seiner spezifischen Eigenschaften.

Unter Annahme (II.) ist das Eintreten der Wirkung, das Wachstum, ein Indikator für die Anwesenheit der Ursache, des Wuchsstoffs. Die Annahme sanktionierte die Wahl von Harn, einer außerhalb der Pflanze gebildeten Substanz, als Ausgangsstoff für die Anreicherung des Wuchsstoffs. Die Entscheidung der Akteure, den Anreicherungsprozess von diesem Rohstoff aus zu starten, verdeutlicht erstens, wie wenig Wuchsstoff Pflanzen selbst produzieren und was es für das Vorhaben bedeutete, den Stoff anzureichern.<sup>156</sup> Zweitens führt die Entscheidung vor Augen, wie sehr die Akteure auf die Spezifität des *Avena*-Tests setzten. Sie hielten es für unwahrscheinlich, dass eine Reihe verschiedener Stoffe dieselbe physiologische Wirkung entfalten. Kögl erklärte rückblickend: „[M]an musste versuchen, den aktiven Stoff aus anderem Material in reinem Zustand zu gewinnen und später auf indirektem Wege die Identität [des Isolats mit dem pflanzlichen Wuchsstoff] wahrscheinlich zu machen.“<sup>157</sup>

Die Annahme der spezifischen Wirkung war in Starlings Hormon-Konzept angelegt.<sup>158</sup> Wie im Fall Hechts wurden mit dem aus einem anderen Feld importierten Konzept Annahmen zu den Eigenschaften und der Wirkungsweise von Entitätstypen übernommen. Von Hormonen wurde angenommen, dass sie in sehr geringen Mengen eine sehr spezifische physiologische Wirkung entfalten. Viele gingen davon aus, dass die Aktivität der Hormone von ihrer molekularen Struktur abhängt. Die Vorstellung einer engen Verbindung von Struktur und Aktivität bioaktiver Stoffe war über die Hormonforschung hinaus verbreitet.<sup>159</sup> Allerdings waren längst nicht alle Forscher\*innen

<sup>156</sup> Hätte man zum Beispiel auf das Stoffgemisch aus Maisspitzen statt auf Harn als Ausgangsprodukt gesetzt, wäre das Vorhaben nicht realisierbar gewesen. Laut Kögl (1933a), S. 17–18 konnte eine „Belegschaft von 8 Mädchen [...] in 10 Tagen etwa 100'000 Maispflänzchen bewältigen“. Um aus dieser Quelle 250 mg Wuchsstoff zu gewinnen (das entspricht der Ausbeute von Wuchsstoff aus Harn von eineinhalb Jahren), hätten sie 500 Jahre lang arbeiten müssen.

<sup>157</sup> Kögl/Haagen Smit/Erxleben (1933), S. 247. Unter der Annahme, dass eine Reihe verschiedener chemischer Stoffe eine ähnliche physiologische Wirkung haben kann, wäre dieses Vorgehen wenig aussichtsreich.

<sup>158</sup> Starling (1905), S. 340, Fußnote 165.

<sup>159</sup> Parascandola (1974), S. 55. Für eine Liste von Forschungsprojekten und Monografien zur Struktur-Aktivitäts-Beziehung im frühen 20. Jahrhundert, siehe ebd., S. 62. Nach dem möglichen Zusammenhang von Struktur und Wirkung fragten Ende der 1920er-Jahre auch Pflanzenphysiologen, die sich nicht mit Wuchsstoffen beschäftigten. Pringsheim beispielsweise untersuchte 1925 die „Beziehung zwischen chemischer Konstitution und Reizwirkung“ in Experimenten, in denen er die chemotaktische Reaktion der

der Zeit überzeugt, dass der Struktur eine herausragende Bedeutung für die Wirkung eines Stoffs zukommt. Seit dem Aufstieg der Physikalischen Chemie Ende des 19. Jahrhunderts dachte man vermehrt über die physikalischen Eigenschaften von Entitäten (etwa ihre Löslichkeit oder elektrische Ladung) nach. Diejenigen, die zur physikalischen Sichtweise tendierten, nahmen an, dass chemische Substanzen ihre Wirkung entfalten, indem sie die Oberflächenspannung, das elektrische Gleichgewicht, den osmotischen Druck usw. der Zellen verändern.<sup>160</sup> Gowland Hopkins hingegen gehörte zu den Forscher\*innen, die annahmen, dass sich die physiologische Aktivität chemischer Stoffe auf deren Struktur zurückführen lässt.<sup>161</sup> Die neuesten Ergebnisse in der Vitamin- und Hormonforschung bestätigten diese These, meinte er in einer Rede 1931.<sup>162</sup> Kögl äußerte sich vorsichtiger: Die strukturellen Eigenschaften einer Entität gäben kaum direkte Hinweise auf ihre Aktivität und durch die Isolierung eines Hormons werde dessen Wirkungsweise nicht ohne Weiteres klar.<sup>163</sup> Man habe sich zwar bemüht, einen „gesetzesmässigen Zusammenhang zwischen dem Bau eines Moleküls und seiner Wirkung im Organismus zu entdecken“. Diese Forschung habe aber „bisher wenig Positives“ ergeben.<sup>164</sup>

Dass Kögl aber sehr wohl einen Zusammenhang zwischen der Struktur und der chemischen Aktivität eines Hormons erwartete, zeigt seine Bemerkung, dass man sich bei der Erklärung der spezifischen Wirkung eines Hormons nicht allein auf dessen Molekülbau beschränken dürfe. Berücksichtigt werden müsse auch der mole-

---

Grünalgenart *Polytoma uvella* auf aliphatische Säuren studierte. Pringsheim/Mainx (1925), S. 1090 fanden, dass die Algen durch „viele aromatische und aliphatische Verbindungen angelockt“ werden und dass bei homologen Reihen Stoffe mit vier C-Atomen am stärksten wirken. Physikalische Eigenschaften wie etwa pH-Wert, Dissoziation, Löslichkeit würden die Reizwirkung hingegen kaum beeinflussen.

**160** Parascandola (1974), S. 56. Auch Bayliss fand die molekulare Struktur nur insofern relevant, als dass sie die physikalischen Eigenschaften eines Stoffs bestimmte. Dass chemische Stoffe ihre Wirkung über physiologische geometrico-mechanische Aktivitäten entfalten, glaubte er Parascandola zufolge nicht (S. 57).

**161** Hopkins (1901), S. 1: „The proposition that an intimate relation must obtain between the chemical constitution of a substance, and the nature of the influence it exerts when in contact with living matter, is inherently probable. It postulates no more than that the phenomena involved, so far as they are chemical, are of the same order as ordinary chemical reactions.“

**162** Hopkins (1931), S. 418: „We find in the cases of adrenaline and thyroxin, the constitution of each of which is accurately known, widely different influences depending on differences of molecular structure.“ Professor Went war an Hopkins' Ausführungen zu dem Thema interessiert. Siehe dazu Hale an Went vom 14. November 1933: „I cordially agree with you that it would be an excellent plan to ask Sir Frederick Gowland Hopkins to give a lecture on hormones and vitamins at the Brussels conference next year.“ Archive 79, Ordner „Hale, G. E.“, NMB Leiden.

**163** Kögl (1931), S. 83. Die Isolierung des Wirkstoffs bringe für die Biologen zunächst nur einen praktischen Vorteil; er lasse sich nun bequem gewichtsmäßig dosieren.

**164** Kögl (1931), S. 89: „Auch dann, wenn uns die Formel eines hochaktiven Stoffes bekannt geworden ist, können wir nicht rückwärts aus der Formel eine Erklärung der speziellen physiologischen Eigenschaften herauslesen, obwohl sie uns das chemische Verhalten in allen Einzelheiten richtig wiedergeben wird.“

kulare Aufbau der Erfolgsstelle: „Das alte Bild von Schlüssel und Schloss hat nicht nur für die Beziehungen von Enzym und Substrat Gültigkeit, wir können es auch auf andere spezifisch wirkende Agentien und ihre Erfolgsstellen übertragen.“<sup>165</sup> Damit berief sich Kögl auf Emil Fischers Vorstellung der Enzymwirkung. Fischer hatte 1894 vorgeschlagen, dass der „geometrische Bau des Moleküls“ einen „grossen Einfluss auf das Spiel der chemischen Affinitäten“ ausübt: „Um ein Bild zu gebrauchen, will ich sagen, dass Enzym und Glucosid wie Schloss und Schlüssel zu einander passen müssen, um eine chemische Wirkung aufeinander ausüben zu können.“<sup>166</sup> Zwei Entitäten interagierten aufgrund ihrer komplementären molekularen Struktur. Kögl schlug vor, die Hormonwirkung analog aufzufassen. Das Hormon sei der Schlüssel, der das Schloss – eine Zellkomponente – aufschließt. Er mutmaßte also, dass die Hormonwirkung mit dem molekularen Aufbau des Hormons und der Zellkomponente zusammenhängt:

- (II.a) Hormon X interagiert mit Zellkomponente Y aufgrund ihrer komplementären molekularen Struktur. Infolge dieser Interaktion werden die Zellen im Basalteil der Haferkoleoptile gestreckt.

Für die Wuchsstoffisolierung konnten die Akteure die Klärung der Frage, auf welcher Eigenschaft genau die Wirkung des Stoffs beruhte, noch zurückstellen. Die Annahme (II.) hingegen, dass ein einziger chemischer Stoff das Wachstum von Koleoptilen auszulösen vermag, war grundlegend für die Interpretation der Experimente, die Dolk und Thimann in Pasadena und die Gruppen um Went und Kögl in Utrecht durchführten.

#### 4.3.3 Krümmung als Maß für die Wuchsstoffmenge

Ziel der unter 4.1 beschriebenen Forschungshandlungen war es, den Wuchsstoff zu isolieren und damit die *interfield*-Beziehung (II.) zu klären. Es ging nicht wie bei Hecht darum, nachzuweisen, dass in Lebewesen Reaktionen ablaufen, die an unbelebten Systemen schon gut erforscht waren. Vielmehr sollte ein bisher unbekannter Stoff entdeckt und charakterisiert werden. Außerdem versprach das Projekt Einblicke in die Wirkungsweise physiologisch aktiver Wirkstoffe ganz allgemein.

<sup>165</sup> Kögl (1931), S. 90.

<sup>166</sup> Fischer (1894), S. 2992. Fischer hatte auch auf die Relevanz seiner These für die Physiologie hingewiesen (S. 2993).



Der *Avena*-Test spielte eine zentrale Rolle bei der Aufklärung der feldübergreifenden Beziehung (II.). Das Testverfahren ermöglichte die chemische Bearbeitung des Wuchsstoffproblems, indem es „für die Reindarstellung des aktiven Stoffes den Weg wies“, so Kögl.<sup>167</sup> Professor Went stimmte zu; mit dem Hafertest lasse sich „die eventuelle Anwesenheit von Wuchsstoff in irgendeinem Substrat [...] bestimmen“.<sup>168</sup> Die Wachstumsreaktion von Haferkoleoptilen, denen die Prüfsubstanz in Agarwürfelchen einseitig aufgesetzt wurde, werteten die Forscher\*innen in Utrecht und Pasadena quantitativ aus. Um die physiologische Wirkung messen zu können, führte Kögl die oben erwähnte *Avena*-Einheit (AE) ein, die sich direkt von dem Test ableitete. Genau so gingen Dolk und Thimann vor. „The activity of this ‚growth substance,‘ heißt es in ihrer ersten Publikation, „is tested by its action upon coleoptiles of *Avena*, and a biological system of units is suggested, whereby, using a standardized technique, it is possible to express the activities of the substance quantitatively.“<sup>169</sup> Sie führten ebenfalls eine Einheit ein, die sich über die Wirkung des Wuchsstoffs im Hafertest definierte.<sup>170</sup> Ein solches Festlegen arbiträrer Einheiten für ein bestimmtes Testobjekt sei typisch für die Hormonforschung, erklärten sie.<sup>171</sup> Das physiologische Maß für die Wuchsstoffmenge, der Krümmungswinkel, wurde so in ein chemisches Maß, die Menge reinen Wuchsstoffs angegeben in Gramm, überführt.<sup>172</sup>

Im nächsten Abschnitt sehen wir, wie weit die Gruppen in Utrecht und Pasadena den Wuchsstoff auf diese Weise anreichern konnten. Die Bedeutung der Haferpflänzchen für dieses Unternehmen wurde von den Akteuren immer wieder herausgestrichen. So bemerkte Dolk in seinem ersten Brief aus Pasadena an Professor Went, *Drosophila* sei hier, was *Avena* in Utrecht ist.<sup>173</sup> Dass die geköpften Haferkoleoptilen zu Ikonen der Wuchsstoffforschung wurden, zeigen humoristische Illustrationen aus den Jahren 1933 bis 1935 (Abb. 4.9).

167 Kögl (1932), S. 317.

168 F. A. F. C. Went (1934), S. 224.

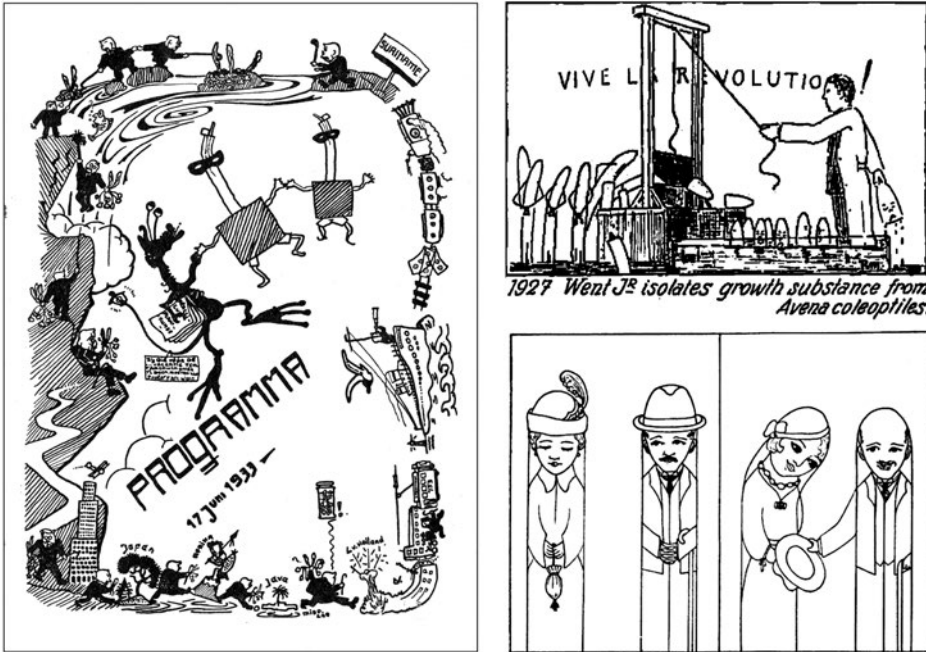
169 Dolk/Thimann (1932), S. 46.

170 Ihre *unit* bezeichnete die Menge an Wuchsstoff, die in 1 ml Lösung vorhanden sein musste, damit diese gemischt mit 1 ml Agar eine Krümmung der Koleoptile um 1° auslöste.

171 Dolk/Thimann (1932), S. 33: „The same dependence upon the conditions of the test applies to the biological assay of all animal hormones.“ Laquer (1930), S. 97: „Gerade diese enge Verbindung zwischen dem meist mit biologischen Methoden arbeitenden Nachweisverfahren und den aus der Isolierung anderer Naturstoffe bekannten Methoden der biochemischen Analyse drückt diesem Forschungsgebiet seinen besonderen Stempel auf.“ Wadehn (1931), S. 317 meinte, dass es noch immer nicht möglich sei, „das Hormongebiet systematisch nach chemischen oder biologischen Gesichtspunkten zu gliedern“.

172 Faasse (1994), S. 81: „With this new equivalent they bridged chemical techniques with the physiological test and replaced curvatures by weight.“

173 Dolk an F. A. F. C. Went, 8. Juni 1930, Archive 79, Ordner „Dolk, Herman“, NMB Leiden.



**Abb. 4.9** Links: Titelblatt des Programmhefts zu Professor Wents Emeritierung im Sommer 1933. In der Mitte tanzen Haferkoleoptilen mit *Phycomyces*. Haagen-Smit Papers, Box 16, Ordner 12, Caltech Archives Pasadena. Rechts oben: Szene aus dem Comic *A short Illustrated History of Botany in the Netherlands* von Ramaer Jr. (1935), S. 383. Rechts unten: Zeichnung „Avena and Avenus“ aus den *Proceedings* zum 5. Internationalen Botanischen Kongress in Amsterdam 1935. Eine weitere Zeile in dem Heft würdigte: „L’avoine bébé, pour les tropismes elle est née.“ Die Besessenheit der Pflanzenphysiologen mit Haferkeimlingen kam in der englischen Übersetzung zum Ausdruck: „Physiologists care but for oats in their prime.“ Anonymus (1936b), S. 131–132.

#### 4.4 Kooperations-Konstellationen, 1931–1939

In Utrecht und Pasadena schlossen sich im Laufe der 1930er-Jahre Expert\*innen aus der Chemie und Biologie in verschiedenen Konstellationen zusammen. Den beteiligten Forscher\*innen ging es einerseits darum, den die Zellstreckung auslösenden chemischen Stoff zu isolieren und zu charakterisieren. Zweitens versuchten sie, die unmittelbare Aktivität dieses Stoffs zu bestimmen. Sie alle akzeptierten Heyns Mechanismus-Skizze, wonach der Wuchsstoff die plastische Dehnbarkeit der Zellwand erhöht. Die Frage war, wie der Wuchsstoff diese Veränderung bewirkt.

## 4.4.1 Dolk und Thimann: Anreicherung von ‚Rhizopin‘

Die Caltech-Gruppe kommunizierte ihre ersten Forschungsergebnisse Anfang Dezember 1931, siebzehn Tage bevor Kögl und Haagen Smit ihre Resultate an einer Zusammenkunft der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam präsentierten. Anders als die Utrechter Chemiker\*innen konnten Dolk und Thimann nicht die Reindarstellung des Wuchsstoffs verkünden, sondern eine starke Anreicherung desselben von  $7,0 \times 10^6$  mg Trockenmaterial pro *plant unit*. Um aktive Lösungen des Wuchsstoffs zu erhalten, hatten sie die konzentrierten Nährmedien wiederholt mit Äther extrahiert, um sie von Salzen und Verunreinigungen zu befreien.<sup>174</sup> Den angereicherten Wuchsstoff charakterisierten sie als Säure mit einer Dissoziationskonstante von  $1,8 \times 10^{-5}$ .<sup>175</sup> Sofort stellte sich die Frage, ob es sich bei dem in Utrecht gefundenen Stoff um denselben handelte, den Dolk und Thimann bald rein darzustellen hofften.<sup>176</sup>

Die Kooperation der beiden Wissenschaftler endete jäh, als Dolk im März 1932 bei einem Autounfall ums Leben kam. Ob und wie die Wuchsstoffforschung in Pasadena weitergehen würde, war plötzlich völlig unklar. Morgan glaubte nach wie vor an das Potenzial des Projekts und machte sich auf die Suche nach einem Forscher mit Dolks Expertise, zumal er schon viel in den Aufbau der für die Wuchsstoffforschung benötigten Infrastruktur investiert hatte.<sup>177</sup> Auch Thimann wollte die begonnene Arbeit weiterführen und wurde von Dolks Witwe tatkräftig unterstützt. Bis Mitte 1932 konnten sie die groß angelegte Schimmelpilzkultur abschließen und daraus die erhoffte Menge an physiologisch aktivem Material extrahieren.<sup>178</sup>

Eine genauere Kenntnis der chemischen Natur des Wuchsstoffs, glaubte Thimann nach wie vor, werde helfen, dessen Wirkungsweise aufzuklären. So schrieb er Morgan: „with the further knowledge of the structure and composition of the growth substance which I hope to obtain from purification studies, it will, I am certain, be possible to

---

174 Dolk/Thimann (1932), S. 33.

175 Dolk/Thimann (1932), S. 35–46.

176 Thimann an Edward A. Doisy, 23. Januar 1931, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge. Thimann fragte sich außerdem, ob die von Kögl gefundene aktive Substanz Theelin sei, eine bekannte Substanz im Urin von Schwangeren. „We should therefore be extremely grateful to you if you could furnish us with small amounts of your pure theelin preparation for testing.“

177 An Professor Went schrieb Morgan am 25. März 1932: „We had built for Doctor Dolk, as you may know, a small laboratory with two underground rooms suitable for carrying out his work on growth substances. This was rather a large investment, but seemed warranted by the importance of the work being done.“ Archive 79, Ordner „Morgan, T. H.“, NMB Leiden.

178 Thimann an Morgan, 23. August 1932, Thimann papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge. Thimann schilderte: „In the largest quantity so far used I have carried through 8 steps in purification and finished up with about 7 % of the active material I started with. All this care is necessary as otherwise I might risk losing some of the material in the various steps.“ Siehe dazu Bonner (1932) sowie Thimann/Dolk (1933), S. 65.

arrive at a satisfactory explanation of the mechanism of the growth of plants in so far as this is governed by the growth substance“.<sup>179</sup>

Thimann hielt die Wuchsstoffforschung weiterhin für ein geeignetes Betätigungsfeld für Biochemiker: „The separation and purification of minute amounts of the substance and the study of the mechanism of its action on plant tissues are both rather tricky biochemical problems.“<sup>180</sup> Statt auf die weitere Anreicherung und Charakterisierung des Wuchsstoffs konzentrierte sich Thimann aber mit Bonner auf den Mechanismus der Wuchsstoffwirkung, und mit Folke Skoog auf die hemmende Wirkung des Wuchsstoffs auf die Entwicklung von Seitenknospen.<sup>181</sup> Mit dem angereicherten Wuchsstoffextrakt ermittelten Bonner und Thimann, wie viel Wuchsstoff dekapitierte Haferpflänzchen tatsächlich aufnehmen. Ihre Versuche seien quantitativer als jene Frits Wents, der die Wuchsstoffmenge über die Anzahl der auf dem Agar platzierten Koleoptilspitzen angab.<sup>182</sup> Thimann und Bonner zeigten, dass die Krümmung der Koleoptilen nicht von der im Agar vorhandenen absoluten Wuchsstoffmenge abhängt, sondern von deren Konzentration. Um herauszufinden, wie viel Wuchsstoff aus den Agarwürfelchen in die Pflanze gelangt, setzten sie dieselben wuchsstoffgetränkten Würfelchen nacheinander für jeweils 110 Minuten auf dekapitierte Haferkoleoptilen. Die Koleoptilen der zweiten Versuchsreihe bildeten eine nur minimal geringere Krümmung aus. Aus den gewonnenen Daten berechneten sie die Reaktionsgeschwindigkeitskonstante der Wuchsstoffaufnahme. Dies sei für die Aufklärung des Wuchsmechanismus von großer Bedeutung, wie Thimann Morgan erklärte:

This allows calculations to be made for the amount of growth substance entering the plant under given conditions. By measuring the amount of growth resulting from a calculated amount of growth substance, I have been able, with Bonner, to arrive at estimates of the number of molecules of cellulose deposited by the action of one molecule of growth substance. The preliminary rough estimates from the still incomplete experiments show that this ratio is extraordinarily high, thus probably precluding the simple stoichiometrical relationship in which both Dolk and I originally believed, and the one which would most naturally be deduced from the work of Heyn.<sup>183</sup>

Im Januar 1933 schickte Morgan diese Ergebnisse zur Veröffentlichung an die Royal Society of London. Es war die erste Publikation der Gruppe zum Mechanismus der Wuchsstoffwirkung. Man wisse inzwischen einiges über die Eigenschaften des Wuchsstoffs, erklärten Thimann und Bonner, Hinweise zum Mechanismus seiner Wirkung

<sup>179</sup> Thimann an Morgan, 23. August 1932, Thimann papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

<sup>180</sup> Thimann an Chibnall, 6. Februar 1933, ebd.

<sup>181</sup> Wildman (1997), S. 41.

<sup>182</sup> Thimann/Bonner (1932), S. 692.

<sup>183</sup> Thimann an Morgan, 23. August 1932, Thimann papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

hätten sich daraus aber noch keine ergeben.<sup>184</sup> Dank Heyns und Södings Arbeiten könne man bereits ausschließen, dass der Wuchsstoff den osmotischen Druck verändere. Denkbar seien aber noch folgende Wirkungsweisen:

- (a) the growth substance performs its function in the protoplasm, and that the protoplasm itself, in some unspecific way, influences either the plasticity of the wall or the deposition of cellulose; (b) the growth substance acts directly upon the cell wall, either (1) by catalyzing the production of new wall material, (2) by an effect on the properties of the wall micelles, or (3) by an effect upon the intermicellar fluid.<sup>185</sup>

Im weiteren Verlauf des Artikels führten Thimann und Bonner die Gründe auf, die gegen Option (b) sprachen. Diese Option lege nahe, dass zwischen der Menge aufgenommenen Wuchsstoffs und den Zellwandkomponenten ein stöchiometrisches Verhältnis bestehe. Ob dies der Fall war, überprüften sie, indem sie das durchschnittliche von einer *unit* Wuchsstoff verursachte Längenwachstum ermittelten, sowie das Trockengewicht der Zellwand (und den darin enthaltenen Anteil von Zellulosefasern). Sie rechneten vor: „1 growth substance molecule acts in the deposition of  $3 \times 10^5$  glucose residues, it acts, therefore, in the deposition of  $3 \times 10^5 \times \frac{1}{2000}$  or 140 micelles. [...] it is clear that *there cannot be any one to one correspondence between growth substance molecules and the micelles formed in growth.*“<sup>186</sup> Der Wuchsstoff sei also wohl kein Baustein der Zellwand und auch nicht in den Einbau von Zellulosefasern in die Zellwand involviert. Dazu seien die von der Pflanze aufgenommenen Wuchsstoffmengen zu gering. Auch die Option, dass der Wuchsstoff die Durchlässigkeit der Zellwand ändert, hielten Thimann und Bonner für wenig plausibel. Dazu müsste die Oberflächenaktivität der Membran beeinflusst werden. Dies wiederum setze voraus, dass sich mindestens eine monomolekulare Wuchsstoffschicht auf die neu gebildete Zellwand lege. Das aber sei unmöglich, denn „each molecule of growth substance would have to cover 357 times its own maximum area“. Damit könne man Option (b) ausschließen. Der Wuchsstoff müsse demnach indirekt wirken: „There are a number of possible mechanisms by which indirect action can occur; the data do not at present permit of selection between these.“<sup>187</sup>

<sup>184</sup> Thimann/Bonner (1933), S. 128: „From these data, however, little may be inferred as to the actual mechanism of the reaction by which the growth substance induces growth through elongation of cells.“ S. 127 fassten sie das Wissen zum Wuchsstoff zusammen: „It is not an enzyme, but is a thermostable, lipid-soluble substance, free of nitrogen. It has a strong acidity (pK 4.75) and high molecular weight (about 341). It is active in very high dilution, so that the amounts of it actually produced in coleoptile tips are excessively small.“

<sup>185</sup> Thimann/Bonner (1933), S. 128–129.

<sup>186</sup> Thimann/Bonner (1933), S. 146–147. Hervorhebung im Original.

<sup>187</sup> Thimann/Bonner (1933), S. 148.

Während Thimann die Forschung so gut wie möglich weiterzuführen versuchte, bemühte sich Morgan, einen Nachfolger für Dolk zu finden. Schon im März 1932 hatte er sich deshalb an Professor Went gewandt.<sup>188</sup> Dieser schlug ihm seinen Assistenten Heyn vor. Morgans und Thimanns Wunsch kandidat war aber Frits Went:

In our own minds, from what we hear of your son and from what we know of his work, he would be our first choice. [...] I feel obliged to ask you the above question concerning his availability. [...] we are most favorably impressed with what you write about Doctor Heyn, and I have no doubt he would fulfil all of our expectations. Nevertheless, we would rather not open this question for the moment, unless we know definitely that Doctor Went is beyond our reach.<sup>189</sup>

Einmal mehr vermittelte Baas Becking zwischen den beiden und teilte mit Morgan Insiderwissen über Frits Wents Aussichten auf die Professur seines Vaters in Utrecht.<sup>190</sup> Mitte August 1932 war aber klar, dass Frits Went nach Pasadena gehen würde.<sup>191</sup> Er hatte vor, den von Dolk eingeschlagenen Weg fortzusetzen und hoffte auf die Zusammenarbeit mit Thimann und Frans Dolk. Zudem wollte er seine Forschung an einer Substanz fortführen, die Wurzelwachstum auslöst.<sup>192</sup>

Thimann freute sich über diese Aussichten. Kurz bevor Frits Went 1933 in Pasadena ankam, erzählte er seinem ehemaligen Botanik-Professor Vernon Herbert Blackman von seiner Forschung zum pflanzlichen Wuchsstoff und dass er hoffe, mit Went zusammenzuarbeiten.<sup>193</sup> Blackman gratulierte Thimann zu seiner hochrelevanten Arbeit wies ihn auf eine Publikation hin, die ihn interessieren dürfte.

---

**188** Morgan an Went, 25. März 1932: „Whether we can profitably go ahead is a question which we have not as yet attempted to answer. We would not think of doing so unless someone as competent as Doctor Dolk could be found to take his place. Even then, I am not sure it would be wise for us, in this remote corner of the world, to attempt to carry out this intricate work in competition with the more favorably situated laboratories in Europe – especially your own – in which similar work is being done.“ Archive 79, Ordner „Morgan, T. H.“, NMB Leiden.

**189** Morgan an Went, 20. Mai 1932, ebd.

**190** Baas Becking schrieb Morgan am 7. Juni 1932: „It is my honest opinion that young Went would be the very best candidate available for this position. There is, however communis opinio, that he would be the logical successor of his father at the University of Utrecht. Dr. F. A. F. C. Went will become emeritus in the fall of 1933. I thought it well to let you know about this for there may be a chance that young Went does not know about our plans and might accept a position with you.“ Morgan Papers, Box 2, Ordner 2 „Went“, Caltech Archives Pasadena.

**191** Morgan an Thimann, 18. August 1932, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

**192** F. W. Went schrieb Thimann am 13. Oktober 1932: „In the first place I intend to work on special problems connected with the growth-substance. I hope you won't oppose to collaboration, and it would be an unexpected luck, if Frans Dolk could join us in all this work. [...] In the second place I hope to continue work on a substance, causing root formation.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 2, Ordner 1, ebd.

**193** Thimann an Blackman, 17. Januar 1933: „[N]ow that Professor Went's son, F. W. Went, is coming here to replace Dolk I hope to continue in partnership with him.“ Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 2, Ordner „Correspondence B, 1931–1948“, HUA Cambridge.

I heard what a very great loss Dolk was. The subject is moving fast now. I expect you have seen the paper by two other Utrecht workers on the isolation of the plant growth hormone which they call auxin. It is published in a recent number of Hoppe-Zeyler [sic].<sup>194</sup>

#### 4.4.2 Kögls Entdeckung des ‚Auxins‘

In dem von Blackman erwähnten Artikel betonten Kögl und seine Assistenten Arie Jan Haagen Smit und Hanni Erxleben, wie wichtig die Kooperation mit den Utrechter Botaniker\*innen war.<sup>195</sup> Von ihnen hatten sie viele „technische Einzelheiten von ausschlaggebender Bedeutung“ gelernt.<sup>196</sup> Die für die Isolierung unverzichtbaren *Avena*-Tests wurden im botanischen Laboratorium durchgeführt. In ihrer ersten „Mitteilung über pflanzliche Wachstumsstoffe“ von Ende 1931 schrieben Kögl und Haagen Smit:

Die Arbeit, über welche hier berichtet wird, ist vor einem Jahre in Angriff genommen worden; es wäre nicht möglich gewesen, in dieser Zeit zu einem chemischen Ergebnis zu gelangen, wenn uns nicht Prof. F. A. F. C. Went in entgegenkommender Weise mit der experimentellen Tradition seines Instituts bekannt gemacht hätte. Wir konnten die physiologischen Versuche in einem neu eingerichteten Dunkelraum des Utrechter botanischen Instituts durchführen.<sup>197</sup>

Bicarbonatauszüge aus Schwangerenharn bezog Kögl von der I. G. Farbenindustrie A. G., Werk Elberfeld. Daraus gewannen seine Mitarbeiter\*innen durch Ansäuern und Ausäthern ein Rohprodukt, von dem sich durch Extraktion mit siedendem Petroläther und Ligroin bereits  $\frac{4}{5}$  der unwirksamen Begleitstoffe entfernen ließen.<sup>198</sup> Nach weiteren Zwischenschritten wurden die aktiven Öle mit Methylalkohol-Chlorwasserstoff verestert. Die Hochvakuum-Destillation lieferte „eine krystallisierende Fraktion, die je nach der Aufarbeitung den Wuchsstoff in Form der freien Säure oder als Lacton ergibt“ (Abb. 4.3).<sup>199</sup>

<sup>194</sup> Blackman an Thimann, 17. März 1933, ebd.

<sup>195</sup> Kögl hatte seine Göttinger Assistentin Erxleben 1930 mit nach Utrecht gebracht. Erxlebens Fähigkeit, mit kleinsten Stoffmengen zu experimentieren, trug viel zu den Ergebnissen auf dem Gebiet der Pflanzenwachstumsstoffe bei, erklärte Kögl in einem Brief an die Kuratoren der Universität Utrecht vom 5. Februar 1952. 59 Rijksuniversiteit Utrecht, college van curatoren, 1162/3285/1162, UA Utrecht. Haagen Smit wiederum hatte schon vor Kögls Ankunft in Utrecht an Problemen der Naturstoffchemie gearbeitet und den Dermatitis auslösenden Stoff in den äußeren Schichten der Cashewnuss untersucht. Seine Doktorarbeit verfasste er unter Ružička, der an der Isolierung, Strukturermittlung und Synthese von Sesquiterpenen gearbeitet hatte. Nach 1929 blieb Haagen Smit als Oberassistent im Labor. Siehe MS „Arie Jan Haagen-Smit: 1900–1977“, S. 2–3, Bonner Papers, Box 20, Ordner 13, Caltech Archives Pasadena.

<sup>196</sup> Kögl/Haagen Smit/Erxleben (1933), S. 243.

<sup>197</sup> Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1412.

<sup>198</sup> Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1414. Die Bicarbonatauszüge waren ein Nebenprodukt der Isolierung von Sexualhormonen.

<sup>199</sup> Kögl (1932), S. 317.

Kögl glaubte, reine Wuchsstoffkristalle dargestellt zu haben, weil der angereicherte Stoff nach mehrmaligem Umkristallisieren konstante Eigenschaften aufwies, etwa hinsichtlich seines Schmelzpunkts und seiner Wirkung im physiologischen Test.<sup>200</sup> Die Wirksamkeit dieses Isolats betrug  $30 \times 10^9$  AE pro Gramm.<sup>201</sup> Eine Avena-Einheit ließ sich also umgekehrt angeben als  $\frac{1}{30\,000\,000}$  mg des Isolats, für das Kögl und Haagen Smit nach Absprache mit Professor Went den Namen „Auxin“ vorschlugen.<sup>202</sup> Mit der Isolierung von Auxin sei die chemische Präzisierung eines diffusen biologischen Begriffs geglückt, freute sich Kögl: „Im *Auxin* liegt der erste Stoff einer Gruppe vor, für deren Vertreter in der botanischen Literatur bisher die Bezeichnungen Korrelationsträger, Regulatoren und Hormone nebeneinander gebraucht werden.“<sup>203</sup> Dieser Erfolg beruhte laut Professor Went zum einen darauf, „dass man diesem Wuchsstoff besser habhaft werden konnte als andern Phytohormonen“, weil „ein Objekt gefunden wurde, wo die Sekretion dieses Wuchsstoffes streng lokalisiert ist“. Zum anderen sei es „gelingen [...] bei diesem selben Objekt messend zu verfahren“, und „die Wuchsstoffmenge in irgendeiner Lösung genau zu bestimmen“.<sup>204</sup> Professor Went hoffte, dass nach demselben Verfahren bald weitere Pflanzenhormone isoliert werden könnten. Sobald man die Hormone dosieren könne, werde es „möglich sein, sich ein Urteil darüber, ob man viel oder wenig von diesen Hormonen in Händen hat, zu bilden, und dann wird eine allmähliche Konzentrierung und Reinigung einer Lösung auch wohl gelingen“.<sup>205</sup> Fachkollegen teilten Wents Zuversicht. Der Berliner Pflanzenphysiologe Alphons Theodor Czaja etwa schrieb euphorisch: „Das Hormon der Zellstreckung (Auxin) ist bereits eingehend studiert; wurzelbildende Stoffe sind vor kurzem isoliert worden, andere werden folgen.“<sup>206</sup>

Die Frage nach der Identität des Auxins mit dem pflanzlichen und dem aus der Kulturflüssigkeit von *Rhizopus* angereicherten Wuchsstoff trieb wie Thimann auch die Utrechter Chemiker\*innen um. Kögl und Haagen Smit hielten es Ende 1931 „für wahrscheinlich, dass es sich zum mindesten um eine Gruppe von nahe verwandten Stoffen handelt“. Bis jetzt habe sich nämlich „kein Unterschied in den chemischen Eigenschaften des aktiven Prinzips gezeigt“.<sup>207</sup> Kögl zufolge war „nicht bewiesen, aber wahrscheinlich, dass die aktiven Stoffe dieser verschiedenen Ausgangsmaterialien identisch oder

200 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1415 und Kögl (1932), S. 317 verbanden die Isolierung des Hormons jeweils mit diesen beiden Kriterien.

201 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1415.

202 Schon ab der 2. Mitteilung gab Kögl (1932), S. 317 die Wirkung des Auxins auf 50 000 AE an: 36 Milliarden Auxin-Moleküle reichten aus, um bei Haferkoleoptilen eine Krümmung von  $10^\circ$  auszulösen.

203 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1416.

204 F. A. F. C. Went (1934), S. 223.

205 F. A. F. C. Went (1934), S. 222. Die Bedeutung der quantitativen Verwertbarkeit der Tests betonte auch F. W. Went (1934b), S. 446: „A good test method must be simple, reproducible, and must give mathematically significant results.“

206 Czaja (1932), S. 264.

207 Kögl/Haagen Smit (1931), S. 1414.



mindestens sehr nahe verwandt sind; sie lassen sich durchwegs aus saurer Lösung in Äther überführen und hieraus mit Bicarbonatlösung ausschütteln.“<sup>208</sup> Man könne die Identität zweier Stoffe annehmen, wenn sich diese sowohl in biologischer, als auch in chemischer Hinsicht ähneln.<sup>209</sup> Diese Argumentation übernahm Professor Went.<sup>210</sup>

Nachdem es Kögls Gruppe gelungen war, Wuchsstoff aus menschlichem Harn zu isolieren und einige chemische Eigenschaften der gewonnenen Kristalle zu beschreiben, untersuchten sie das Vorkommen des Stoffs in menschlichen und tierischen Organismen, besonders in Krebsgewebe.<sup>211</sup> In ihrer neunten „Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“ beschrieben sie schließlich die Isolierung von Wuchsstoffen aus pflanzlichem Material. Erleben gelang es im Sommer 1933, Wuchsstoffe aus Maiskeimöl und Malz zu isolieren.<sup>212</sup> Aus beiden erhielt sie jeweils zwei aktive Kristallisate: Das eine hatte denselben Schmelzpunkt, Misch-Schmelzpunkt sowie dieselbe Zusammensetzung und physiologische Wirksamkeit wie das aus Harn isolierte Auxin. Der Schmelzpunkt des zweiten Kristallisats hingegen lag 13 °C unter jenem von Auxin. Dieser Stoff war Erlebens Vermutung nach isomer mit Auxin-lacton. Kögl nannte diese zweite Substanz Auxin-b und bezeichnete den aus Harn isolierten Stoff rückwirkend als Auxin-a.

Die Annahme (II.) sah Kögl durch die Entdeckung von Auxin-b nicht gefährdet. Zwar zeigten zwei leicht unterschiedlich zusammengesetzte Stoffe mit leicht abweichenden chemischen Eigenschaften dieselbe physiologische Wirkung im Hafertest. Alle Resultate der *Avena*-Tests deuteten aber auf eine enge Struktur-Aktivitäts-Beziehung hin: „Nach unseren ganzen Erfahrungen konnte man die Wentsche Reaktion als streng spezifischen Test bezeichnen und vermuten, daß die wirksamen Stoffe der verschiedenen Ausgangsmaterialien identisch oder sehr nahe verwandt seien.“<sup>213</sup> Auch Annahme (II.a) schien sich also zu bewähren: Das Vermögen des Wuchsstoffs, Zellstreckung auszulösen, hing von seiner Struktur ab. Den Auxinen -a und -b strukturell ähnliche Stoffe waren im *Avena*-Test inaktiv. Laut Kögl zeigte „die Existenz nahe verwandter inaktiver Isomerer, daß die Wirkung des Auxins an einen ganz spezifischen Bau des Moleküls gebunden ist, wie wir das auch von zahlreichen anderen biochemischen Aktivatoren wissen.“<sup>214</sup>

208 Kögl (1932), S. 317. Kögl/Haagen Smit/Erleben (1933), S. 250 blieben bei der Annahme, dass „die bei der Went’schen Testreaktion wirksamen Stoffe der verschiedenen Ausgangsmaterialien miteinander identisch oder zum mindesten sehr nahe verwandt sind“, da sich jeweils „kein Unterschied in den chemischen Eigenschaften des aktiven Prinzips gezeigt“ hatte.

209 Im biologischen Test würden die Stoffe auf ihre Fähigkeit geprüft, Wachstum auszulösen. In der chemischen Analyse vergleiche man ihre chemischen Eigenschaften.

210 F. A. F. C. Went (1934), S. 237–238 schrieb, der von Dolk und Thimann angereicherte Wuchsstoff könne mit Kögls Auxin identisch sein. Schließlich handle es sich bei dem Stoff ebenfalls um eine ungesättigte organische Säure, mit ungefähr derselben Löslichkeit wie Auxin.

211 Kögl/Erleben/Haagen-Smit (1933) und Kögl/Haagen-Smit/Tönnis (1933).

212 Kögl (1933c), S. 471.

213 Kögl (1933c), S. 471.

214 Kögl (1933a), S. 19.

Professor Wents Gruppe hatte die Chemiker\*innen unterstützt, indem sie die zeitaufwendigen Hafertests durchführten. Umgekehrt profitierten sie von der gelungenen Isolierung des Auxins. So hatte beispielsweise Hotze Gijsbert van der Weij die Möglichkeit, bei seinen Versuchen „von einer mehr konstanten und beliebig hohen Wuchsstoffkonzentration auszugehen“. Kögl und Hagen Smit versorgten ihn mit wässriger Wuchsstofflösung in der von ihm benötigten Stärke.<sup>215</sup> Dies habe seine „Arbeit nicht nur erleichtert“, sondern auch insofern gefördert, „als die Bearbeitung der von mir studierten Probleme nach einem viel breiteren Plan durchgeführt werden konnte, als es sonst möglich gewesen wäre“.

Dank der Verfügbarkeit reiner Wuchsstoffkristalle konnte in der Folge das Pflanzenwachstum erstmals kausal analysiert werden.<sup>216</sup> Man konnte den Versuchspflanzen nun gezielt Wuchsstoff zuführen und die dadurch bewirkten Veränderungen aufdecken. Kögl wies darauf hin, dass für „die Untersuchungen des botanischen Instituts der Universität Utrecht [...] in den letzten Jahren größtenteils hoch gereinigte Wuchsstoffpräparate aus unserem Laboratorium verwendet“ wurden.<sup>217</sup> Einmal mehr erwähnte er die Bedeutung der Arbeitsergebnisse seiner Gruppe für die Aufklärung des Mechanismus der Wuchsstoffwirkung: „It will be the task of the botanists to deduce from these experiments conclusions concerning the finer mechanism of vegetable tropisms.“<sup>218</sup>

Professor Wents Doktorand Johannes van Overbeek nahm sich dieser Aufgabe an. In seiner 1933 publizierte Dissertation fragte er nach dem „Mechanismus des Phototropismus“ und versuchte, diese Frage „mit Hilfe der Vorstellung von einem Zellwand-Modell zu beantworten“.<sup>219</sup> Wie Heyn beschäftigte sich van Overbeek also mit dem „Schloss“, das der Wuchsstoff Kögls Metapher zufolge „aufschließt“. Heyn hatte in dem Kapitel „Mechanismus der Wuchsstoffwirkung auf die Plastizität der Membran“ die Struktur der Zellmembran beschrieben, – jener Entität also, auf die der Wuchsstoff seiner Meinung nach einwirkte. Die Zellmembran bestehe aus einem System von Stäbchen, sogenannten Mizellen, die ungerichtet in eine intermizellare Substanz eingebettet sind.<sup>220</sup> Van Overbeek lieferte eine These dazu, wie der Wuchsstoff darauf wirkt. Dabei fokussierte er auf eine physikalische Eigenschaft der Zellwandbestandteile und des Auxins: ihre elektrische Ladung. Er spekulierte, „dass die Mizellen hinsichtlich der intermizellaren Substanz negativ geladen sind“.<sup>221</sup> Die entgegengesetzten Ladungen der beiden Entitäten bewirkten, dass die Mizellen von der intermizellaren Substanz angezogen werden. In einem derartigen System ergebe sich die Dehnbarkeit der Zellwand aus

215 Van der Weij (1932), S. 389.

216 Went/Thimann (1937), S. 230: „[T]he auxins [...] bring the concept of correlation, which by its very name has previously defied causal analysis, into the realm of direct experimental attack.“

217 Kögl/Haagen-Smit/Erxleben (1934b), S. 104.

218 Kögl (1933b), S. 609.

219 Van Overbeek (1933), S. 611.

220 Heyn (1931), S. 217.

221 Schließlich seien „Sole von Kohlehydraten im allgemeinen negativ geladen“, so van Overbeek (1933), S. 612.

der „Verschiebbarkeit der Mizellen untereinander“: „Je grösser also der Ladungsgegensatz zwischen Mizellen und intermizellärer Substanz ist, je weniger dehnbar ist die Zellwand.“ Kögl und Haagen Smit hatten Auxin als einbasische Säure mit langer C-Kette charakterisiert. Solche Stoffe „bedingen schon in sehr geringer Konzentration eine starke Erniedrigung der Oberflächenspannung“, führte van Overbeek aus. Der Wuchsstoff neutralisiere vermutlich die elektrische Ladung der intermizellären Substanz.

Auxin ist also ein Stoff mit grosser Oberflächenaktivität, und dieses macht es verständlich, dass sehr geringe Wuchsstoffmengen eine grosse Wirkung auf die Zellwände auszuüben vermögen. Wir können uns dann denken, dass das negative Auxin an die Grenzfläche Mizelle-intermizelläre Substanz gelangt, und dort die positiven Ladungen der intermizellären Substanz neutralisiert. *Hierdurch werden die Mizellen weniger stark an die intermizelläre Substanz gebunden, und so wird die Dehnung der Zellwand leichter gemacht.*<sup>222</sup>

#### 4.4.3 Heyn, Bonner, Frey-Wyssling und die Zellwand

Heyn untersuchte derweil wachsende Zellwände. Die „Eigenschaften der Membran (zum Teil auf Strukturverschiedenheiten der Zellulose zurückzuführen)“, war er überzeugt, sind von „großer Bedeutung für den Prozeß der Zellstreckung“.<sup>223</sup> Zum Studium des strukturellen Aufbaus junger, noch im Wachsen begriffener Zellwände, fertigte er Röntgenbilder getrockneter Epidermisstreifen an. Einschlägige Expertise und Instrumente dafür fand er in Paris und Leeds.<sup>224</sup> Seinen Analysen zufolge war die äußere Schicht der Zellwand im Gegensatz zur zellulosereichen inneren Schicht kaum dehnbar. Daraus folgerte Heyn, dass der Wuchsstoff nur auf die innere Schicht wirkt.<sup>225</sup>

Die Zellwand und deren Veränderung während des Wachstums beschäftigte auch Bonner. Während des akademischen Jahres 1934/35 besuchte er verschiedene Laboratorien in Europa.<sup>226</sup> Nachdem sein Antrag für ein NRC-Stipendium bewilligt worden war, kontaktierte er Heyn, der inzwischen Oberassistent am botanischen Laboratorium in Utrecht war. Dieser antwortete: „It may be quite interesting to discuss some

<sup>222</sup> Van Overbeek (1933), S. 613.

<sup>223</sup> Heyn (1934), S. 304.

<sup>224</sup> F. A. F. C. Went (1935), S. 193 berichtet dazu: „Recently Heyn has been continuing these investigations, partly in Paris and partly in Leeds in the Laboratory of Textile Physics and in Prof. Priestley’s laboratory.“

<sup>225</sup> Heyn (1933), S. 93: „[T]he conclusion may be drawn that the hormone of cell elongation only influences the inner layers on which further lengthening depends.“ Heyn dankte den Professoren A. Guilliermond, A. Mayer (beide Paris), J. H. Priestly und W. T. Astbury (beide Leeds) „for putting facilities at my disposal for carrying out this work and for the continued interest, they have taken in the investigations.“ Seine Reise wurde von der Rockefeller Foundation finanziert. In deren Akten steht: „H. was an enthusiastic, hard worker, but they were frankly glad to see him go as he was a poor physicist, had to have aid in running the apparatus, which he wanted to use a great deal, and had in fact almost ruined it on one occasion.“ Rockefeller Foundation records, Fellowships, Gruppe 10.2, FA 426, Box 13, RAC North Tarrytown.

<sup>226</sup> Bonner (1994), S. 10 zufolge hatte Morgan die Bewerbung auf das NRC-Stipendium vorgeschlagen.

problems with You on the mechanism of growth.<sup>227</sup> Aus Utrecht berichtete Bonner Morgan, dass er mit der kolloidchemischen Untersuchung des Pektins begonnen habe, einer der Kolloide der Zellwand. Eine große Hilfe sei ihm dabei Heyn, „who [...] is I believe a very well informed physiologist ‚new style‘.“<sup>228</sup> Bonner war weiterhin interessiert daran, die Wirkungsweise des Wuchsstoffs aufzuklären.<sup>229</sup> In einem Arbeitsbericht vom März 1935 legt er dar, warum seine chemischen Untersuchungen so wichtig sind für das Verständnis des biologischen Phänomens des Pflanzenwachstums: „[I]t should be emphasized that mere knowledge of the colloid properties of the cell wall constituents is essential for a further study of the effect of the plant growth hormone, whose ultimate effect is upon the plasticity of the cell wall.“<sup>230</sup>

Von Kruyts Labor in Utrecht wechselte Bonner zu Hendrik G. Bungenberg de Jongs Laboratorium für medizinische Chemie in Leiden.<sup>231</sup> Dort arbeitete er weiter zum Pektin und zur Wirkung des Wuchsstoffs auf die Zellwand. „[The] wide spread theory [...] that the g. s. alters directly the charge of the cell wall micelles“ sei inzwischen widerlegt, so Bonner. Van Overbeeks Hypothese zur Hormonaktivität wies er also zurück und suchte nach einer alternativen Erklärung dafür, wie der Wuchsstoff die Zellwandplastizität erhöht.<sup>232</sup> Bonner beschloss, Albert Frey-Wyssling in Zürich zu besuchen statt wie ursprünglich geplant Priestley in Leeds.<sup>233</sup> Der Pflanzenphysiologe

227 Heyn an Bonner, 18. Mai 1934, Bonner Papers, Box 62, Ordner „8: Travel sponsored by the National Research Council, 1934–35“, Caltech Archives Pasadena.

228 Bonner an Morgan, 13. Oktober 1934, Morgan Papers, Box 1, Ordner „3, Bonner“, Caltech Archives Pasadena.

229 Bonner an Morgan, 15. März 1935: „I have however been spending most of the time on the action of g. s. and believe that some interesting things have revealed themselves. There are a considerable number of experiments which have to be put off however until I can again make use of dark rooms at home and have many more plants than is possible here.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 1, HUA Cambridge.

230 Bonner, handgeschriebener Entwurf für den Progress Report für den NRC, März 1935, Bonner Papers, Box 62, Ordner „8: Travel sponsored by the National Research Council, 1934–35“, Caltech Archives Pasadena.

231 Davon berichtete er Morgan am 15. März 1935: „I feel that I have absorbed a considerable amount both of information and of knowledge of new techniques which can be used to investigate the composition of different cell structures (even chromosomes).“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early Correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

232 Bonners Progress Report vom März 1935 für den NRC: „Since it is probable that g. s. does not act directly upon the cell wall various of the possible indirect actions have been considered. In the botanical lab of Utrecht the effect in vitro of g. s. upon the following enzymes under a large number of conditions was investigated; amylase, catecholoxidase, pectinase, protopectinase +? [...] At the behest of Prof. B. d. J. an investigation is being made of the direct + indirect influences of g. s. upon cell permeability.“ Bonner Papers, Box 62, Ordner „8: Travel sponsored by the National Research Council, 1934–35“, Caltech Archives Pasadena.

233 In seinem Brief an Morgan vom 27. April 1935 erklärte Bonner die Vorteile des neuen Plans: „[I]t is better 1. since it will I hope keep the relations with Dr. Heyn in Utrecht better, 2. since I will learn in Zürich 2 techniques which will be of the greatest use, and will learn them with one of the best „masters“ of the said techniques. I have learned here in Leiden a considerable amount about the microscope in chemical analysis, and I can learn more of this, with more botanical application, in Zürich. Then of course, I will learn as much as possible about the use of the microscope in the study of an-isotropic colloid systems.“ Morgan Papers, Box 1, Ordner „3, Bonner“, Caltech Archives Pasadena. Frey-Wyssling schrieb Bonner am 19. November 1934: „I am very glad, that you will try to apply the optics to the coleoptile problem. I am sure that this will

Frey-Wyssling verfügte über wichtige technische Fähigkeiten: „[He] was an expert on the use of the polarizing microscope for the study of cell wall properties.“<sup>234</sup> Und er betrachtete das Studium der Zellwandstruktur und deren Veränderung im Zuge des Wachstums ebenfalls als Ausgangspunkt für die Aufklärung des Mechanismus der Zellstreckung.<sup>235</sup> In der deutschen Publikation der Ergebnisse seiner Arbeit in Zürich erläuterte Bonner: „Die Frage nach der Zellstreckung ist, abgesehen von der ersten, noch unbekanntem Einwirkung des Wuchsstoffes, ein Problem der Zellmembran.“ Daraus ergebe sich folgender Auftrag:

Wenn wir deren Lösung fördern wollen, müssen wir 1. die chemische Zusammensetzung, sowie die kolloidchemische Struktur der betreffenden Membran und 2. die Veränderungen kennen, welche deren Zusammensetzung und Struktur als indirekte Folge der Wuchsstoffeinwirkung erleiden.<sup>236</sup>

Bonner konzentrierte sich auf die Struktur des Zellulosegerüsts, weil er glaubte, dass „gerade die Zellulose die elastischen und plastischen Eigenschaften der jugendlichen Zellmembran bedingt.“<sup>237</sup> Das Zellulosegerüst junger Parenchymzellen müsse man sich als „Gewirr von Zellulosemicellen“ vorstellen (Abb. 4.10, links).<sup>238</sup> Unter dem Polarisationsmikroskop war die Orientierung dieser Mizellen erkennbar: Die Parenchymzellen zeigen „eine ausgeprägte Röhrenstruktur“; die Mizellen liegen ungeordnet in der Zelle (Abb. 4.10, Mitte, d).<sup>239</sup> Die Orientierung der Mizellen ändert sich, stellte Bonner fest, wenn man die Zellmembran künstlich dehnt: Die Parenchymzellen entwickelten eine faserähnliche Struktur (ebd. b). Bei der natürlichen Zellstreckung hingegen bleibe die Röhrenstruktur des Parenchyms erhalten. Dieser „Richtungseffekt“ falle wohl deshalb aus, weil die Zellmembran beim Streckungswachstum nicht nur gedehnt wird, sondern auch neue, quergerichtete Zellulosemicellen einlagere.<sup>240</sup>

---

open us new viewpoints.“ Bonner Papers, Box 62, Ordner „8: Travel sponsored by the National Research Council, 1934–35“, Caltech Archives Pasadena.

**234** Bonner (1994), S. 12. Frey-Wyssling war Mitglied der Nederlandsche Botanische Vereeniging und hatte von Herbst 1928 bis im Sommer 1932 in Medan gearbeitet. Professor Went hatte ihm 1927 eine Stelle an der dortigen Kautschuk-Versuchsstation „Avros“ angeboten. Siehe Frey-Wyssling an Went, 6. Dezember 1928, Archive 79, Ordner „Frey-Wyssling, A.“, NMB Leiden. 1938 wurde er zum ordentlichen Professor für Allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie an der ETH Zürich ernannt.

**235** Frey-Wyssling (1936), S. 282 sprach in dem Zusammenhang von den „Strukturen [...] von denen wir bei der Erforschung des Mechanismus der Zellstreckung ausgehen“.

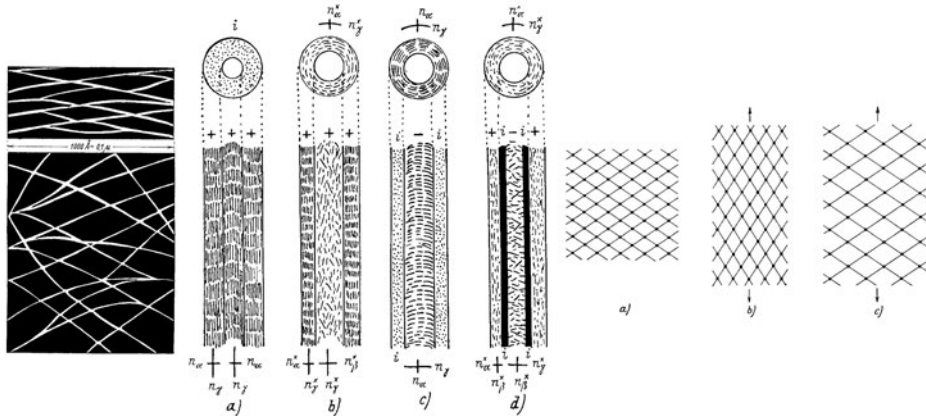
**236** Bonner (1936), S. 378.

**237** Bonner (1936), S. 385.

**238** Bonner (1936), 380. Dass die einzelnen Mizellen zu einem echten Zellulosegerüst verwachsen sind, zeigte Bonner, indem er Zellwände von Haferkoleoptilen je zwei Stunden mit 5 % HCl und 5 % KOH kochte, wodurch alle nicht aus Zellulose bestehenden Teile der Zellwand entfernt wurden. Übrig blieb ein „festes, gleichmäßig zusammenhängendes Zelluloseskelett“ (S. 384).

**239** Bonner (1936), S. 386.

**240** Bonner (1936), S. 408.



**Abb. 4.10** Links: Schema der Mizellarstruktur von Parenchymzellen der Haferkoleoptile (Röhrenstruktur) nach Frey-Wyssling (1936), S. 278. Oben Querschnitt, unten Längsschnitt, weiß = Zellulosegerüst, schwarz = Interzellulärsystem. Mitte: Mizellarstrukturen anisodiametrischer Zellen (S. 277). a) Faserstruktur, b) faserähnliche Struktur, c) Ringstruktur, d) Röhrenstruktur. Rechts: Geometrische Darstellung einer wachstumsfähigen Röhrenstruktur (S. 279): a) ursprüngliche Struktur, b) künstliche Dehnung: keine Vergrößerung der Maschen, c) Streckungswachstum: „die Haftpunkte werden vorübergehend gelöst, die Mizellarreihen gleiten ohne Richtungsänderung übereinander hin. Die Maschen des Mizellargerüsts werden weiter, es entsteht ein Raum für die Intussuszeption neuer Zelluloseketten“.

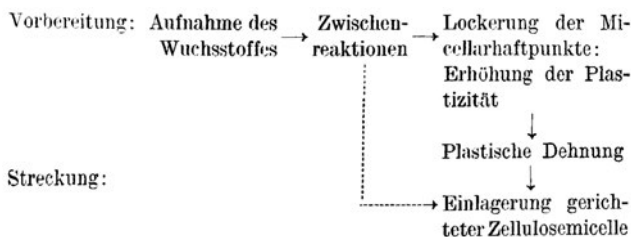
Als Ursache für die Festigkeit des Zellulose-Mizellargefüges kämen grundsätzlich drei Faktoren infrage, erklärte Bonner: „1. die Orientierung der Micelle, 2. die Veränderung des Quellungsgrades innerhalb des Gebietes der ‚begrenzten‘ Quellung. 3. die Lockerung der ‚Haftpunkte‘ des Micellargefüges.“<sup>241</sup> Da sich die Orientierung der Mizellen während des Wachstums nicht ändert, könne man Option 1 ausschließen. Auch die zweite Option erachtete Bonner als unplausibel: Koleoptilzylinder mit demselben Wassergehalt seien ganz unterschiedlich plastisch dehnbar, abhängig davon, ob Wuchsstoff vorhanden ist oder nicht. Übrig blieb Option 3, die Schwächung der Haftpunkte. Frey-Wyssling war geneigt, die Plastizitätserhöhung „auf eine Lockerung der Kohäsionsbindungen zurückzuführen“. Der Wuchsstoff erhöhe die Beweglichkeit der Mizellen gegeneinander (Abb. 4.10, rechts):

Ein wichtiges Moment für das Streckungswachstum ist daher die Überführung des kontinuierlichen Mizellargerüsts in eines mit gegeneinander beweglichen Mizellen [...]. Hierin besteht die von Heyn entdeckte Erhöhung der Zellwandplastizität beim Streckungswachstum. [...] Da die Plastizitätserhöhung eine Folge der Wuchsstoffwirkung ist, wird

241 Bonner (1936), S. 400–401.

man auch die Lockerung der Haftpunkte auf eine indirekte Einwirkung des Auxins zurückführen, die durch das hormonal gereizte Protoplasma ausgelöst wird.<sup>242</sup>

Bonner übernahm Frey-Wysslings „Theorie der Lockerung der Haftpunkte während des Wachstums unter dem Einfluß des Wuchsstoffs“.<sup>243</sup> Er entwarf ein Mechanismus-Schema, laut dem der Wuchsstoff, nachdem er in die Pflanzenzelle gelangt, über mehrere Zwischenschritte die Lockerung der Mizellarhaftpunkte bewirkt und so die Plastizität der Zellwand erhöht. Zusammen mit dem Turgordruck führe die erhöhte Plastizität zur Dehnung der Zellwand. Gleichzeitig würden Zellulosemicellen eingelagert.



**Abb. 4.11** Schema des Mechanismus der Zellstreckung nach Bonner (1936), S. 408.

Trotz des eingehenden Studiums der Zellwand blieb unklar, wie genau der Wuchsstoff die Eigenschaften der Zellwand verändert. „While the ultimate effect of auxin is thus upon the cell wall, we have little information as to the way in which this effect is brought about“, resümierten Went und Thimann 1937.<sup>244</sup> Sicher sei, dass die Wirkung über mehrere Zwischenschritte erfolge. Thimann fasste das bis 1935 gewonnene Wissen zum Wachstumsprozess so zusammen:

Zunächst müsse das Hormon von der Koleoptilspitze in die Wachstumszone gelangen. In einem nächsten Schritt werde der Wuchsstoff inaktiviert oder aufgebraucht.<sup>245</sup> Weiter finde eine Reaktion statt, die durch Sauerstoffmangel und Cyanwasserstoff gehemmt werde.<sup>246</sup> Die nun dehnbare Zellwand werde schließlich durch aufgenommenes Wasser gedehnt.

<sup>242</sup> Frey-Wyssling (1936), S. 280.

<sup>243</sup> Bonner (1936), S. 404.

<sup>244</sup> F. W. Went/Thimann (1937), S. 127.

<sup>245</sup> Bonner/Thimann (1935) zeigten, dass der Wuchsstoff während des Wachstums kontinuierlich verschwindet, wobei das erfolgte Wachstum proportional zur Menge des verschwundenen Wuchsstoffs ist.

<sup>246</sup> Bonner (1933) hatte den Einfluss von Narkotika und Cyaniden auf das Wachstum studiert. Aus der beobachteten Hemmung des Wachstums durch diese Substanzen schloss Bonner (1933), S. 69: „That the growth resulting from growth substance does not occur in the presence of substances which stop meta-

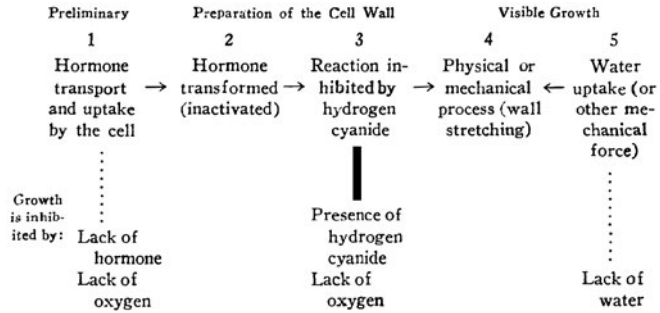


Abb. 4.12 Prozess des Wachstums nach Thimann (1935b), S. 555.

Bonnens und Thimanns Vorgehen zur Identifizierung der Zwischenschritte gleicht dem Heyns von 1931. Sie identifizierten weiter nicht charakterisierte Aktivitäten als Komponenten des Mechanismus aufgrund der Tatsache, dass die An- oder Abwesenheit bestimmter Entitäten diese Aktivitäten hemmt und das Wachstum ausbleibt. Weiter sammelten die Forscher Hinweise auf die temporale Anordnung der Aktivitäten. Zur Unterscheidung der Schritte 2 und 3 in seinem Schema mutmaßte Thimann: „Since the disappearance [of the hormone] is not prevented by hydrogen cyanide it must involve a process other than that which is inhibited by hydrogen cyanide.“<sup>247</sup>

#### 4.4.4 Ein Stoff, viele Aktivitäten – viele Stoffe, eine Aktivität

Nach der Isolierung des Wuchsstoffs in den frühen 1930er-Jahren studierten Forscher\*innen dessen Wirkung in der Pflanzenzelle. Hypothesen zur Aktivität des Wuchsstoffs wie dessen Einlagerung in die Zellwand, die Neutralisierung elektrischer Ladungen oder die Neuausrichtung der Mizellen wurden als unplausibel zurückgewiesen und Zwischenschritte des Vorgangs der Zellstreckung identifiziert. Die unmittelbare Aktivität des Wuchsstoffs war Mitte der 1930er-Jahre aber nach wie vor unbekannt. Als zusätzliche Herausforderung kam hinzu, dass die Annahme (II.a) durch neue Entdeckungen infrage gestellt wurde. Kögl meinte dazu in seinem Vortrag am 6. Internationalen Botanischen Kongress in Amsterdam im September 1935 etwas resigniert:

bolism suggests that the action of growth substance is itself intimately associated with the metabolism of the cell.“

247 Thimann (1935b), S. 554.



Freilich, einfacher sind die Verhältnisse bei näherem Studium nicht geworden. Anfänglich konnte man denken, daß es nur ein einziges Auxin gäbe und daß dessen einzige Funktion die Zellstreckung wäre. Inzwischen hat sich gezeigt, daß es mehrere Auxine gibt, und daß sich ihre Funktion nicht nur auf die Zellstreckung beschränkt.<sup>248</sup>

Die Botaniker\*innen verfolgten diese Entwicklungen aufmerksam. Einer von ihnen bemerkte, eines „der interessantesten und überraschendsten Ergebnisse des Jahres 1935“ sei die Erkenntnis, dass den Wuchs- und Wirkstoffen, „besonders auch den von Kögl und seiner Schule rein dargestellten Auxinen und Heteroauxinen, keine so fest zugeordnete Spezifität in ihrer Wirkung zukommt, als man bisher hatte annehmen müssen“. Außer dem „bisher vor allem studierten Einfluss auf die Dehnbarkeit der Zellmembran“ gehe von diesen Stoffen „noch eine ganze Reihe von anderen Wirkungen“ aus.<sup>249</sup> Gut vier Jahre nach Beginn der disziplinenübergreifenden Kollaborationen zum Wuchsstoff war klar: Dem Auxin kommen mehrere sehr unterschiedliche Funktionen zu, während mehrere Entitäten mit disparater Struktur Zellstreckung auslösen. Thimann schloss daraus: „These findings, as can easily be seen, raise in an acute form the problem of the mechanism of the action.“<sup>250</sup>

Eine dieser Entdeckungen betraf die wurzelbildende Substanz, von der Frits Went Thimann vor seiner Ankunft in Pasadena geschrieben hatte: „Only the very first steps to isolate it have been done, as I am still in search for a good testing method. [...] But if I succeeded in finding a simpler test-method, perhaps we could take up that problem.“<sup>251</sup> Thimann freute sich auf die Untersuchung dieser Substanz.<sup>252</sup> 1934 präsentierte Went eine Methode zur Erforschung der chemischen Natur des wurzelbildenden Hormons ‚Rhizokalin‘. Parallel zur Avena-Einheit (AE) führte er eine „unit of activity in rootfor-

<sup>248</sup> Kögl (1935), S. 843. An dem Kongress gab es eine Sitzung zu Wuchshormonen, an der neben Heyn, Bonner, Thimann und Frits Went auch Hans Fitting, Robin Snow, Leo Brauner und Nicolai Cholodny vortrugen. „Naturally the growth hormones received much attention, and the session devoted to them drew a large attendance“, kommentierte Loehwing (1936), S. 2.

<sup>249</sup> Oehlkers (1936), S. 314.

<sup>250</sup> Thimann (1935c), S. 896. Siehe auch Thimann/Koepfli (1935), S. 101: „The fact that two such different functions as the formation of roots on cuttings and the growth of tissues by cell elongation should be brought about by the specific substance raises interesting questions of mechanism.“

<sup>251</sup> F. W. Went an Thimann, 13. Oktober 1932, Thimann Papers, HUGFP 127-7, Box 2, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge. Dass Went glaubte, es mit einem neuartigen Stoff zu tun zu haben, zeigt seine Bemerkung: „From a viewpoint of mechanics of development in plants it is a very interesting substance, more interesting than the growthsubstance.“

<sup>252</sup> Siehe Thimann an Dukes, 19. Januar 1934, ebd.: „[The work] intrigues me tremendously and I propose to continue work along this line for some time. I am now taking up collaboration with the other man here on a hormone responsible for root formation.“ Thimann vermutete Parallelen zwischen dieser Substanz und dem Wuchsstoff: „It seems clear that the process of rooting is controlled by a hormone, and apparently the substance concerned is of a similar nature to the growth hormone I have been studying. At any rate it is of similar chemical nature, and is apparently also produced in the plant in a similar way.“

mation [...] Root or Rhizocaline Unit (RU)“ ein.<sup>253</sup> Zusammen mit Thimann suchte Went daraufhin nach einer guten Ausgangsressource zur Anreicherung der Substanz. Zu ihrem Erstaunen erwies sich Thimanns partiell gereinigter Wuchsstoffextrakt und Kögls Auxin-a als besonders aktiv im physiologischen Test. In allen untersuchten chemischen Eigenschaften ähnelte Rhizokalin dem Wuchsstoff. Einzig in der physiologischen Aktivität der beiden Stoffe zeigten sich zunächst Unterschiede.<sup>254</sup> Die Inkonsistenz in der Aktivität stellte sich kurz darauf als Artefakt heraus, und nur ein halbes Jahr später argumentierten Thimann und Joseph Koepfli für die Identität des Wuchsstoffs und des Rhizokalins.<sup>255</sup> Hintergrund dafür war eine unerwartete Entdeckung in Utrecht: Kögl, Haagen Smit und Erxleben fanden heraus, dass eines der wachstumsfördernden Hormone im Menschenharn identisch ist mit dem bereits gut bekannten chemischen Stoff  $\beta$ -Indolyl-Essigsäure (oder IAA für Indole-acetic-acid).<sup>256</sup> Diese „längst bekannte Substanz“ ließ sich leicht synthetisieren. Kögls Mitarbeiter\*innen untersuchten die Wirkung des Stoffs im *Avena*-Test: „Wir überzeugten uns nun natürlich zunächst, ob synthetische  $\beta$ -Indolyl-Essigsäure beim Wentschen Pflanzentest wirksam ist; überraschenderweise war dies der Fall, und zwar wirkte das synthetische Produkt ebenso stark wie das aus Harn isolierte neue Wuchsstoffpräparat!“<sup>257</sup> „Definitionsgemäß“ sei demnach auch dieser Stoff als ein „Auxin“ anzusprechen. Nach Absprache mit Professor Went schlugen Kögl, Haagen Smit und Erxleben vor, den Stoff „Hetero-auxin“ zu nennen.<sup>258</sup>

Koepfli und Thimann synthetisierten daraufhin IAA und stellten fest, dass diese auch im Wurzeltest aktiv war.<sup>259</sup> Davon und von seiner Hypothese zur Auxinbiosynthese schrieb Thimann im Januar 1935 einem Briefpartner: „In regard to *Rhizopus sui-*

253 F. W. Went (1934b), S. 450.

254 Thimann/Went (1934).

255 Koepfli war kurz zuvor als assoziierter Professor für Organische Chemie ans Caltech gekommen. Hodes (1985), S. 27: „[T]hey wanted somebody in the chemistry division who was interested in biological areas.“ Für die Stelle habe er sich über seine Erfahrung in der Hormonforschung qualifiziert, so Koepfli: „[I]t was suggested that I might come back, because I had been working on alkaloids and posterior pituitary with Abel at Hopkins, and that I would be in the chemistry department and work back and forth.“ Und so sei es auch gekommen (S. 37): „I got into plant hormones with Kenneth Thimann and Frits Went in the biology division, plant physiology. I did the chemistry and they did the plant testing and whatnot.“

256 Kögl/Haagen-Smit/Erxleben (1934a), S. 91 fanden stickstoffhaltige Kristalle mit einem Schmelzpunkt von 156 °C, die, obwohl sie nicht den „Habitus von Auxin-a oder Auxin-a-lacton“ hatten, physiologisch aktiv waren.

257 Kögl/Haagen-Smit/Erxleben (1934a), S. 93.

258 Kögl/Haagen-Smit/Erxleben (1934a), S. 94. F. A. F. C. Went (1934), S. 226 stimmte dieser Einschätzung zu. Jeder Stoff, der Haferkoleoptilen krümmen lasse, sei ein Wuchsstoff: „Kögl and coworkers have isolated three different crystalline substances, all giving positive reaction in the *Avena* [...] test, and, therefore, being growth-substances.“

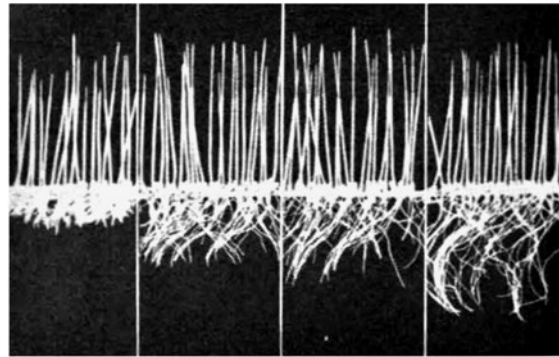
259 Dass sie den Stoff synthetisch hergestellt und nicht etwa aus Pflanzenmaterial extrahiert hatten, betrachteten Thimann/Koepfli (1935), S. 101 als Vorteil. Denn die Möglichkeit einer physiologisch aktiven Verunreinigung, wie sie in den aus natürlichen Quellen gewonnenen Produkten schwer auszuschließen sei, falle bei einer rein synthetischen Verbindung weg; „no doubt therefore remains that, of the factors promoting root formation, this one is identical with that which gives rise to growth by cell elongation“.



durch den Wuchsstoff gehemmt wird.<sup>261</sup> Damals hatte Thimann dem britischen Pflanzenphysiologen Robin Snow geschrieben:

[T]he question of the true identity of the growth-promoting with the bud-inhibiting hormone is still not absolutely settled. Nevertheless, it would be a remarkable coincidence if both were present in the purified preparations, and always in the same ratio, so that the activity of one always paralleled the activity of the other. On this ground alone, apart from theoretical considerations, the identity is highly probable.<sup>262</sup>

„Während das Wachstum des Stengels durch Wuchsstoff gefördert wird, ist das Umgekehrte bei Wurzeln der Fall“, fasste Professor Went die paradoxe Situation zusammen.<sup>263</sup> Kögl warnte deshalb 1934 davor, chemische Stoffe vorschnell über ihre Wirkung im biologischen System zu definieren. Nachdem sich in jüngster Zeit ergeben habe, dass sich die Wirkung der Auxine nicht auf die Zellstreckung beschränkt, müsse man „mit der funktionellen Benennung der einzelnen Phytohormone vorsichtig sein“.<sup>264</sup>



Wurzelhemmung durch Lösungen von Auxin-a.

Verdünnungen pro Liter:

10 γ | 1 γ | 0,1 γ | Kontrolle

**Abb. 4.14** Hemmung des Wurzelwachstums von *Avena*-Keimlingen durch Auxin-a, aus Kögl/Haagen-Smit/Erleben (1934b), S. 106.

<sup>261</sup> Thimann/Skoog (1934), S. 716. Entfernten sie jungen Pflanzen die Endknospen, entwickelten diese rasch Seitenknospen. Setzten sie auf die geköpften Pflanzen aber wuchsstoffhaltige Agarblöckchen, blieb diese Reaktion aus. Sie hielten es deshalb für wahrscheinlich, dass der Wuchsstoff selbst die Ausbildung seitlicher Triebe hemmt. Einen wachstumshemmenden Einfluss des Wuchsstoffs beschrieben schon früher Nielsen (1930) und Cholodny (1931), S. 208: „[Wuchsstoffhaltige Koleoptilspitzen] hemmen ebenso das Wachstum dekapitierter Wurzeln und stellen deren geotropische Krümmungsfähigkeit wieder her.“

<sup>262</sup> Thimann an R. Snow, 1. November 1933, Thimann papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge.

<sup>263</sup> F. A. F. C. Went (1934), S. 229. Die Utrechter Chemiker wiederholen Boysen-Jensens (1933) Experimente und bestätigen: Noch 0,1 γ Auxin-a in einem Liter wässriger Lösung bewirke eine „deutliche Hemmung“.

<sup>264</sup> Kögl/Haagen-Smit/Erleben (1934b), S. 106.

Professor Went schrieb die gegensätzliche Wirkung des Wuchsstoffs den unterschiedlichen Entitäten zu, auf die er wirkt: Bei der Wurzel wirke Auxin „in erster Instanz auf die Querwand, beim Stengel auf die Längswand“. Die Wurzelzellen würden in die Querrichtung gedehnt, was zur Verkürzung der Wurzel führe.<sup>265</sup>

Snow wiederum fand 1935, dass die Wuchsstoffe auch das Kambialwachstum beeinflussen. Dies suggeriere, dass die Wuchsstoffe auf sehr allgemeine Art und Weise wirken: „[I]t may be supposed that these hormones exert some primary effect from which there may follow secondarily either cell extension or cell division or both, according to the nature and condition of the tissue on which they are acting.“<sup>266</sup> Für Thimann machte das die Sache nur spannender: Die Arbeiten der vergangenen Jahre hätten gezeigt, dass die als Wuchsstoffe konzipierten Entitäten an der Realisierung ganz unterschiedlicher physiologischer Phänomene beteiligt sind; an der Zellstreckung, der Wurzelformierung, sowie der Hemmung des Wurzelwachstums und der Knospenbildung. Er schloss sich Snows Interpretation an, dass der Stoff wohl sehr allgemein wirkt: „[W]hich physiological effect is produced depends upon the nature and position of the tissues affected. The actual primary reaction becomes, then, of greater interest than ever. It is a kind of master-reaction governing the activities of the cell.“<sup>267</sup>

Andere Botaniker stellten die bisherigen Ergebnisse der Wuchsstoffforschung infrage. Hans Fitting etwa kritisierte den *Avena*-Test als Nachweis für das Vorliegen des Wuchsstoffs. Der Beweis für die Spezifität des Hafertests stehe noch aus. Von gekrümmten *Avena*-Koleoptilen könne womöglich gar nicht zuverlässig auf die Anwesenheit von Auxin geschlossen werden. Frits Went entgegnete, dass unzählige Tests mit negativen Ergebnissen durchgeführt worden seien:

[I]n Utrecht, Pasadena, and many other laboratories hundreds of chemically pure substances have been tried. In the very few positive cases the presence of minute amounts of auxin as impurity could be proven. Because of the complete specificity to auxin these negative results have not been published.<sup>268</sup>

In derselben Publikation beschrieb Went eine neue Methode des Auxin-Nachweises, den Erbsentest.<sup>269</sup> Die Zweifel an der Aussagekraft der standardisierten Wuchsstofftests räumte dieser Erbsentest indes nicht aus. Söding forderte 1935 die Einschränkung

265 F. A. F. C. Went (1934), S. 230.

266 Snow (1935), S. 357.

267 Thimann (1935c), S. 911. Auf S. 896 mutmaßte Thimann: „[The] action of the hormones involves some very deep-seated kind of catalytic activity, which may lead to a number of different physiological responses.“

268 F. W. Went (1934a), S. 553.

269 Dabei wurden Erbsenkeimlinge längs gespalten und in eine wässrige Lösung gelegt. War die Lösung wuchsstoffhaltig, krümmten sich die gespaltenen Enden einwärts. Laut Faasse (1994), S. 80 diente der Erbsentest genauso wenig als unabhängige Bestätigung des Hafertests, wie der von Bonner entwickelte Zylindertest: „[T]heir adequacy was established with reference to the standard *Avena* test. This test functioned as the basis for establishing the boundaries of the power of these new tests.“

der „fast allgemein herrschende[n] Ansicht, der Hafertest sei unspezifisch und genüge stets zum Wuchsstoffnachweis“.<sup>270</sup> Also prüften Haagen Smit und Frits Went in Utrecht verschiedene Substanzen auf ihre Aktivität im Hafer-, Erbsen- und dem von Bonner entwickelten Zylindertest.<sup>271</sup> Kögl berichtete davon im September 1935 auf dem Internationalen Botanischen Kongress: „Es ergab sich, daß verschiedene beim ‚Hafer-Krümmungs-Test‘ schwach wirksame Stoffe beim Erbsentest eine viel höhere Wirksamkeit zeigen und daß hier darüber hinaus auch zahlreiche Stoffe aktiv sind, die nach dem alten Test als unwirksam befunden werden.“<sup>272</sup> An demselben Kongress wiederholte Söding seine Kritik. Man könne nicht davon ausgehen, dass der Hafertest die Anwesenheit *des Auxins* zuverlässig anzeige:

Es schien klar, dass bei all diesen Arten derselbe Wuchsstoff, das ‚Auxin‘, vorhanden sein müsse. Einige abweichende Ergebnisse [...] fanden demgegenüber keine Beachtung. Neuerdings hat auch Cholodny mit der Lupinus-Wurzel dieselbe Erfahrung gemacht, und Kögl macht die Entdeckung, dass es zwei Auxine und obendrein noch ein chemisch ganz abweichendes ‚Heteroauxin‘ gibt. All diese Erfahrungen legen die Möglichkeit nahe, dass es sich auch im Pflanzenreich nicht nur um einen wirksamen Wuchsstoff handelt.<sup>273</sup>

Wie reagierten die Forscher\*innen in Utrecht und Pasadena auf diese neuen Entdeckungen und Angriffe? Ließen sie die ihrem Projekt zugrunde liegenden feldübergreifenden Annahmen fallen?

#### 4.4.5 Hintertür und Schlüsselbart: neue feldübergreifende These

Nach der Entdeckung des Hetero-auxins verteidigte Kögl zunächst den *Avena*-Test und die damit verbundenen Annahmen (II.) und (II.a): „Wir hatten lange Zeit allen Grund, die Wentsche Reaktion als streng spezifischen Test aufzufassen: die Wirksamkeit der Auxine a und b wurde ja bereits durch kleine Veränderungen im Molekül

<sup>270</sup> Söding (1935a), S. 334. Södings Urteil „unspezifisch“ bezog sich auf die *Artspezifität*, nicht die *Wirk-spezifität*: Pflanzen anderer Arten und Gattungen würden anders auf Wuchsstoff reagieren. So hatte Söding (S. 333) die Anwesenheit von Wuchsstoff analog zum Hafertest geprüft, dazu aber Keimlinge anderer Gattungen verwendet: „Bisher wurden außer *Cephalaria* selbst noch 12 Gattungen von Samenpflanzen mittels dieses Testes untersucht, und überall gelang der Wuchsstoffnachweis ohne weiteres, während der Hafertest mehrere Male versagte.“

<sup>271</sup> Im Zylindertest wurden 1,5 mm lange Zylinder von Wurzeln von *Pisum sativum*, *Helianthus annuus* oder *Avena sativa* in Petrischalen mit Wuchsstofflösung gegeben. Deren Wachstum wurde unter dem Mikroskop gemessen und vom Ausmaß der Längenzunahme auf die Wuchsstoffkonzentration geschlossen. Bonner (1933).

<sup>272</sup> Kögl (1935), S. 842.

<sup>273</sup> Söding (1935b), S. 272.

[...] völlig vernichtet.“<sup>274</sup> Bisher habe man deshalb geglaubt, die Krümmung der Haferkoleoptile würde von der Struktur der Auxine abhängen. „In physiologischer Hinsicht“ sei es „natürlich höchst merkwürdig, daß konstitutionell so verschiedenartige Stoffe wie die Auxine a, b und Hetero-auxin die gleiche Wirkung zeigen.“ Immerhin fanden die Utrechter Chemiker\*innen Hinweise darauf, dass auch beim Hetero-auxin die physiologische Wirkung von der genauen Struktur des Stoffs abhängt. Dies hatte Kögl's Gruppe gleich nach der Entdeckung der wachstumsfördernden Aktivität des Stoffs untersucht: „[V]or allem war es sehr wichtig zu prüfen, wieweit die Aktivität der  $\beta$ -Indolyl-essigsäure spezifisch an ihre Konstitution gebunden ist.“ Natürlich müssten „noch zahlreiche andere verwandte Stoffe dargestellt und geprüft werden“; es lasse „sich aber jetzt schon ersehen, daß es sich bei  $\beta$ -Indolyl-essigsäure wie bei den Auxinen a und b um eine konstitutionsspezifische Wirkung handelt“.<sup>275</sup> Dennoch verdeutliche die Entdeckung des Hetero-auxins, dass sich von der analogen biologischen Wirkung allein nicht sicher auf die Identität von Stoffen schließen lässt. Das habe auch die Forschung zum Follikelhormon gezeigt. Der Biochemiker Edward Charles Dodds, der zum Follikelhormon forschte, äußerte 1934 sogar Zweifel an der Annahme, dass Hormone wirklich streng spezifisch wirken.<sup>276</sup>

Kögl übertrug die neuen Erkenntnisse aus der Auxin- und Follikelhormonforschung auf das Bild vom Schlüssel und Schloss: Das Schloss könne wohl nicht nur durch den „klassischen Schlüssel“ geöffnet werden, sondern auch durch „weniger gut funktionierende Nachschlüssel oder gar Dietriche“.<sup>277</sup> Ein Dietrich sei Hetero-auxin freilich nicht. Dafür schließe es das Schloss zu gut auf. Eher müsse man annehmen, dass es „eine zweite Tür – vielleicht sogar eine Hintertür [gibt], die durch einen eigenen Schlüssel geöffnet wird!“<sup>278</sup> Nun sei zu prüfen, „ob dem Bilde der ‚Hintertüre‘ [...] eine reale Bedeutung zukommt, etwa im Sinne eines zweiten biologischen Weges im Mechanismus der Zellstreckung“. Kögl war also eher bereit, einen zweiten Mechanismus zu postulieren, als die Annahme (II.a) aufzugeben.

Die für die Wirkungsweise von Enzymen aufgestellte These der strukturspezifischen Aktivität lasse sich nun erstmals überhaupt systematisch prüfen. Hetero-auxin und strukturell ähnliche Derivate seien nämlich, anders als Enzyme (oder die Auxine -a und -b), synthetisch leicht herzustellen:

274 Kögl/Haagen-Smit/Erleben (1934a), S. 94.

275 Kögl/Haagen-Smit/Erleben (1934a), S. 93–94.

276 Dodds (1934), S. 988: „The original conception postulated that hormone action was one of the most specific. [...] Here, however, we see compounds of somewhat differing structures which are capable of reproducing the whole phenomenon.“

277 Kögl (1933c), S. 471. Von Nachschlüsseln und Dietrichen sprach Kögl schon 1933, also noch vor der Entdeckung des Hetero-auxins. Bekannt waren damals die beiden sehr ähnlichen Wuchsstoffe Auxin a und b.

278 Kögl/Haagen-Smit/Erleben (1934a), S. 95.

Durch die Hormon- und Vitaminforschung ist das Problem der Spezifität in ein neues Stadium getreten. Während die Enzyme für die Synthese noch ein unerschlossenes Gebiet darstellen, bieten die einfacher gebauten „Biokatalysatoren“ von der Art der Vitamine, der Zoo- und Phytohormone dem Synthetiker bereits die Möglichkeit zur Gewinnung mannigfacher Varianten der von der Natur hervorgebrachten Wirkstoffe.<sup>279</sup>

Also testete ein Mitarbeiter Kögls 1934 die Wirkung strukturell nahe verwandter Derivate von Hetero-auxin.<sup>280</sup> Er fand, „daß die physiologische Wirksamkeit der  $\beta$ -Indolyl-essigsäure, wie die der Auxine a und b in sehr spezifischer Weise mit der Konstitution des Moleküls zusammenhängt“.<sup>281</sup> Die physiologische Wirkung hänge von einigen, aber längst nicht allen Strukturmerkmalen ab:

Es zeigte sich, daß es in den aktiven Molekülen ‚empfindliche Bezirke‘ gibt, bei denen die geringste Änderung eine Dezimierung oder eine Vernichtung der Wirksamkeit zur Folge hat [...]. Im Gegensatz zu den genannten Bezirken sind häufig beträchtliche Teile des Moleküls für die Aktivität verhältnismäßig indifferent, so daß sie zahlreiche Veränderungen zulassen.<sup>282</sup>

Kögl schlug deshalb vor, Annahme (II.a) zu modifizieren. Nicht die Gesamtstruktur der Wuchsstoffe bestimme deren Aktivität, sondern eine bestimmte Kombination von strukturellen Eigenschaften:

(II.b) Stoffe mit den strukturellen Eigenschaften a, b, c wirken auf Zellkomponenten mit den komplementären strukturellen Eigenschaften  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ .

Ganz ähnlich reagierten die Wuchsstoffforscher in Pasadena. Im Anschluss an Kögls Feststellung, dass Auxin-a wie  $\beta$ -Indolyl-essigsäure über eine Säuregruppe in der Seitenkette, sowie einen ungesättigten 5-teiligen Ring verfügt, untersuchte Thimann die Aktivität von Stoffen mit denselben Strukturmerkmalen: Indene-3-essigsäure und Coumaryl-1-essigsäure. Proben dieser Stoffe erbat er sich Ende 1934 von Chemiker-

<sup>279</sup> Kögl/Kostermans (1935), S. 210.

<sup>280</sup> Einen Stoff kategorisierte er als unwirksam, „wenn [er] in einer Konzentration von 1 mg in 20 ccm unserer Verdünnungslösung keine deutliche Krümmung der Koleoptile hervorruft“.

<sup>281</sup> Kögl/Kostermans (1935), S. 209. Bonner berichtete Thimann am 14. September 1934 über Kögls Gruppe: „In general however they are working on substituting on the rings of all three auxines, in order to discover the location of the active portion. Substitution of any small aliphatic group on the benzene ring of indoyl-acetate has no effect on the activity.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 2, Ordner „Bonner, James“, HUA Cambridge.

<sup>282</sup> Kögl/Kostermans (1935), S. 210. Die Merkmale des Schlüsselschafts beeinflusse die Funktionsweise des Schlüssels nicht. Nur die Eigenschaften des Schlüsselbarts seien entscheidend für das Öffnen des Schlosses.



Kollegen.<sup>283</sup> Diese Stoffe waren in den Tests aktiv – für Thimann ein bemerkenswertes Resultat: „[I]t is [...] interesting that the two substances selected both show activity, particularly in view of the large number of substances which have been tested at various times without result.“<sup>284</sup> Zudem könne man ausschließen, dass Stickstoff wichtig sei für die Aktivität der Wuchsstoffe. Im Gegensatz zum Hetero-auxin enthält Auxin-a nämlich keinen Stickstoff.<sup>285</sup> Die Studie lieferte Thimann außerdem weitere experimentelle Belege für die These, dass die verschiedenen Aktivitäten der Auxine auf ein und derselben Reaktion beruhen. Die beiden getesteten Substanzen zeigten nämlich dieselbe Reihe an Effekten wie die Auxine -a und -b und Hetero-auxin:

They both produce cell-elongation, root-formation, root-growth inhibition, and bud inhibition. This strongly conforms the previously expressed view that all these functions arise from one primary reaction in the cell; which physiological effect is produced depends upon the nature and position of the tissues affected. The actual primary reaction becomes, then, of greater interest than ever. It is a kind of master-reaction governing the activities of the cell.<sup>286</sup>

Haagen Smit und Frits Went (der im Sommer 1935 nicht nur zum Botanischen Kongress, sondern auch zur Beerdigung seines Vaters in die Niederlande gereist war) prüften gemeinsam die Aktivität diverser organischer Stoffe in den drei Auxin-Tests.<sup>287</sup> Sie analysierten die Spezifität der Tests und die Aktivität von Stoffen, die in ihrer molekularen Architektur stärker von  $\beta$ -Indolyl-essigsäure abwichen. Aus den Daten leiteten sie Hinweise auf die für die Transportfähigkeit und Zellstreckungsaktivität relevanten Strukturen ab.<sup>288</sup>

Ihrer Meinung nach sollten nun weitere Substanzen auf ihre physiologische Aktivität geprüft werden. Zusätzliches Wissen über die physikalischen und chemischen Eigenschaften der aktiven Stoffe sei bei der Aufklärung ihres Wirkmechanismus be-

---

**283** An Max Rüdiger schrieb Thimann am 6. November 1934: „It is required for a biological test and one or two milligrams would be sufficient.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner „Early correspondence, 1929–1935“, HUA Cambridge. Tadeus Reichenstein bat er am 5. März 1935 um eine Probe von Cumaryl-1-Essigsäure: „I am anxious to obtain a small sample of this substance for a biological test, and am therefore writing to ask whether it would be possible for you to spare me a little of your preparation.“ Bonner hatte Thimann am 31. Oktober 1934 gewarnt: „I am glad to hear that you are trying to spot the active portion of indole acetic acid. As I probably told you before, Haagen-Smit said that he is also at this, so you had better hurry.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 2, Ordner 1, HUA Cambridge.

**284** Thimann (1935c), S. 910.

**285** Thimann (1935c), S. 897.

**286** Thimann (1935c), S. 897.

**287** Professor Went starb wenige Wochen vor dem Beginn des Kongresses in Wassenaar, wohin er nach seiner Emeritierung als Botanik-Professor im Sommer 1934 gezogen war. Rendle (1935), S. 297.

**288** Haagen Smit/Went (1935), S. 855: „It is obvious that the pyrrol nucleus in indole-acetic acid plays an important part in the polar transport of a substance. Substitution or opening of this nucleus therefore reduces the activity in the avena bending test.“

stimmt hilfreich.<sup>289</sup> Went und Haagen Smit glaubten, dass die Eigenschaften, die in allen wirksamen Stoffen gleichermaßen vorkommen, die Hormonwirkung ermöglichen. In einem gemeinsamen Artikel machten Koepfli, Thimann und Went diese Annahme explizit. Ausgangspunkt ihres Arguments war die Beobachtung, dass neben den Auxinen verschiedene weitere Substanzen Wachstum auslösen und dass diese gemeinsame Merkmale aufweisen. Eine Analyse dieser gemeinsamen Eigenschaften berge großes Potenzial:

[A]n analysis of these [characteristics] provides a first step in attacking the fundamental problem of the relations between chemical structure and physiological activity. This relation has in recent years been attacked in a number of other fields, usually involving physiological processes in animals.<sup>290</sup>

Die Aussicht, über solche Studien die Struktur-Aktivitäts-Beziehung zu klären, motivierte Koepfli, zu Pflanzenhormonen zu forschen.<sup>291</sup>

Thimann, der im Herbst 1936 nach Harvard wechselte, kooperierte für diese Studie weiterhin mit Went und Koepfli.<sup>292</sup> Went hatte Ende 1935 entschieden, die Struktur-Aktivitäts-Beziehung vertieft zu studieren. Er teilte Thimann mit, Kögl habe ihm mitgeteilt, dass er sich aus der Forschung zu Derivaten der Hetero-auxine und anderen organischen Säuren der Wachsförderung zurückziehen werde und das Feld ihnen überlassen wolle. Zu dem weiteren Vorgehen schrieb Went:

In a few days Koepfli and I will talk the problem over and fix a program according to which we will start the attack. He is all in favor of taking it up. I suppose that you also want to take up part of it. Will I send you our program with all points that will be investigated here and the points which can not be taken up as yet? You will have some additional suggestions I suppose. This must be well organized, because it will cost years I suppose.<sup>293</sup>

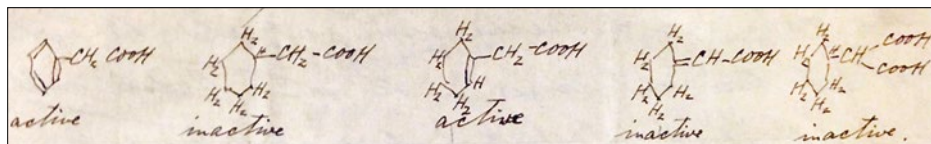
<sup>289</sup> Haagen Smit/Went (1935), S. 855: „Then it will be interesting to compare the physical and colloidal chemical behaviour of these substances, which might throw some light on the mechanism of the activity of the growth substance in plants.“

<sup>290</sup> Koepfli/Thimann/Went (1938), S. 763.

<sup>291</sup> Koepfli, zitiert in Hodes (1985), S. 37: „I became interested in using plant physiology and their testing methods as a tool to work on physiological activity and structure.“

<sup>292</sup> Went schrieb Thimann, der seit Herbst 1935 als Gastforscher an der Harvard University arbeitete, am 31. Januar 1936: „I for myself am sure that you will do very important work, and I know that never controversies between us will come up. We are standing on one common base, to which both you and I contributed, and using that as a starting point we never can come into conflict. It is very likely that our geographical separation will result in different lines of attack, but that will be an advantage, because it will broaden the field.“ Thimann erzählte Went am 21. Dezember 1935 von dem Angebot einer Assistenzprofessur für Pflanzenphysiologie, „interpreting the word Plant in the broadest possible sense to cover everything from Sequoia to bacteria“. Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Odner 2, HUA Cambridge.

<sup>293</sup> Went an Thimann, 28. Dezember 1935, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Odner 2, ebd.



**Abb. 4.15** Ausschnitt aus Wents Brief an Thimann vom 20. November 1936, Thimann Papers, Box 127, Ordner 5, UCSCA Santa Cruz. Die abgebildeten Strukturformeln samt Angabe der Aktivität kündigte Went mit den folgenden Worten an: „We have most interesting results: in Pea-test is:“

Anfang 1937 begann Koepfli damit, den Artikel zu der Studie abzufassen.<sup>294</sup> Im Juni lag ein erster Entwurf vor. Der Caltech-Biochemiker Borsook und Linus Pauling, der die Leitung der Chemie-Abteilung von Noyes übernommen hatte, kommentierten den Entwurf wohlwollend: „Pauling has read the paper and seems to like it very much [...]. Friend Borsook also read it and was really very well disposed.“<sup>295</sup> Anfang 1938 erschien der Artikel schließlich im *Journal of Biological Chemistry*. Mit ihrer Studie verfolgten Koepfli, Thimann und Went eigenen Angaben nach ein doppeltes Ziel. Erstens untersuchten sie die Beziehung zwischen der Struktur und Aktivität chemischer Stoffe anhand biologischer Tests. Zweitens versuchten sie, von den Eigenschaften der aktiven Stoffe auf die Eigenschaften der Entitäten zu schließen, mit denen sie interagieren:

[O]n the one hand, the plant is used as a test object for bioassay to study the relation between chemical structure and physiological activity; on the other, the knowledge thus obtained is used in gaining a better understanding of the physiology of growth in plants. Thus a knowledge of the essential chemical structure of the growth substances should contribute to a knowledge of the substrates with which they react.<sup>296</sup>

Die Autoren waren überzeugt: Die relevante Eigenschaft für die Reaktion der Hormone mit Zellbestandteilen ist deren molekulare Struktur. Die feldübergreifende Annahme (II.b) schien sich zu bestätigen. „[I]n reality activity evidently depends upon a combination of structural characteristics.“<sup>297</sup> „The primary growth-promoting activity“, so fassten Thimann und Went ihre Erkenntnisse zusammen,

is connected with the presence of: 1) the double bond, or aromatic unsaturation; 2) a carboxyl group, free, or if esterified, readily hydrolyzable; 3) a ring system, either 5-membered

<sup>294</sup> Went schrieb an Thimann am 1. Januar 1937: „In the following months we will be able to collect more data [...]. A few compounds with embarrassing activity (e.g. po-nitro-trans cimamic acid) are not active upon retesting.“ Thimann Papers, Box 127, Order 5 „Correspondence Went, Frits W.“, UCSCA Santa Cruz.

<sup>295</sup> Koepfli an Thimann, 7. Juni 1937, Thimann Papers HUGFP 127.6, Box 6, Ordner „I-K“, HUA Cambridge.

<sup>296</sup> Koepfli/Thimann/Went (1938), S. 764.

<sup>297</sup> Koepfli/Thimann/Went (1938), S. 778. Hervorhebung im Original. Die Autoren verwiesen wie Kögl auf ähnliche Funde bei der Untersuchung anderer Hormone: „A striking example of this thesis is afforded by the apparent lack of chemical relationship in the estrogenic substances.“

(auxin a and h), aromatic (naphthyl or phenyl), or a combination of both (indole, indene, etc.); 4) a minimum distance of at least one C atom between the carboxyl group and the ring; 5) a very definite steric structure, since in the one case studied the cis-compound is active, the trans-compound not.<sup>298</sup>

Damit mutmaßten sie über die für die Aktivität der Wachstoffsstoffe entscheidenden Strukturelemente und füllten Annahme (II.b) mit konkreten Angaben.

## 4.5 Bewertung der Phytohormonforschung

Wie bewerteten die Akteure selbst ihre Forschung zum pflanzlichen Wuchshormon und wie wurde ihre Forschung von Dritten beurteilt? Diesen Fragen geht dieses letzte Unterkapitel nach.

### 4.5.1 Ein Hoch auf die interdisziplinäre Kooperation

„Mit den Arbeiten bin ich sehr zufrieden“, schrieb Kögl Ende 1932 seinem Amtsvorgänger Ružička, „das neu eroberte Gebiet der pflanzlichen Wachstoffsstoffe macht mir viel Freude.“<sup>299</sup> Die Professoren Kögl und Went präsentierten ihre Forschung ab 1932 mehrfach gemeinsam und vor fachfremdem Publikum: Aufsätze des Botanikers Went erschienen im *Chemisch Weekblad* und in der *Chemiker Zeitung*, und der Chemiker Kögl hielt den Abschlussvortrag am Botanikerkongress 1935. Zur Naturforscherversammlung 1932 wurden die beiden wie zum 1933er-Jahrestreffen der British Association for the Advancement of Science gemeinsam eingeladen. Der Ausschuss für die 92. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte erachtete es als „besonders zeitgemäss“, dass „in einer kombinierten Sitzung der entsprechenden naturwissenschaftlichen und medizinischen Abteilungen über ‚Die Wachstoffsstoffe‘ Bericht erstattet und diskutiert würde.“<sup>300</sup> Professor Went wurde gebeten, „das erste botanische Referat über jenes wichtige Thema zu übernehmen“, bevor Kögl die Frage vom chemischen Standpunkt aus behandeln sollte. Nach der Versammlung bedankte sich der Sekretär der Gesellschaft überschwänglich für die Beiträge:

Ihre Forschungen über die Bedeutung des Wachstoffsstoffes für Wachstum, photo- und geotropische Krümmungen haben nicht nur in den Kreisen Ihrer engeren Fachgenossen, sondern bei allen Naturwissenschaftlern höchstes Interesse und Bewunderung erregt. Gaben

<sup>298</sup> Went/Thimann (1937), S. 140.

<sup>299</sup> Kögl an Ružička, 28. Dezember 1932, NL Ružička, Hs 1190: 458, ETHA Zürich.

<sup>300</sup> Rassow an Went, 12. März 1932, Archief Nr. 79, Ordner 1, NMB Leiden.

sie uns doch ganz neue Einblicke in die Wirksamkeit der Naturkräfte und damit für das ganze organische Leben.<sup>301</sup>

Die Kooperation von Chemie und Biologie wurde als etwas Besonderes wahrgenommen. Das zeigt auch ein Kommentar zu Kögls Vortrag am 6. Internationalen Botanischen Kongress drei Jahre später:

Hier haben wir ein Beispiel vor Augen wo nicht nur Gelehrte verschiedener Nationalität, sondern ebenfalls aus verschiedenen Disziplinen in schönster Harmonie zusammenarbeiten; hier aus der Organischen Chemie und der Botanik, um mit vereinten Kräften etwas tiefer in die Geheimnisse der Natur vordringen zu können.<sup>302</sup>

Auch Morgan war glücklich, das Wuchsstoffprojekt nach Pasadena geholt zu haben. Die Arbeit in der Biochemie, Biophysik und Allgemeinen Physiologie „has been progressing satisfactorily, and we feel we were fortunate in having selected good men“.<sup>303</sup>

Als Kögl 1933 erfolglos versuchte, Frits Went als Kollaborationspartner zu gewinnen, berichtete er dem Gremium, das sich mit der Nachfolge Professor Wents befasste, von der Phytohormonforschung, die auch in Zukunft ein wichtiger Teil seiner Arbeit sein werde. Dieses Gebiet sei der Chemie durch die Forschungen Frits Wents überhaupt erst zugänglich gemacht worden. Es liege auf der Hand, dass es für die Entwicklung sowohl der Pflanzenphysiologie als auch der Organischen Chemie sehr wichtig sei, dass Went seine Arbeit an der Universität Utrecht fortsetzen könne. Er als Chemiker wäre sehr froh, wenn es gelänge, ihn an die Universität zu binden.<sup>304</sup> Diese Episode unterstreicht, wie sehr Kögl die botanische Expertise schätzte und welche Bedeutung er dieser für seine Forschung zusprach.

Kollaborationen waren ein zentraler Bestandteil der Pflanzenhormonforschung in Utrecht wie in Pasadena. Das zeigt sich besonders in Situationen, in denen sich die Beziehungen änderten. Nachdem Thimann ein Stellenangebot aus Harvard bekommen hatte, schrieb ihm Frits Went: „I would hate to see you go from here; I think we had a very good and fruitful cooperation, which I could not wish any better.“<sup>305</sup> Derweil meldete sich Morgan bei Thimann mit dem Hinweis: „Dr. Koepfli is very keen to have you back to work in collaboration with him and I need not point out to you the importance at present of carrying the chemical side of the work in conjunction with the purely

301 Rassow an Went, 18. Oktober 1932, ebd.

302 Schoute (1936), S. 107.

303 Morgan an Mason, 15. Mai 1933, Morgan Papers, Box 1, Ordner 40, Caltech Archives Pasadena. Die Forschung zu Hormonen und zur Physiologie des Zentralnervensystems betrachtete er als „the two fields which at present are the most progressive and hopeful“.

304 Kögl an die biologische Arbeitsgruppe der Fakultät für Mathematik und Naturkunde, 20. April 1933, Archive 79, Ordner 1, NMB Leiden.

305 Went an Thimann, 10. Dezember 1935, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 1, HUA Cambridge.

physiological work done in the laboratory.“<sup>306</sup> Thimann tendierte dazu, die angebotene Assistenzprofessur in Harvard anzutreten, machte in seiner Antwort an Went aber klar: „[T]he one point against it that I shall be breaking up partnership with you, and also with Koepfli. To be doing that just at the most fruitful stage is a great shame, and that is the one thing I am very sorry about.“<sup>307</sup> An Koepfli hatte er einige Tage zuvor geschrieben, dass die Zusammenarbeit mit ihm und Went das Hauptargument für eine Rückkehr nach Pasadena wäre.<sup>308</sup>

Noch im Frühjahr 1936 bot Thimann dem Utrechter Chemiker Haagen Smit eine Stelle in Harvard an: „I have a new laboratory in Plant Physiology and it would give me great pleasure if it could be arranged that you spend next year here. Perhaps we could collaborate on some problem of mutual interest.“<sup>309</sup> Er hoffe auf eine ergiebige Zusammenarbeit.<sup>310</sup> Nach dem Jahr in Harvard kehrte Haagen Smit nicht nach Utrecht zurück, sondern trat am Caltech eine für ihn geschaffene Professur für Bio-organic Chemistry an. Caltechs Biologen und Chemiker hatten sich für die Schaffung dieser Stelle eingesetzt. Linus Pauling befürwortete den Stellenantrag der Caltech-Abteilungen für Chemie und Biologie an die Rockefeller Foundation in einem Memorandum:

From our point of view the need of having someone here working in organic chemistry along the lines of the very successful work which the plant physiologists are doing is perfectly obvious. Harvard took Thimann away from us. He was a very important link between chemistry and biology. He would gladly have stayed here but we could not attempt to compete financially with the offer made to him by Harvard. It so happens that Dr. Haagen Smit, of Utrecht, who has been working with Kogl and has done outstanding work on the plant hormone, is probably available at present. [...] With assistance of his kind we could make the work in plant physiology outstanding. I may add that Haagen Smit is a

<sup>306</sup> Morgan an Thimann, 30. Dezember 1935, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 2, ebd.

<sup>307</sup> Thimann an Went, 21. Januar 1936, ebd. Thimann fuhr fort: „I do not know whether we can hope to collaborate to any extent by mail, but I certainly hope very much that we can keep in close touch, if only to avoid duplication of research problems.“ Nach Thimanns Entscheidung, in Harvard zu bleiben, schrieb Morgan am 5. Februar 1936: „We wish you great success in your work at Harvard and anticipate that Went and yourself will still collaborate insofar as your distance apart may make it possible.“ Ebd.

<sup>308</sup> Thimann an Koepfli, 10. Januar 1936: „I have much enjoyed working with you: our cooperation was only just beginning + had big possibilities. Also working with Went was going on nicely + we had, I think, achieved a good deal in the time we had been together.“ Ebd. An das Ideal der Zusammenarbeit appellierten später im selben Jahr Thimann und Went, als sie sich dagegen wehrten, dass das Verfahren zur Herstellung von Hetero-auxin patentiert wird: „[The discovery and working out of the nature and role of rootforming substances] has been achieved only by co-operation and the free interchange of information.“ Die Patentierung würde nicht im Einklang mit dieser Tradition stehen. Siehe Thimann und Went an das U. S. Patentamt, 25. September 1936, ebd.

<sup>309</sup> Thimann an Haagen-Smit, 28. Mai 1936, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 1, ebd.

<sup>310</sup> Thimann an Redfield, 10. August 1936: „I look forward a good deal to his coming and believe we can collaborate very usefully.“ Ebd.

trained organic chemist but he has always been in close touch and collaboration with the work in plant physiology.<sup>311</sup>

Dass die Naturstoffforschung ein zukunftsträchtiges Forschungsgebiet war, das in den USA dringend gefördert werden sollte, glaubte auch Weaver. 1936 mahnte er:

[D]evelopments within the United States of the whole divisional program are being and will continue to be critically limited by the weakness in this country of those fields of chemistry which should contribute most directly to biological studies. [...] this remark applies with full force to the organic structural chemistry of natural substances. This field has been notably developed in Europe, with important centers in Germany, at Danzig, Oxford, Zurich, Amsterdam, Edinburgh and London. [...] The division hopes to play some role in remedying the situation, and it has as its aim for the immediate future, assistance to the development of such work at the California Institute of Technology.<sup>312</sup>

Die Schaffung der Stelle für Haagen Smit erfolgte im Zuge dieser Bemühungen, die physiologisch-chemische Erforschung von Naturstoffen am Caltech zu stärken.<sup>313</sup> Die Erfolge des interdisziplinären Kooperierens pries Haagen Smit 1938 in einem populärwissenschaftlichen Beitrag. Durch die gemeinsamen Anstrengungen von Botaniker\*innen und Chemiker\*innen hätten sich mehrere fundamentale Probleme lösen lassen.<sup>314</sup> Auch Kögl arbeitete weiterhin mit Biolog\*innen zusammen und erhielt dafür die finanzielle Unterstützung der Rockefeller Foundation.<sup>315</sup>

---

**311** Memorandum von Pauling, undatiert, Morgan Papers, Box 1, Ordner 40, Caltech Archives Pasadena. Pauling verfasste diese Zeilen für einen Antrag der Caltech-Abteilungen für Chemie und Biologie an die Rockefeller Foundation. In dem Bericht „Activities in the Natural Sciences, The Rockefeller Foundation, 1933–1938“ steht zu dem Projekt auf S. 25: „[A] development in organic chemistry was planned at Pasadena that would co-ordinate and supplement the existing strength in related fields, including those formally allotted to biology, under a threefold program. (1) Descriptive and preparative organic chemistry, (2) Molecular structure of organic compounds, (3) Bio-organic chemistry – the isolation, analysis, and synthesis of physiologically important substances.“ Rockefeller Foundation records, Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 2, Ordner 10, RAC North Tarrytown.

**312** Weavers Progress Report „Natural Sciences Program in Experimental Biology“ vom 16. Mai 1936, S. 10–11. Weaver Papers, Series 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

**313** Laut Bonner begrüßte Morgan Haagen Smit mit dem Auftrag: „Work hard, make biology chemical, have many good students, find out a lot.“ Bonners Bemerkungen „on the occasion of the retirement party for Arie Jan Haagen-Smit“ von 1971, Historical File on Arie J. Haagen-Smit, Ordner „Folder Z-individuals, Articles about Haagen-Smit 1965–1974, Biographical Data“, Caltech Archives Pasadena.

**314** Haagen-Smit, „Facts for Farmers. Growth of Plants“, *Netherlands-American Digest* vom 15. November 1938, S. 11.

**315** Ihm wurden Mittel zur Besoldung einer Arbeitskraft aus der Medizin und Botanik bewilligt. Bei Haagen Smit erkundigte sich Kögl am 10. Oktober 1939, ob er ihm einen Botaniker empfehlen könne, – obwohl er sich natürlich vorstellen könne, dass gerade keiner der in die USA ausgewanderten Niederländer erpicht darauf ist, nach Europa zurückzukehren. Haagen-Smit Papers, Box 14, Ordner 2, Caltech Archives Pasadena.

Die an der Wuchsstoffforschung beteiligten Akteure bewerteten ihre Kollaborationen also durchweg positiv. Von ihren Kolleg\*innen aus der Pflanzenphysiologie und Organischen Chemie wurden sie für ihre Entdeckungen gefeiert.<sup>316</sup> Otto Warburg bedankte sich bei Professor Went für dessen Vortrag über die Bedeutung der Auxine für das Pflanzenwachstum mit den Worten, der Vortrag sei „ein Ereignis in unserer Gelehrtenkolonie hier“ gewesen.<sup>317</sup> Kögl wurde 1933 an der 46. Hauptversammlung des Vereins Deutscher Chemiker in Würzburg die Emil-Fischer-Denkmedaille verliehen, und Thimann wurde 1936 mit dem Stephen Hales Prize ausgezeichnet, „for his contributions to our knowledge of the chemistry and physiological significance of the growth hormones of plants“.<sup>318</sup> Im selben Jahr verlieh die Universität Stockholm Kögl die Scheele-Medaille für Biochemische Forschung.<sup>319</sup> Im Jahr davor war Kögl neben Butenandt zudem als Direktor des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biochemie gehandelt worden.<sup>320</sup> Er hatte sich den Ruf eines Pioniers auf dem Gebiet der „Biochemischen Spurenforschung“ erarbeitet, der „Aufsuchung und Gewinnung von Mikromengen neuartiger chemischer Individuen aus Makromengen natürlicher Rohstoffe“.<sup>321</sup> Erleben wurde im Sommer 1939 zur Privatdozentin befördert. Sie sollte Studierende in den neueren Arbeitsmethoden der Organischen Chemie, insbesondere der präparativen Mikrochemie unterrichten.<sup>322</sup>

Nachwuchswissenschaftler aus aller Welt besuchten Kögls Laboratorium in Utrecht, um die mikrochemischen Methoden zu lernen, darunter der amerikanische Biochemiker Edward Tatum, dem wir im nächsten Kapitel wieder begegnen werden.<sup>323</sup>

**316** Die disziplinenübergreifenden Kooperationen mögen durchaus als Vorbild für andere Kooperationen von Botanikern und Chemikern gedient haben. Robin Snow etwa erzählte Thimann am 15. November 1933: „[W]e are trying (with the help of an organic chemist) to make a strong extract of auxin from wine.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 1, HUA Cambridge.

**317** Warburg an Went, 29. April 1932, Archive 79, Ordner „Warburg, Otto“, NMB Leiden.

**318** Anonymus (1937a), S. 222. Außerdem fiel Thimanns Wahl zum Assistenzprofessor in Harvard einstimmig aus. Das habe zu seiner Entscheidung beigetragen, die Stelle in Harvard anzunehmen, erklärte Thimann Went am 21. Januar 1936, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 2, HUA Cambridge.

**319** Kögl (1936).

**320** Karlson (1990), S. 99–100 zitiert aus der Niederschrift des Verwaltungsausschusses der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft vom 9. April 1935: „In einer Sitzung des Verwaltungsrates vom April 1935 wurden [...] Kögl (Utrecht) und Butenandt (Danzig) genannt. Dazu erklärte der Vertreter des Ministeriums, Professor R. Metzger, dass Professor Butenandt aus politischen Gründen für diese Stellung nicht in Frage käme. Professor Kögl sei durch langfristige Verträge in Holland gebunden und nicht abkömmlich.“

**321** Walden (1941), S. 4.

**322** Brief des Sekretärs der Faculteit der Wis- en Natuurkunde an das Kollegium der Kuratoren der Universität, 5. Mai 1939, 59 Rijksuniversiteit Utrecht, college van curatoren, 1162/3285/1162, UA Utrecht.

**323** Siehe „Activities in the Natural Sciences, The Rockefeller Foundation, 1933–1938.“ Auf S. 154 steht zu Tatoms zwölfmonatigem Aufenthalt bei Kögl: „Tatum studied the technique of isolation and identification of growth factors under Kögl.“ Auf S. 150 ist zu F. W. Quackenbushs Besuch bei Kögl vermerkt: „Quackenbush, an instructor in Agricultural Chemistry at Wisconsin, studied micro-organic chemistry of certain biological compounds.“ Auf S. 191 begegnen wir einem weiteren Gast Kögls: „J. Dagys, Senior Assistant in Plant Anatomy and Physiology, University of Kaunas, studied the action of biotin and other growth sub-



Auch am Caltech zog die Pflanzenhormonforschung zahlreiche Besucher an. Bonner notierte stolz: „[P]ostdoctoral fellows and visiting professors from not only the rest of the United States, but also from as far away as Moscow, Tokyo, Paris and Canberra converged upon Pasadena, the center of the new enlightenment.“<sup>324</sup> Das Caltech habe sich in Amerika als das Zentrum der Pflanzenhormonforschung etabliert, ein Feld, das moderne Pflanzenphysiologen nicht mehr ignorieren können.<sup>325</sup> Thimann und seine neue Forschungsstätte Harvard sah der Biophysiker Robert Emerson als zweites Zentrum der US-Pflanzenhormonforschung.<sup>326</sup>

Im Einklang mit dem positiven Urteil der Fachgenossen erachtete die Rockefeller Foundation die Wuchsstoffforschung als förderwürdig und finanzierte eine Reihe von Projekten zu Pflanzenhormonen. „The NS has an interest in the field of the growth substances and is supporting various activities in this field in other centers“, heißt es in einem internen Formular von 1940.<sup>327</sup> So erhielt das Connecticut College for Women 22 000 Dollar „towards the cost of building a research greenhouse and dark constant temperature and humidity rooms for research in plant hormones.“<sup>328</sup> Diese Forschung leitete George Avery, der von Boysen Jensen und Frits Went in die Wuchsstoffforschung eingeführt worden war. Zu den unterstützten Forschern gehörte auch William J. Robbins, der 1938 Direktor des New York Botanical Garden und Professor für Botanik an der Columbia University wurde. Robbins erhielt insgesamt 32 000 Dollar, um das nötige Equipment für seine „researches on vitamins and related substances in plant growth“ durchführen zu können.<sup>329</sup> Ende der 1930er-Jahre wurde an zehn weiteren amerikanischen Institutionen zu Pflanzenhormonen geforscht.<sup>330</sup> Die hier betrachtete

---

stances on isolated embryos and seedlings of higher plants.“ Rockefeller Foundation records, Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 2, Ordner 10, RAC North Tarrytown.

**324** Bonner, „Frits Warmolt Went“, Bonner Papers, Box 20, Ordner 30, Caltech Archives Pasadena.

**325** Bonner et al. (1981), S. 22–23: „[T]he whole field of plant hormones [...] was the beginning of a new kind of plant physiology, and Caltech was the home of it. Everybody who worked in modern plant physiology had to come to Caltech, in order to participate and learn about the great new findings in plant hormones.“

**326** Emerson an Thimann, 6. Januar 1939: „From Harvard and from Pasadena comes a steady stream of reprints about plant hormones, reflecting the industry of yourself, your colleagues and your pupils. I glance over each one in amazement at what all of you appear to be accomplishing.“ Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 4, „Correspondence D, E, F, G“, HUA Cambridge.

**327** Beschluss vom 5. Januar 1940. Im Beschluss vom 17. Mai 1935 wird die Bedeutung der Hormonforschung erläutert: „Already important human applications are being made, and the hormones promise to play an increasingly important role in plant and animal breeding in medical science, and in our understanding of human behavior.“ Rockefeller Foundation records, 200 D, FA 386, Box 135, Ordner 1665, RAC North Tarrytown.

**328** Im Beschluss vom 17. Mai 1935 wurden die ersten 10 000 Dollar zugesprochen.

**329** Beschlüsse vom 21. März 1938 und 15. November 1940, Rockefeller Foundation records, 200 D, FA 386, Box 133, Ordner 1652 und *Grants in Aid* Nr. 272, 288, 331, 383, RAC North Tarrytown.

**330** Avery, „Institutions visited, doing plant hormone work“, angehängt an seinen Brief an Hanson vom 22. April 1940: F. G. Gustafson von der University of Michigan „and two or three graduate students are working on the extraction of growth substances from plant material“; an der University of Chicago studierte E. J. Kraus mit zwei Mitarbeitern „abnormal differentiation of tissues in response to the application of

Forschung stieß also viele weitere Projekte an. Wie aber stand es um die Akzeptanz der von ihnen aufgestellten und im Laufe der Zeit modifizierten feldübergreifenden Thesen?

#### 4.5.2 Beziehung zwischen Struktur und Aktivität

Die Existenz pflanzlicher Hormone war am Ende der Zwischenkriegszeit unbestritten, und die Wuchsstoffforschung galt als „Hauptdomäne der pflanzlichen Hormonforschung“. Dank einer Reihe glücklicher Entdeckungen war dieses Forschungsgebiet laut dem populärwissenschaftlichen Buch *Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften* Ende der 1930er-Jahre „fast schon zu einer besonderen Wissenschaft ausgewachsen“.<sup>331</sup> In einer Überblicksdarstellung schrieb der Chemiker Richard Kuhn, die pflanzlichen Wuchshormone könne man nicht wie die Fermente „an ihren Wirkungen im Reagensglas erkennen“, sondern nur „am lebenden Pflänzchen selbst“.<sup>332</sup> Physiologische Tests zählten zu den etablierten Methoden der Organischen Chemie. Für den Chemiker Paul Walden bedeutete es

einen gewaltigen Schritt vorwärts, daß man zur Erkennung solcher „Wirkstoffe“ die physiologische Wirksamkeit derselben heranzog und physiologische Testmethoden ausarbeitete, die, an Stelle der (genaueren) physikalischen Methoden, durch ihre konstitutionsspezifische Empfindlichkeit die Anreicherung und Reinheit des betreffenden Stoffes anzeigten. Hier war es die Zusammenarbeit der Biologen und Physiologen mit dem Chemiker bzw. organischen Synthetiker, welche auf dem Gebiete der organischen Chemie zu einer „Wissenschaft“ bzw. „Technik der fünften Dezimale“ hinüberleitete.<sup>333</sup>

Kögls Arbeit zum Pflanzenwuchsstoff führte Walden als Beispiel für eine besonders erfolgreiche Anwendung dieser Methode auf. Für ihn war klar, dass die im physiologischen Test wirksamen Stoffe ihre Wirkung aufgrund ihrer Konstitution entfalteten, und auch für Kuhn stand außer Frage, dass „eine bestimmte biologische Wirkung [...]

---

several synthetic growth substances“; „G. K. K. Link and two associates aim to discover naturally produced causal agents of abnormal growth.“ Pflanzenhormonforschung betrieben weiter Dr. R. L. Weintraub an der Smithsonian Institution, A. J. Riker von der University of Wisconsin, Dr. W. Beck vom Institutum Divi Tomae, W. Stewart am U. S. Department of Agriculture, H. G. du Buy an der University of Maryland. Am Boyce Thompson Institute schließlich arbeiteten P. W. Zimmerman und F. Wilcoxon zur Chemie synthetischer Hormone. 200 D, FA 386, Box 135, Ordner 1666, ebd.

331 Bavink (1940), S. 396.

332 Kuhn (1937), S. 226.

333 Walden (1941), S. 4–5. Walden übernahm einen Ausdruck K. Quasebarts, der 1937 empfindliche elektrische und Strahlen-Messmethoden für die Ermittlung anorganischer Stoffspuren als „Technik der fünften Dezimale“ bezeichnet hatte.

an eine bestimmte chemische Konstitution des Wirkstoffs gebunden“ ist. Die Auxine wertete er als große Ausnahme.

Diese Erscheinung der Spezifität ist im allgemeinen scharf ausgeprägt, aber nicht absolut, so daß innerhalb enger Grenzen Änderungen der Konstitution ohne Verlust der Wirksamkeit möglich sind. Die Tatsache, daß chemisch ganz verschiedenartige Stoffe gleichartig wirken (Auxine, Heteroauxin), ist höchst selten.<sup>334</sup>

Auch in einem Review zur Chemie und biologischen Aktivität des Hormons Insulin von 1939 wurde eine enge Verbindung von Struktur und Aktivität als Regelfall dargestellt: „Many other hormones or biocatalysts of protein nature owe their biological activity to a specific grouping present in the molecule, such as thyroxine in thyroglobulin or haeme in haemoglobin.“<sup>335</sup> Angetan von der Aussicht, die Struktur-Aktivitäts-Beziehung näher studieren zu können, scheint Pauling gewesen zu sein. In seiner Rede zur Zukunft des Crellin Laboratory of Chemistry verwies er 1938 auf das am Caltech zu bearbeitende „field of knowledge of transcendent significance to mankind which has barely begun its development“:

This field deals with the correlation between chemical structure and physiological activity of those substances, manufactured in the body or ingested in foodstuffs, which are essential for orderly growth and the maintenance of life, as well as the many substances which are useful in the treatment of disease.<sup>336</sup>

Ende der Zwischenkriegszeit erschien die Erforschung der Beziehung von Struktur und Aktivität also als attraktives Forschungsziel. Dies lag neben den erhofften theoretischen Einblicken in die Wirkungsweise chemischer Stoffe an der großen physiologischen und agronomischen Relevanz solcher Erkenntnisse.<sup>337</sup> Dass in der Chemie etabliertes Wissen über die Eigenschaften chemischer Stoffe darüber hinaus wichtig ist für das Verständnis biologischer Vorgänge, betonte Haagen Smit 1940: „Primarily we are all interested in the physiological processes going on in the organisms and for that reason we must have a thorough knowledge of the components of the system invol-

<sup>334</sup> Kuhn (1937), S. 229. Karrer (1966), S. 441 hingegen meinte in seiner Nobelpreisrede vom 11. Dezember 1937: „This high specificity [of vitamins] is all the more surprising if it is remembered that with regard to most hormones, e. g. the female sexual hormones and the plant growth hormones, we can hardly speak of a constitutional specificity.“

<sup>335</sup> Anonymus (1939a), S. 515.

<sup>336</sup> Pauling (1938), S. 564.

<sup>337</sup> Der Einfluss der Wuchsstoffforschung auf den Gartenbau und die Landwirtschaft sei revolutionär, erklärte Thimann in einer Rede vom 7. Juni 1949, S. 2–3: „The use of auxins comes into a very large number of the practical tasks of the grower. For instance, if the grower propagates his plants he treats the cuttings with auxins. If he wants the fruit to mature properly on the trees he sprays the trees with auxins. In some cases, [...] he can even make his plants flower by treating them with auxins.“ Thimann Papers, Box 127, Ordner 5, USCA Santa Cruz. Vgl. Rasmussen (1999).

ved.<sup>338</sup> Diesen Gedanken griff später unter anderem der Botaniker Robert Weintraub auf. Von Einsichten in das Struktur-Aktivitäts-Verhältnis versprach er sich Einblicke in den Wirkmechanismus wachstumsregulierender Stoffe:

The structural diversity of the known growth-regulators has prompted several valuable investigations in to the relation between molecular architecture and physiological potency [...]. Insight into such a relationship would be expected to contribute to understanding of the mechanism of action of growth-regulators.<sup>339</sup>

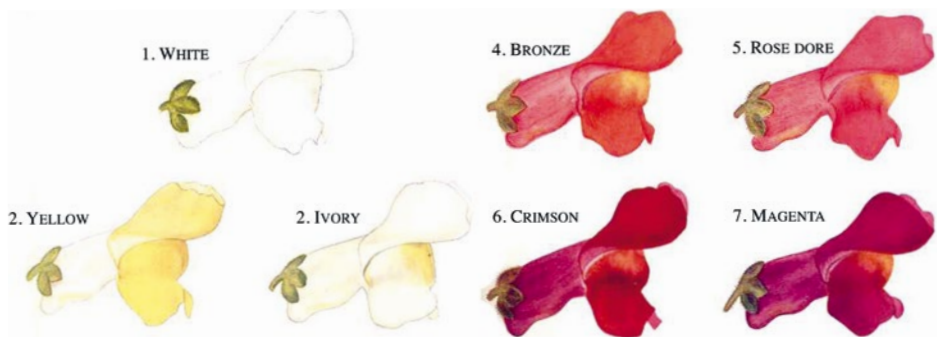
---

**338** Haagen Smit, handschriftliche Notizen von 1940, Haagen-Smit Papers, Box 16, Ordner 7, Caltech Archives Pasadena.

**339** Weintraub et al. (1952), S. 348.



**Abb. 5.a** Im Uhrzeigersinn: Rose Scott-Moncrieff, Muriel Wheldale Onslow, Frederick Gowland Hopkins, J. B. S. Haldane, Robert Robinson und W. J. C. Lawrence. Ausschnitte aus dem Photographic Archive des Department of Biochemistry, University of Cambridge, 1: S. 32, 40; aus dem Gruppenbild der Rezipienten der Ehrendoktorwürde der Universität Madrid am 9. Internationalen Kongress für Reine und Angewandte Chemie 1934, abgedruckt in Pérez-Vitoria (1934), S. 196 sowie dem John Innes Archive mit freundlicher Genehmigung der John Innes Foundation.



**Abb. 5.b** Unterschiedlich pigmentierte Blüten von *Antirrhinum majus*, nach einer Zeichnung Muriel Wheldales. Tafel aus Wheldale (1914), eingebunden nach S. 110, neu arrangiert und beschriftet.

## 5. Die Genetik der Anthocyan-Synthese

Parallel zu den Kooperationen in Utrecht und Pasadena zum pflanzlichen Wuchsstoff lief in Südengland ein biologisch-chemisches Projekt, das sich ebenfalls über die gesamten 1930er-Jahre erstreckte. Die Kooperation drehte sich nicht um ein Hormon und seine Wirkung, sondern um eine Gruppe von Pigmenten und deren Produktion in der Pflanze. Koordinatorin des Projekts war die Biochemikerin Rose Scott-Moncrieff. Sie kooperierte sowohl mit der Gruppe um den Organiker Robert Robinson als auch mit den Genetiker\*innen der John Innes Horticultural Institution (JIHI). Auf das Projekt zurückblickend meinte sie: „I landed unexpectedly in a most interesting epoch in chemical genetics.“<sup>1</sup> Robinson schrieb ihr 1936 eine ungleich aktivere Rolle zu: Scott-Moncrieff habe das neue Feld der Chemischen Genetik zusammen mit dem Genetiker William John Cooper Lawrence begründet. Die beiden hätten die Methoden zweier Disziplinen produktiv zusammengeführt und die Ergebnisse ihrer Studien auf äußerst innovative Weise interpretiert, um den Mechanismus der Pigmentsynthese in der Pflanze zu erhellen.<sup>2</sup>

Wie bei der Wuchsstoffforschung ermöglichte die Zusammenführung chemischer und biologischer Ressourcen die Lösung zentraler disziplinärer Probleme: Genetische Daten gaben Aufschluss über die Biosynthese organischer Produkte – ein Vorgang, für den sich die Organische Chemie zunehmend interessierte. Andererseits lieferte die Studie Hinweise darauf, wie Gene chemische Vorgänge während der Pflanzenentwicklung beeinflussen. Morgan hatte 1926 eingeräumt, dass es das Verständnis der Vererbung erheblich erweitern würde, wenn man wüsste, auf welche Weise die Gene ihre Wirkung auf das sich entwickelnde Individuum hervorrufen.<sup>3</sup> Die Akteure dieser Fallstudie trugen maßgeblich zu dieser Erweiterung bei. Sie fanden einen Weg, die geneti-

---

1 Meares [geb. Scott-Moncrieff] an Robin Hill, 10. Oktober 1978, Hill Papers, Ordner J.i03 A, CUL Cambridge.

2 Robinson (1936), S. 172. In seinem Bericht „Natural Sciences Program in Experimental Biology“ vom 16. Mai 1936 bezeichnete Weaver Robinson als „the leading synthetic organic chemist of Europe“ (S. 53). Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

3 Morgan (1926b), S. 26.

sche Kontrolle biochemischer Reaktionen zu studieren, und begründeten damit einen bedeutenden neuen Denk- und Arbeitsstil der Genetik der Zwischenkriegszeit mit.<sup>4</sup>

Robinson war wie Kögl Naturstoffchemiker und reiste wie dieser 1934 zum 9. Internationalen Kongress für Reine und Angewandte Chemie nach Madrid. Drei Tage bevor Kögl über den pflanzlichen Wuchsstoff referierte, sprach Robinson über die molekulare Architektur von Pflanzenprodukten.<sup>5</sup> Wie sein Utrechter Kollege stützte Robinson seine Thesen auf Wissen über pflanzenphysiologische Vorgänge. Anders als Kögls Gruppe interagierte die Robinsons zunächst aber nicht direkt mit Biolog\*innen. Außerdem ging es Robinson im Unterschied zu Kögl nicht um die *Isolierung* eines noch unbekanntes Naturstoffs, sondern um die *Synthese* relativ gut bekannter Pigmente. Die Akteure dieser Fallstudie wussten schon vor Beginn des interdisziplinären Projekts um die Existenz des gemeinsamen Untersuchungsgegenstandes, der Anthocyane.<sup>6</sup> Dem Botaniker Hans Molisch war es 1905 gelungen, sie in fester Form aus Pflanzenmaterial zu extrahieren (Abb. 5.1).<sup>7</sup>

Um „einen klaren Einblick in die Chemie und Konstitution“ dieser Pigmente zu gewinnen, müsste man sie in größerer Menge kristallisieren, meinte Molisch damals.<sup>8</sup> Einige Jahre später nahm sich der Chemiker Richard Willstätter dieses Problems an und entwickelte ein Verfahren zur Isolierung der Anthocyane aus den Blüten und Beeren verschiedener Pflanzenarten.<sup>9</sup> Er bestimmte die Grundstruktur der bekannten Anthocyane und synthetisierte diese teilweise. Für seine Forschung zu Pflanzenpigmenten erhielt er 1915 den Nobelpreis für Chemie. Nach Ausbruch des Ersten Weltkrieges musste Willstätter seine Anthocyanforschung aufgrund mangelnder Ressourcen unterbrechen.<sup>10</sup> Seine Karriere endete 1925, als er seine Professur an der Ludwig-Maxi-

4 Beadle/Tatum (1941), S. 499 und Meunier (2020), S. 1.

5 Anonymus (1934), S. 357–358. Beide hielten publikumswirksame „Einführungsvorträge“ im Auditorium. Robinson (1934a), S. 28 verwies auf Kögls Göttinger Arbeiten zu Pilzfarbstoffen und wurde (wie übrigens auch Karrer) mit der Ehrendoktorwürde der Facultad de Farmacia der Universität Madrid ausgezeichnet.

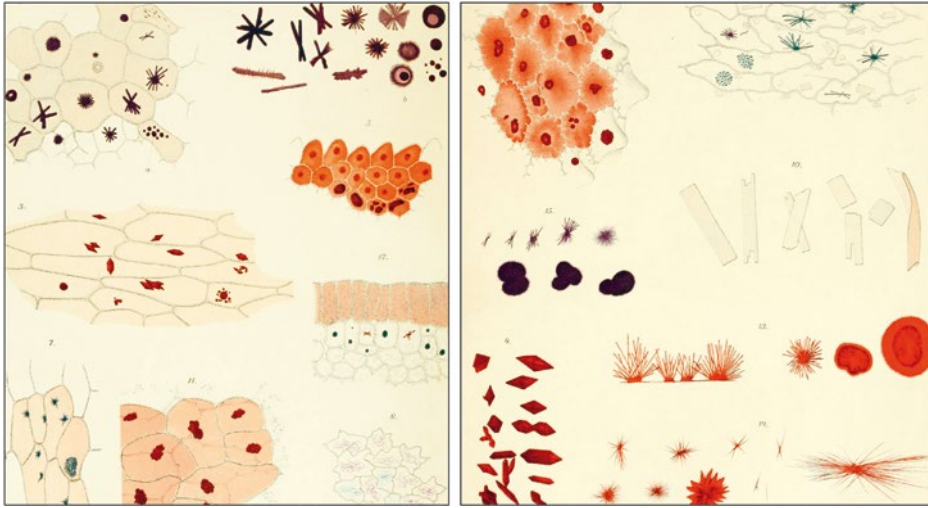
6 Für diese roten, violetten bis blauen Pflanzenpigmente interessierten sich Naturforscher bereits seit dem 17. Jahrhundert. Robert Boyle und Nehemiah Grew hatten über diese Stoffe berichtet, die ihre Farbe mit dem Säuregrad der Lösung ändern. Benannt wurde die Pigmentgruppe von dem deutschen Apotheker Ludwig Clamor Marquart (1835), S. 55, der schrieb: „Anthocyan [...] ist der färbende Stoff in den blauen, violetten und rothen und vermittelt ebenfalls die Farbe der braunen und vieler pomeranzenfarbigen Blumen.“ Anthocyane sind im Zellsaft gelöst. Das unterscheidet sie etwa von den gelblich-rötlichen Carotinoiden, mit denen es Wald zu tun hatte.

7 Molisch (1905), S. 156–157 zerstampfte Blütenblätter und mischte sie mit etwas Wasser oder Essigsäure. Die resultierende Pigmentlösung ließ er auf einem Objektträger unter dem Deckglas verdunsten, worauf unter dem Rande des Deckglases „intensiv rote Kriställchen“ auftraten.

8 Molisch (1905), S. 158. Molisch war unentschieden in der Frage, ob es „nur ein Anthocyan oder mehrere gibt“. Er zitierte unter anderem Wiesner, demzufolge sich „über die Natur aller jener Farbstoffe, die wir jetzt noch mit dem Gesamtnamen Anthocyan oder Cyanin bezeichnen, noch äußerst wenig sagen“ ließ.

9 Die Isolierung gelang Willstätter (1914), S. 2867 „durch Extrahieren der Blüten oder der Beerenhäute mit Alkohol oder Eisessig, Fällen der Extrakte mit Äther und Krystallisieren der Rohfällung aus Salzsäure.“

10 In seinem Brief an Karrer vom 6. Februar 1927 bedauerte Willstätter, dass seine Anthocyanarbeiten durch den Kriegsausbruch „ruiniert“ worden waren: „Die Verhältnisse in Deutschland waren eine ganze



**Abb. 5.1** Kolorierte Lithografie verschiedener „Anthokyankristalle“ und „Farbstoffklumpen“ aus Rotkraut, Geranien, Rosen, Rittersporn, Begonien, Erbsen, Primeln, Storchenschnabel und Gins-ter, gefertigt von E. Laue nach einer Zeichnung von H. Iltis und H. Molisch, aus Molisch (1905), eingebunden nach S. 162.

milians-Universität München aus Protest gegen die antisemitische Berufsordnung niederlegte.<sup>11</sup> In den 1920er-Jahren knüpfte eine ganze Reihe von Organikern an Willstätters Studien an. Zu ihnen gehörten neben Paul Karrer auch „R. Robinson in Manchester, Parisi u. Bruni in Italien, Ch. Sando sowie Anderson in Amerika“ und Takeo „Kataok in Japan“.<sup>12</sup>

Die Anthocyane erregten nicht nur das Interesse von Chemiker\*innen. Auch in der Genetik wurden die Pigmente studiert, unter anderem von William Bateson, der in Cambridge eines der ersten und einflussreichsten mendelschen Forschungsprogramme aufgebaut hatte.<sup>13</sup> In ihren Studien zum Vererbungsvorgang verfolgten Bateson und seine Mitarbeiter\*innen unter anderem die Vererbung der Blüten- und Fellfarbe. Für den Fokus auf das Merkmal Farbe gab es gute pragmatische Gründe: Ob eine Blüten-

---

Reihe von Jahren derart, dass ich auf Arbeiten mit kostbarem Material und mit viel Lösungsmittel verzichten musste; ich fühlte mich verpflichtet, Anderen ein Beispiel von Einschränkung zu geben.“ NL Willstätter, Hs 1426a: 27, ETHA Zürich. In seiner Nobelpreisrede vom 3. Juni 1920 schilderte Willstätter (1966), S. 311: „My students were actually planning to extend and complete the investigations of the series of the basic pigments when the World War broke out and destroyed the leisure time of the scientific workshops. The cultures in the flower-beds at Dahlem were neglected, and soon we were carrying baskets full of purple-red asters to the hospitals for the wounded soldiers.“

<sup>11</sup> Barnes (1993), S. 112.

<sup>12</sup> Karrer an Willstätter, 10. Februar 1927, NL Willstätter, Hs 1426a: 28, ETHA Zürich.

<sup>13</sup> Richmond (2006), S. 567.



farbe an die nächste Generation vererbt wurde, ließ sich auf einen Blick feststellen.<sup>14</sup> Außerdem habe das Merkmal eine klare materielle Basis, unterstrich Batesons Mitarbeiterin Muriel Wheldale (nach ihrer Heirat 1919 Onslow), es beruhe auf der Anwesenheit von Pigmenten. Genetiker\*innen studierten also genau genommen nicht die Vererbung einer Farbe, sondern die Vererbung chemischer Stoffe oder chemischer Reaktionen. Deshalb sah sie im Studium der Anthocyane eine Chance, den Mechanismus der Ausprägung vererbter Merkmale zu beleuchten.<sup>15</sup>

Wheldale Onslows Zuversicht beruhte auf einer konkreten Beobachtung: Werden weißblütige Platterbsen gekreuzt, prägen ihre Nachkommen magentafarbene Blüten aus. Diese Entdeckung schien ihr für die Chemie und Genetik von großer Bedeutung zu sein. Sie liefere nämlich genetisch gut charakterisiertes Material zur Klärung der Frage, welche chemischen Prozesse an der Bildung von Anthocyanen beteiligt sind. Sobald diese Prozesse entdeckt sind, werde es möglich, die Aktivität der mendelschen Faktoren für Blütenfarbe chemisch zu interpretieren.<sup>16</sup> Auf dieser Überlegung aufbauend hatte Wheldale bereits 1909 ein Forschungsprojekt begonnen, in dem sie Anthocyane genetisch und chemisch analysierte.<sup>17</sup> Der erhoffte Durchbruch gelang ihr allerdings nicht. Weil die chemische Anthocyanforschung in der Zwischenzeit enorme Fortschritte erzielt hatte, ermutigte Wheldale Onslow 1928 die Biochemiestudentin Scott-Moncrieff, ihr altes Projekt wieder aufzunehmen.<sup>18</sup> Einen weiteren zentralen Impuls für die Umsetzung des Projekts gab der Biochemiker und Genetiker John Burdon Sanderson Haldane. Haldane war seit 1923 Dozent am Biochemie-Department in Cambridge und Hopkins' rechte Hand.<sup>19</sup> Er schlug vor, Scott-Moncrieff solle mit dem Organiker Robinson zusammenarbeiten und leitete die Kooperation mit den Genetiker\*innen der JIHI in die Wege.<sup>20</sup>

14 Gortner (1929), S. 621: „Color is easy to see and to follow in the progeny through successive generation.“ Die Bedeutung des Merkmals Farbe für die Genetik unterstreicht Rheinberger (2000a), S. 543: „From the very beginning of research using systematic breeding to understand heredity, color pigments [...] had been the favorite example of a ‚natural label‘ by which to trace the underlying processes.“

15 Wheldale Onslow (1925), S. v: „I believe it to be in connection with problems of inheritance that [anthocyanins] will provide a great and interesting field for research.“

16 Wheldale Onslow (1925), S. 12.

17 Um auf die dazu benötigten biochemischen Ressourcen zugreifen zu können, wechselte sie an Hopkins' Biochemielabor. Batesons Gruppe forschte weiterhin zur Vererbung roter bis blauer Blütenfarben. Siehe etwa Gregory/de Winton/Bateson (1923), S. 219 oder Alice Gairdners Beitrag im JIHI-internen *Report for the year 1928*, S. 24–25, JICA Norwich.

18 Scott-Moncrieff (1937), S. 230. Wheldale Onslow gehörte zu den ersten Frauen, die an der Universität Cambridge einen Lehrauftrag übernahmen. Sie hielt an Hopkins' Institut Vorlesungen und Laborkurse zur Biochemie der Pflanzen. Richmond (2007).

19 Haldane (1966), S. 478 beschrieb seine Zeit bei Hopkins wie folgt: „I was his second-in-command for 10 years and supervised the work of about twenty graduate students – much of which was first rate.“ Davor hatte Haldane in Oxford Mathematik und Zoologie studiert und sich 1911 erstmals an Züchtungsexperimenten versucht. Ohne selbst über einen Abschluss in dem Fach zu verfügen, unterrichtete er nach dem Krieg Physiologie am New College der Oxford University, „while myself attending Sherrington's advanced practical course in that science“ (S. 477–478). 1922 bot ihm Hopkins die Stelle als „reader in biochemistry“ an.

20 Scott-Moncrieff (1981), S. 126.

## 5.1 Pigmentstudien im Gewächshaus und Labor

Scott-Moncrieff führte in ihrer Forschung zwei bereits laufende Projekte zusammen: das der Organiker\*innen, die die Anthocyan-Synthese *in vitro* studierten, und das der Genetiker\*innen, die Pflanzen züchteten, die Anthocyane produzierten. Sie selbst wiederum isolierte die in diesen Pflanzen vorkommenden Pigmente und verglich sie mit den synthetischen Produkten aus Robinsons Labor. Damit fungierte Scott-Moncrieff als Bindeglied zwischen den beiden disziplinären Gruppen: „With a foot in each camp and an old baby Austin as a means of communication and transport for plants and pigments, the personal liaison was created between chemists and geneticists which was essential for mutual understanding and the free flow of ideas.“<sup>21</sup> Ein erstes Ergebnis ihrer Arbeit veröffentlichte Scott-Moncrieff im Sommer 1931 in einer kurzen Mitteilung in der Zeitschrift *Nature*, in der sie ihre eigenen Untersuchungsergebnisse mit denen ihrer Kolleg\*innen aus der Chemie und der Genetik kombinierte. Anhand dieser Episode werden im Folgenden die für das Projekt charakteristischen Forschungshandlungen eingeführt.

### 5.1.1 Kreuzungs-Experimente in Merton

Im Sommer 1930 kreuzte eine Mitarbeiterin der JIHI Geranien der rosa Varietät „Constance“ untereinander.<sup>22</sup> Das Institut war für solche Kreuzungsexperimente bestens ausgestattet.<sup>23</sup> Dies war das Verdienst des ersten Direktors der 1910 gegründeten Institution, William Bateson: „He was the protagonist of Mendelism in Britain and it was his appointment which decided the character of the Institute.“<sup>24</sup> Das fünfzehn Hektar große Gelände in Merton, südlich von London, umfasste Blumenfelder, Obstplantagen und Gewächshäuser, in denen auch im Winter Pflanzen wuchsen. In einem Radiobeitrag betonte Scott-Moncrieff die Dimensionen der Pflanzenzüchtung in Merton: „The flowers are grown in large plots – two thousand sweet peas, a thousand shirley poppies or a few hundred dahlias.“<sup>25</sup> Diese Ausmaße seien notwendig, denn Züchtungsarbeit müsse in großem Maßstab erfolgen. Penibel achte man auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen: „All our flowers are grown in rows under their family numbers and each one has its own individual number in the family.“<sup>26</sup>

21 Scott-Moncrieff (1981), S. 141.

22 Haldanes Beitrag für den *Report for the year 1930*, S. 5, JICA Norwich.

23 Zur Gründung der Institution mit Mitteln aus dem Erbe des Londoner Bauunternehmers John Innes und der Ernennung Batesons als deren Direktor siehe Olby (1989). An der JIHI wurden auch Gärtner\*innen ausgebildet und im Auftrag des britischen Board of Agriculture Obst gezüchtet.

24 Lawrence (1980), S. 7.

25 Anonymus (1936a), S. 40. Der BBC-Beitrag der Reihe „Scientists at Work“ lief am Dienstag, dem 3. November 1936 um 21:20 Uhr.

26 Scott-Moncrieff (1936b), S. 899.

Family	Parents	
41/28, 41/29	32/26 (yyyyii)	× 31 <sup>6</sup> /27 (YyyyIi)
28/30	32/26 (yyyyii)	× 6 <sup>2</sup> /29 (Yyyy(ii?))
7/30, 8/30	White Star (yyyyIi)	× Ideal (YyyyIi)
13/30	Ideal (YyyyIi)	× 32/26 (yyyyii)
11/30, 12/30	2 <sup>2</sup> /28 (YyyyIi)	× 32/26 (yyyyii)
16/30	35/26 (yyyyii)	× 2 <sup>2</sup> /28 (YyyyIi)
17/30	2 <sup>3</sup> /28 (YYyyII)	× 35/26 (yyyyii)



**Abb. 5.2** Oben: Ausschnitt aus der Tabelle I aus Lawrence (1931), S. 159, in der die zwischen 1926 und 1929 gezogenen Elterngenerationen aufgeführt sind (2. und 3. Spalte) und die 1928, 1929 und 1930 daraus hervorgegangenen Dahlienkreuzungen (1. Spalte). Unten: Primelgewächshaus, ca. 1930. Auf dem Ausschnitt zu sehen sind die eingesteckten Schildchen mit der Familiennummer der Pflanzen. Rechts: Dorothea de Winton bei der Arbeit im Gewächshaus. Fotos aus dem John Innes Archiv mit freundlicher Genehmigung der John Innes Foundation.

Das Kreuzen von Pflanzen durch gezieltes Bestäuben war Aufgabe der Genetiker\*innen. Sie mussten sichergehen dass die Blüten nicht durch ihren eigenen oder durch den Pollen einer anderen Pflanze bestäubt wurde.<sup>27</sup> Die Aufzucht der Pflanzen, die künstliche Bestäubung und die Ernte des Saatguts oblag an der JIHI außer Lawrence einer Reihe von Frauen.<sup>28</sup> Einige der Pflanzen, mit denen sie arbeiteten, hatten einen Stammbaum von bis zu dreißig Generationen.<sup>29</sup> Solche langen Pflanzengenealogien seien für die genetische Forschung elementar, erklärte Daniel Hall, der nach Batesons Tod 1926 die Leitung der JIHI übernommen hatte. Durch die jahrzehntelange Züchtungsarbeit habe man unübertroffenes Untersuchungsmaterial für die Pflanzengenetik geschaffen.<sup>30</sup> Die Bedeutung dieser besonderen biologischen Ressource würdigte auch

<sup>27</sup> Scott-Moncrieff (1936b), S. 901.

<sup>28</sup> Zu diesen gehörten Alice Gairdner, Dorothea de Winton, Caroline Pellew, B. Cranfield und E. M. Sutton. De Winton war keine ausgebildete Genetikerin, sondern professionelle Gärtnerin, als sie sich der JIHI anschloss, so Wilmot (2017), S. 815 und 819. Sie begann ihre Arbeit an *Primula sinensis* als Batesons technische Assistentin und präsentierte die Ergebnisse ihrer Arbeit 1927 am Genetiker-Kongress in Berlin. Ab 1929 war sie an der JIHI als Genetikerin angestellt. Gairdner, die bereits in Cambridge mit Bateson gearbeitet hatte, wurde 1919 als Studentin eingestellt. Zur Rolle von „Bateson’s women“ in den Jahren 1900 bis 1910 siehe Richmond (2001).

<sup>29</sup> Scott-Moncrieff (1936b), S. 899.

<sup>30</sup> Halls Beitrag für den JIHI-internen *Report for the year 1932*, S. 5, JICA Norwich.

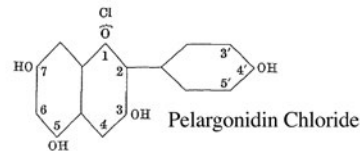
Scott-Moncrieff: „The systematic comparative study of pigmentation in so many well documented plant families at Merton was an exceptional opportunity.“<sup>31</sup>

Die in den Kreuzungsexperimenten gewonnenen Daten lieferten Hinweise auf die für die Blütenfarbe verantwortlichen genetischen Faktoren. Die Nachkommen der 1930 gekreuzten Geranien zum Beispiel prägten in siebzehn Fällen dieselben rosa Blüten aus wie die Elterngeneration. Drei weitere Pflanzen hingegen unterschieden sich von ihren Eltern und Geschwistern, ihre Blüten waren lachsfarben. Daraus folgerte die Genetikerin Cranfield, dass rosa Blüten dominant und lachsfarbene Blüten rezessiv vererbt werden.<sup>32</sup>

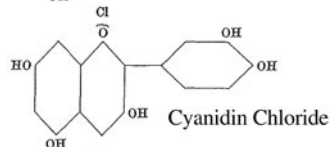
### 5.1.2 Blütenpigment-Analysen in Cambridge

Anders als die Gärtner\*innen und Genetiker\*innen der JIHI hielt sich Scott-Moncrieff hauptsächlich im Labor auf und studierte die in den Blütenblättern vorkommenden Pigmente. Bis 1931 arbeitete sie mehrheitlich in dem von Hopkins geleiteten Biochemischen Labor in Cambridge, danach im viel kleineren Biochemischen Labor der JIHI (Abb. 5.4) und zeitweise in Robinsons Organisch-Chemischem Labor in Oxford. Ein Gedicht, das Scott-Moncrieff für das satirische Heft *Brighter Biochemistry* verfasst

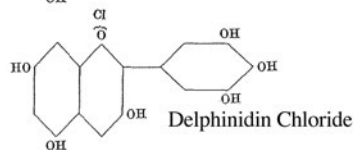
*Boils she flowers in hot water  
Every morn, long after nine;  
'Mid the grapes performs much slaughter  
To produce her famous wine.*



*Primulas and antirrhinums  
Yielded from colloidal slime,  
Milligrams of minute crystals.  
"This is fine," thought Rosaline.*



*But, alas, one problem stumps her,  
Causing her to wilt and pine —  
"Are these crystals Pelargonin,  
Delphinin, or Cyanine?"*



**Abb. 5.3** Links: Strophen 3, 6 und 7 des Gedichts „Rosaline“, Scott-Moncrieff (1929b), S. 33. Rechts: Anthocyanidin-Strukturformeln aus Scott-Moncrieff (1932), S. 206. Die Bezeichnungen Pelargonidin und Delphinidin hatte Willstätter in Anlehnung an die Pflanzen gewählt, aus denen er die Pigmente zuerst isoliert hatte, Geranium und Rittersporn.

<sup>31</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 149–150.

<sup>32</sup> Scott-Moncrieff (1931), S. 974 und Haldanes Beitrag für den *Report for the year 1930*, S. 5, JICA Norwich.

hatte, vermittelt Einblicke in ihre Forschungshandlungen (Abb. 5.3). Um die Pigmente aus den Zellen herauszulösen, gab sie frisch geerntete Blütenblätter in heißes oder leicht alkoholhaltiges Wasser. In die alkoholhaltige Wasserlösung diffundierten nicht nur Anthocyane, sondern auch weitere Farbstoffe, etwa Flavone und Tannine. Diese müsse sie entfernen, um das Anthocyanpigment genauer charakterisieren zu können, so Scott-Moncrieff: „I cannot study it properly until it is pure.“<sup>33</sup> Ob Flavone und Tannine in der Lösung vorhanden waren, bestimmte sie über die Farbe, die die Lösung annahm, wenn sie sie mit anderen Chemikalien mischte.<sup>34</sup> Um die Lösung von diesen Substanzen zu reinigen, versetzte Scott-Moncrieff sie mit Ethylacetat. So ließen sich die Anthocyane ausfällen, während die Flavone und Tannine gelöst blieben.<sup>35</sup> Anschließend reicherte sie die Anthocyane an.<sup>36</sup> Die Frage lautete nun, um welchen Anthocyanotyp es sich bei den so gewonnenen winzigen Kristallen (Abb. 5.4) handelte: „Are these crystals Pelargonin, Delphinin, or Cyanine?“<sup>37</sup>

Willstätters Untersuchungen hatten ergeben, dass Anthocyane aus zwei Elementen aufgebaut sind: aus Glucose und aus, wie er sie benannte, Anthocyanidinen.<sup>38</sup> Diese Moleküle bestehen aus zwei verbundenen Ringen, von denen der eine Sauerstoff enthält und mit einem dritten aromatischen Ring verbunden ist. Willstätter und seine Mitarbeiter fanden, dass sämtliche in Kornblumen, Geranien, Rosen, Chrysanthemen, Veilchen, Petunien und Kirschen aufgefundenen Anthocyane eine von drei Strukturen aufweisen, die sie „Pelargonidin“, „Cyanidin“ oder „Delphinidin“ nannten. Die drei Anthocyanidine unterscheiden sich einzig in der Anzahl Sauerstoffatome (Abb. 5.3). Um herauszufinden, um welche dieser Formen es sich bei den Isolaten handelte, prüfte Scott-Moncrieff, wie sich deren Farbe mit dem pH-Wert der Lösung veränderte (Abb. 5.5).

<sup>33</sup> Scott-Moncrieff (1936b), S. 901.

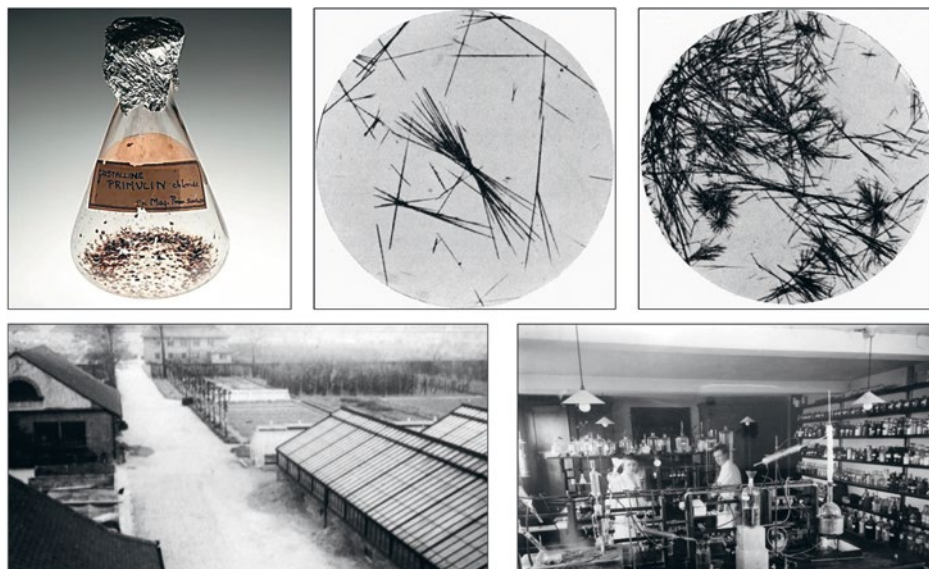
<sup>34</sup> Enthält die Lösung Flavone, wird diese grün, matt-violett oder braun, wenn man sie in eine gesättigte  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung gibt. Sind in der Probe hingegen nur Anthocyane gelöst, ist das Stoffgemisch nach der Reaktion violett-blau oder violett-rot. Anleitung „Anthocyanin Pigments“ als Praktikum der Lehrveranstaltung „Practical Plant Biochemistry“ von ca. 1933, S. 1, BCHEM 4/8, CUL Cambridge.

<sup>35</sup> Scott-Moncrieff (1936a), S. 120.

<sup>36</sup> In der Anleitung „Anthocyanin Pigments“ steht zu diesem Schritt: „In the case of diglycosides, purification is possible by exhaustive extraction with amyl alcohol. In the case of monoglycosides the pigment can be purified by extraction with butyl alcohol after saturation of the aqueous layer with NaCl. The solution is extracted three times, the butyl alcohol extracts are united, and the pigment is reprecipitated into a few cc. of HCl in a large separating funnel by addition of excess petrol ether.“ BCHEM 4/8, CUL Cambridge.

<sup>37</sup> Scott-Moncrieff (1929b), S. 33.

<sup>38</sup> Willstätter (1914), S. 2867: „Bei kurzem Erhitzen mit 20-prozentiger Salzsäure werden die Anthocyane vollständig gespalten in Zucker und die eigentlichen Farbstoffkomponenten, die ich Anthocyanidine genannt habe.“



**Abb. 5.4** Oben: Originalflasche mit dem von Scott-Moncrieff kristallisierten Anthocyan Primulin (Malvidin-3-Gentiobiosid), aus Martin (2016), S. 49. Mikroskopische Aufnahme von Primulin-Pikrat und Primulidin-Chlorid aus Scott-Moncrieff (1930b), S.769 und 772. Unten: Fotos von dem Gelände der JIHI in Merton und dem biochemischen Labor, untergebracht in dem Gebäude am Ende der Straße rechts, aus dem John Innes Archiv mit freundlicher Genehmigung der John Innes Foundation.

<i>Ferric chloride.</i>	Plum colour in alcoholic solution, changing at once to a stable orange-red.
<i>Sodium carbonate.</i>	Violet colour in alcohol. Blue in thin layers, red-violet in thick layers.
<i>Sodium hydroxide.</i>	Clear blue.
<i>Sodium acetate.</i>	Plum-coloured solution in water, and in alcohol. A purple colour-base (insoluble in benzene) is sometimes precipitated from strong solutions.
<i>Lead acetate.</i>	Blue-violet precipitate.
<i>Fehling's solution.</i>	Reduced.
<i>Potassium acetate.</i>	Blue precipitate.
<i>Perchloric acid.</i>	Very soluble, no crystals of perchlorate formed.
<i>Picric acid.</i>	Soluble on warming, scarlet-red needles of picrate separate on standing. (See Fig. 1.)
<i>7% sulphuric acid.</i>	Soluble even in the cold, no crystals of sulphate separate.

**Abb. 5.5** Angaben aus Scott-Moncrieff (1930b), S. 771 dazu, welche Farbe das Anthocyan Antirrhinin in Anwesenheit verschiedener Chemikalien annimmt.

Das Identifizieren der Pigmente nahm viel Zeit und teures Lösungsmittel in Anspruch. Glücklicherweise ließ sich das aufwendige Verfahren in vielen Fällen abkürzen – mithilfe des sogenannten Schnelltests, den Robinson und seine Ehefrau, die Chemikerin Gertrude Maud Robinson, entwickelt hatten.<sup>39</sup> Sie nutzten die Tatsache, dass die ver-

<sup>39</sup> Scott-Moncrieff (1936b), S. 901: „For these quick tests I only pick a few flowers from each of the fifty or a hundred plants in the family, and put them into separate numbered test-tubes with water and little acid. By the next morning the colour has come out into the water and can be poured off into another set of tubes in

schiedenen Anthocyane unterschiedlich auf Änderungen im Säuregehalt der Lösung reagieren. Variieren ließ sich der pH-Wert etwa durch Beigabe von Natriumcarbonat oder Essigsäure. So wurde Cyanin bei Zugabe von Natriumcarbonat blau. Pelargonin hingegen ergab mit wässrigem Natriumcarbonat eine violette Färbung, die bei Zugabe von Aceton grünlich-blau wurde.<sup>40</sup>

Das umfangreiche Studium der Pigmente aus Pflanzen unterschiedlicher Genotypen mithilfe dieses Tests bildete das Herzstück von Scott-Moncrieffs Arbeit.<sup>41</sup> Der Test kam auch zum Einsatz, als Scott-Moncrieff die Pigmente in den von Cranfield gezogenen Geranien bestimmte. In den rosa Blüten fand sie hauptsächlich Cyanin und Spuren von Pelargonin. Die lachsfarbenen Blüten hingegen enthielten Pelargonin und Spuren von Flavonon. In der *Nature*-Publikation erläuterte sie:

These anthocyanins can easily be distinguished by means of the distinct colour reactions given by their crude dilute hydrochloric acid extracts on addition of excess sodium carbonate solution. Scarlet-red solutions of pelargonin should give an intense violet-red, whilst the cherry-red ones of cyanin turn a pure blue.<sup>42</sup>

### 5.1.3 Pigment-Synthesen in Oxford

Dank Robinsons Forschung verfügte Scott-Moncrieff außerdem über Annahmen zur Struktur der verschiedenen Anthocyane. Zu den Pigmenten, die sie in Cranfields Geranien identifizierte, hatte Robinson 1926 geschrieben: „Pelargonidin chloride differs from cyanidin chloride in that it lacks the OH group in position 3“<sup>43</sup> Die Hypothesen zur Struktur der Pigmente entwickelte Robinsons Gruppe aus ihren Synthesen künstlicher Anthocyane. 1928 war ihnen die erste Synthese eines Anthocyan gelungen (Abb. 5.6). Nach diesem Durchbruch synthetisierte Robinsons Team in rascher Abfolge weitere Pigmente dieser Gruppe.

Um ihre Annahmen zur Struktur der verschiedenen Anthocyane zu bestätigen, verglichen die Chemiker\*innen die synthetisierten Stoffe mit den aus Pflanzen isolierten natürlichen Pigmenten. Sie verglichen die Substanzen hinsichtlich all ihrer „äußeren Eigenschaften, einschließlich Krystallform, Aussehen in fester Form und als Schmiere, Löslichkeit und Farbe der Lösungen, Farbe in Lösungen mit verschie-

---

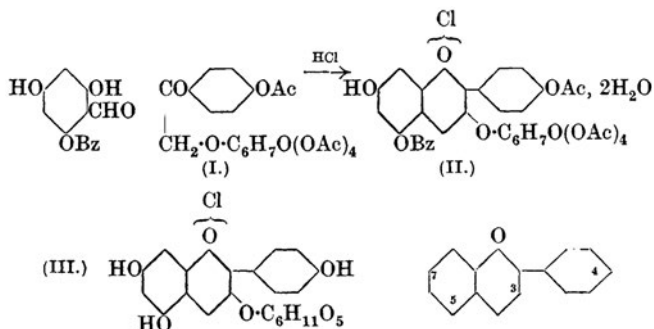
long racks. They are now ready to test.“ Gertrude Maud Robinson (geb. Walsh) hatte bei Chaim Weizmann in Edinburgh studiert. Simonsen (1954).

<sup>40</sup> Robinson/Robinson (1931), S. 1694–1695. Die definitive Bestätigung für das Vorliegen von Pelargonin erhielt man, wenn man der Lösung ein Viertel des Volumens an konzentrierter Salzsäure zusetzte und eine halbe bis eine Minute lang kochte. Extrahierte man daraufhin mit Amylalkohol, war eine grüne Fluoreszenz zu beobachten.

<sup>41</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 129–130.

<sup>42</sup> Scott-Moncrieff (1931), S. 974.

<sup>43</sup> Moon/Robinson (1926), S. 26.



**Abb. 5.6** Synthese von Callistephinchlorid (III., ein 3-β-Glucosid von Pelargonidin) aus O-Benzoylphloroglucinaldehyd und ω-O-Tetraacetyl-β-Glucosidoxy-4-Acetoxyacetophenon, nach Robertson/Robinson (1928), S. 1461.

dener pH-Konzentration“, sowie mit Blick auf besondere Eigenschaften, wie Fluoreszenz, Eisen-Reaktion, Oxydations-Geschwindigkeit und Farbänderungen bei Zusatz gewisser Substanzen.<sup>44</sup> Robinson arbeitete in den 1930er-Jahren kaum noch selbst im Labor.<sup>45</sup> Das Anthocyanprojekt bildete eine Ausnahme: „He would [...] race through the isolation and identification of an anthocyanin (on which Mrs. Robinson was already engaged!)“, erinnerte sich ein ehemaliger Mitarbeiter.<sup>46</sup> Robinson beteiligte sich an dieser Arbeit, weil die in großen Schachteln angelieferten Blüten und die aus ihnen gewonnenen Pigmentextrakte verarbeitet werden mussten, solange sie frisch waren.<sup>47</sup>

## 5.2 Komplementäre Ziele, Normen und Kapazitäten

Scott-Moncrieff bezeichnete es später als glücklichen Zufall, dass sich Ende der 1920er-Jahre in Südengland Chemiker\*innen und Genetiker\*innen mit komplementären Ressourcen und Fähigkeiten für Anthocyane interessierten:

<sup>44</sup> Robinson (1934b), S. 102.

<sup>45</sup> Todd/Cornforth (1976), S. 424: „[Robinson] confined himself mainly to exploratory experiments usually conducted in test-tubes or boiling-tubes.“

<sup>46</sup> Smith, *The Development of Organic Chemistry at Oxford. Part 2: The Robinson Era, 1930–1955*, unpubliziert, S. 32, Robinson papers, Ordner A.7, RSA London.

<sup>47</sup> Ebd., S. 7. Robinson/Robinson (1931), S. 1687 erklärten: „[T]he best results were obtained by using fresh flowers and by examining the solutions as soon as possible following their preparation.“



These two advanced lines of research, so fortuitously being undertaken at the same period, complemented each other and were the first systematic uncovering, on an extensive scale, of the biochemical nature of gene action, and thus set in motion the contribution which biochemistry was to play in genetical research from then onwards.<sup>48</sup>

Worin bestanden die Forschungsziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten der beiden Gruppen? Und auf welche Fähigkeiten und Ressourcen der jeweils anderen Disziplinen meinten sie angewiesen zu sein, um ihre Ziele erreichen zu können?

### 5.2.1 Robinsons Synthesen „natürlicher“ Anthocyane

Die Synthese von Anthocyanen gehörte zu den anspruchsvollsten Syntheseprojekten des frühen 20. Jahrhunderts. Robinson und sein Team hatten sich der Aufgabe seit 1922 schrittweise angenähert.<sup>49</sup> Zunächst synthetisierten sie das Pyrylium-Ringsystem, dann das strukturell einfachste Anthocyanidin Pelargonidin. Daran schlossen Studien zur Synthese von Cyanidin und Delphinidin an. Mit diesen Vorarbeiten hatten Robinson und seine Mitarbeiter\*innen ein gutes Verständnis der Pyryliumchemie und -synthese entwickelt. Zudem hatten sie die Auswirkung des Substitutionsmusters auf das Farbverhalten der Stoffe ausführlich studiert.<sup>50</sup> Die Vielfalt der Blütenfarben führten sie einerseits auf die Eigenschaften der Moleküle selbst und andererseits auf die Beschaffenheit des Pflanzensaftes zurück.<sup>51</sup> Konkret unterscheiden sich die Pigmente der Anthocyangruppe in den am Anthocyanidin-Grundgerüst befestigten Zucker, Hydroxyl- und Methoxygruppen. Je nach Säuregehalt ihrer Umgebung nehmen sie einen bläulichen oder rötlicheren Farbton an. Das Grundgerüst der Anthocyane war durch Willstätters Forschung bereits bekannt und erfolgreich synthetisiert worden.<sup>52</sup> Noch

<sup>48</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 125.

<sup>49</sup> Siegel (2008), S. 65–68. Robinson hatte sich laut Siegel schon vor Kriegsende als führender Naturstoffchemiker etabliert und zu Naturfarbstoffen gearbeitet. Sein Interesse an der Synthese von Naturstoffen wurde in den 1900er-Jahren geweckt, während seines Chemiestudiums bei William H. Perkin Jr., so Saltzman (1993), S. 307. Robinsons erste Publikation handelte von dem Naturfarbstoff Brasilin. Todd/Cornforth (1976), S. 418 zufolge initiierte diese Arbeit sein lebenslanges Interesse an natürlichen Farbstoffen. Als er Anfang der 1920er-Jahre nach einem kurzen Abstecher in die chemische Industrie an die Universität von St. Andrews zurückkehrte, revitalisierte Robinson seine Forschung zu natürlichen Farbstoffen. 1928 wechselte er von Manchester an das Londoner University College. Bereits im darauffolgenden Jahr wurde er Waynflete Professor in Oxford. In Oxford blieb Robinson bis zu seiner Pensionierung im Jahr 1955. Saltzman (1993), S. 308; Todd/Cornforth (1976), S. 420–423.

<sup>50</sup> Siegel (2008), S. 72.

<sup>51</sup> Moon/Robinson (1926), S. 115.

<sup>52</sup> Willstätter hatte 1914 mit László Zechmeister Pelargonidin synthetisiert. Zehn Jahre später gelang den beiden die Synthese von Cyanidin. Willstätter/Zechmeister/Kinder (1924). Robinsons Gruppe synthetisierte bis 1925 auf anderem Wege Pelargonidin-, Cyanidin- und Delphinidin-Chlorid. Siegel (2008), S. 69–72.

offen war hingegen, welche Seitenketten an welchen Stellen des Grundgerüsts anschlossen.<sup>53</sup> Organiker wie Paul Karrer und Robinson arbeiteten in der zweiten Hälfte der 1920er-Jahre daran, die Positionen der Seitenketten zu bestimmen. Dabei stützten sie sich auf das Farbverhalten der Pigmente.<sup>54</sup>

Mit der bereits unter 5.1.3. angesprochenen Synthese eines glycosidischen Anthocyans gelang Robinson und seinem Mitarbeiter Alexander Robertson 1928 die Sensation: „[F]or the first time an actual flower pigment has been artificially prepared.“<sup>55</sup> Weil Robinson auf die Synthese von natürlich vorkommenden Pigmenten zielte, verglichen er und Robertson das synthetisierte Callistephin mit dem aus der violett-roten Sommeraster *Callistephus chinensis* isolierten Anthocyan.<sup>56</sup> Das Isolat stellte sich als Pelargonidin heraus und wies alle Eigenschaften des synthetisierten Stoffs auf.<sup>57</sup>

Die Isolierung des Anthocyans fiel den beiden Chemikern indes nicht leicht.<sup>58</sup> Im Gegensatz dazu war Karrers Mitarbeiterin Rose Widmer versiert in der Isolierung natürlicher Anthocyane aus Pflanzenmaterial. Scott-Moncrieff, die beide Chemiker erstmals 1928 am University College in London getroffen hatte, als Karrer Robinson besuchte, unterstrich diesen Unterschied. Karrer und Widmer in Zürich isolierten und untersuchten natürliche Anthocyane, während sich Robinsons Team ganz auf das Synthetisieren der Anthocyane konzentrierte, aber keine Isolationen betrieb. Scott-Moncrieff ihrerseits hatte zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgreich Anthocyane aus Blütenblättern isoliert. Dies machte sie für Robinson zur wertvollen Kooperationspartnerin: „My experience in isolation techniques led Professor Robinson to invite me to fill this gap.“ Die Begegnung in London legte den Grundstein für die Zusammenarbeit, die sich Haldane für Scott-Moncrieff gewünscht hatte.<sup>59</sup> Haldane hoffte, Robinsons Synthesen

53 Karrer/Widmer (1927), S. 5: „Für keines der Methoxygruppen enthaltenden Anthocyane [...] ist die Stellung der Methoxygruppen bewiesen, bei allen die Bindungsart der Zuckerreste unbekannt; so weit es sich um Diglucoside handelt, wissen wir auch über die Natur der Kohlenhydratgruppe nichts.“

54 Fear/Nierenstein (1928), S. 616: „The positions of methoxy-groups as well as sugar radicals have also been deduced on the basis of the different shades of blue given by these substituted cyanidin derivatives when treated with alkalis [e. g. Willstätter and Burdick, 1916; Robertson and Robinson, 1927; Karrer, Widmer et al., 1927].“

55 Robertson/Robinson (1928), S. 1460. Einige Jahre später schrieb Robinson (1934b), S. 85, Willstätter habe mit seiner Anthocyanforschung „ein neues und reizvolles Kapitel der Chemie der Pflanzen-Farbstoffe begonnen und fast ganz zum Abschluß gebracht“. Nur die „letzten wenigen Seiten“ seien seiner Gruppe zu schreiben vorbehalten geblieben. Willstätter (1949), S. 221 kommentierte: „[Robinson] ließ sich glücklicherweise nicht dadurch abschrecken, daß oberflächliche Beurteiler meinen konnten, da sei der Rahm schon abgeschöpft worden.“

56 Robertson/Robinson (1926), S. 1713.

57 Robertson/Robinson (1928), S. 1461.

58 Robertson/Robinson (1928), S. 1461: „The purification of the anthocyanin was tedious and difficult.“ Die Reindarstellung der Anthocyane wurde erschwert durch „überraschend fest gebundene, nicht zur Struktur gehörende Wasser“-Moleküle, so Willstätter (1949), S. 218. Außerdem verdarben die Farbstofflösungen mit der Zeit und die Isolierung benötigte „kostbares Material“ und „große Mengen organischer Lösungsmittel“ (S. 220 und 333).

59 Scott-Moncrieff (1981), S. 141.

für die biochemisch-genetische Analyse fruchtbar machen zu können. „The idea was to correlate the synthetic breakthrough with isolations + identifications of the natural pigments + the genetic relationships which were emerging from the J.I. material.“<sup>60</sup> Zusammen mit Haldane warb Robinson ein Forschungsstipendium des Department of Scientific and Industrial Research ein, dem staatlichen Forschungsförderungsprogramm des Vereinigten Königreichs.<sup>61</sup> Scott-Moncrieff bekam einen Senior Research Award zur Förderung vielversprechender junger Forscher\*innen.<sup>62</sup>

### 5.2.2 Scott-Moncrieffs Isolierung von Anthocyanen

Die für Robinsons Gruppe so wichtige Fähigkeit, Anthocyane zu isolieren, hatte Scott-Moncrieff im Rahmen ihrer Doktorarbeit entwickelt.<sup>63</sup> Nachdem sie 1921 bis 1924 – also zur gleichen Zeit wie Thimann – am Imperial College in London Chemie studiert hatte, wechselte Scott-Moncrieff 1925 an die Universität Cambridge, um dort den „Part II Biochemie-Kurs“ zu belegen.<sup>64</sup> Im Laufe ihres ersten Jahres an Hopkins' Institut wandte sie sich auf dessen Rat hin Problemen der Pflanzenbiochemie zu.<sup>65</sup> So kam sie unter die Fittiche Wheldale Onslows, der langjährigen Mitarbeiterin und Vertrauten von Bateson und Hopkins.<sup>66</sup> Diese übertrug ihr die Aufgabe, das in den Blütenblättern einer magentafarbenen Variante des großen Löwenmäulchens enthaltene Anthocyan zu isolieren. Scott-Moncrieff erinnerte sich viele Jahre später:

<sup>60</sup> Meares (geb. Scott-Moncrieff) an Syngé, 25. Mai 1975, Syngé Papers, J. 195, TCL Cambridge.

<sup>61</sup> In der Sitzung vom 9. Oktober 1929 erfuhr der Rat des Scientific Grants Committee, dass V.H. Blackman (bei dem Thimann Botanik-Vorlesungen besucht hatte) dem Rat des Committees vom 10. Juli gefolgt war und Haldane die Summe von 504 Pfund zugesprochen hatte; „to enable him to employ Miss R. Scott-Moncrieff as his research assistant for a period of two years in an investigation into the anthocyanin pigments of plants.“ DSIR Minute Books of the Scientific Grants Committee, S. 1, DSIR 1/15, National Archives Kew.

<sup>62</sup> Heath/Hetherington (1946), S. 255. Die beiden erklärten: „These awards are definitely honorific in nature“, jährlich wurden lediglich zehn bis 18 Stipendien vergeben. Scott-Moncrieff gehörte laut dem DSIR also zu den „most effective investigators available“. An diese sollten laut „Scheme for the Organisation and Development of Scientific and Industrial Research“ vom 23. Juli 1915 die Mittel des DSIR fließen (S. 251).

<sup>63</sup> 1930 erhielt Scott-Moncrieff den „Titel eines PhD-Grades“. „It had the flavour of being knighted in the field“, erklärte sie später. Scott-Moncrieff (1981), S. 148. Die Universität Cambridge verlieh Frauen bis 1948 keine eigentlichen Dokortitel.

<sup>64</sup> Für dieses Programm hatten sich laut Richmond (2007), S. 394 in der Regel Studierende entschieden, die eine akademische Laufbahn anstrebten.

<sup>65</sup> Meares (= Scott-Moncrieff) an Syngé, 16. Oktober 1978: „During the year, at Hoppy's suggestion I changed course + concentrated on plant biochem. and research under Mrs Onslow's while she suggested my taking up Anthocyanin isolations with a view to following up her 1915 ideas – + so my sights were set.“ Syngé Papers, J. 195, TCL Cambridge.

<sup>66</sup> Im Sommer 1904 hatte Wheldale Part II des Natural Science Tripos mit Auszeichnung abgeschlossen. Schon davor hatte sie mit Züchtungsexperimenten im Rahmen von Batesons Programm begonnen. Wheldale (1907), S. 288. Vgl. Wheldale, tabellarischer Lebenslauf, Bateson Papers, H. 52, G5q-100, CUL Cambridge sowie Richmond (2007).

It was a propitious moment for me, a newly-fledged chemist [...], alert for an interesting line of research, when Mrs Onslow encouraged me to tackle the problem afresh in Cambridge and attempt the isolation and identification of some natural anthocyanins, especially the pigment of magenta *Antirrhinum* which had interested her in 1914.<sup>67</sup>

*Antirrhinum majus* hatte sich damals aus zwei Gründen als Versuchspflanze für Wheldales Studie angeboten. Erstens hatte Wheldale das Vererbungsmuster der Blütenfarben für diese Art bereits erarbeitet.<sup>68</sup> Zweitens zeigte diese Art das eigentümliche Vererbungsmuster, das schon bei Platterbsen beobachtet worden war: Aus der Kreuzung zweier Albinovarianten (einer mit weißen und einer mit elfenbeinfarbenen Blüten) entstanden Nachkommen mit magentafarbenen Blüten. Pflanzen mit farblosen Blüten ohne Anthocyane produzierten also Nachkommen mit anthocyanhaltigen Blüten. Wheldale folgerte daraus, dass in den Zellen der weißen und der elfenbeinfarbenen Blüten sämtliche chemischen Anthocyanbausteine vorliegen mussten.<sup>69</sup>

Wheldale hatte bereits 1909 begonnen, sich mit dem biochemischen Vorgang der Anthocyan-Synthese zu beschäftigen, also einige Jahre vor Willstätter. 1911 fasste sie ihr Forschungsproblem wie folgt: „[W]hat are the chemical processes which underlie the formation of anthocyanin?“<sup>70</sup> Um dieses Problem zu lösen, bestimmte sie zunächst die Pigmenttypen in den Blüten der Pflanzen, aus denen magentafarbene Blüten hervorgingen. In den elfenbeinfarbenen Blüten fand sie Flavone oder Flavonole. Die Blüten der weißen Variante hingegen enthielten keine derartigen Stoffe. Sie mussten demnach eine Substanz enthalten, die in Verbindung mit Flavonen oder Flavonolen Anthocyane zu bilden vermag.<sup>71</sup> Wheldale vermutete, dass diese unbekannte Substanz ein oxidierendes Enzym ist und Anthocyane durch die Oxidierung von Flavonen entstehen (Abb. 5.7).<sup>72</sup> Diese Hypothese passte zu dem Ergebnis ihrer Kreuzungsversuche und zu einer zeitgenössisch diskutierten Theorie der Pflanzenatmung.<sup>73</sup>

<sup>67</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 126.

<sup>68</sup> Wheldale (1907) erklärte die Ausprägung der fünf Blütenfarben der Löwenmäulchen – Weiß, Gelb, Elfenbein, Purpurrot und Magenta – durch die An- oder Abwesenheit vier mendelscher Faktoren (Y, I, L und T).

<sup>69</sup> Wheldale Onslow (1925), S. 12: „The two varieties must obviously, between them, contain the chemical substances, or the power to produce the chemical substances, essential to the formation of anthocyanin.“

<sup>70</sup> Wheldale (1911), S. 133.

<sup>71</sup> Wheldale Onslow (1925), S. 13.

<sup>72</sup> Wheldale (1911), S. 134 und Wheldale Onslow (1925), S. 13. Die damalige Biochemiestudentin Dorothy Moyle (später Needham) hörte am 1. März 1918 eine Vorlesung Wheldales zum Thema „Anthocyanin Pigments in Plants“. In ihren Vorlesungsnotizen stellt sie Wheldales und Willstätters Thesen zur Anthocyan-synthese gegenüber: „1. Arise from flavones by oxidation + condensation [Wheldale]. 2. Arise from flavones by reduction. Willstätter.“ GCPP Needham, 3/2/15, AGC Cambridge.

<sup>73</sup> Laut einem Vorschlag des russischen Botanikers und Chemikers Wladimir Palladin wirkten die leicht oxidierbaren Stoffe in Glucosiden als „Atmungschromogene“ in Oxidationsprozessen. Die Chromogene seien Vorläufersubstanzen, die durch Enzyme zu Pigmenten oxidiert werden. Die Anthocyane zählte Palla-

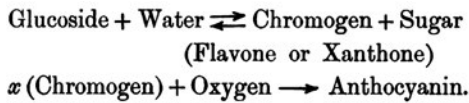


Abb. 5.7 Reaktionsschema der Anthocyan-Synthese aus Wheldale (1913), S. 87.

Um diese Hypothese zu stützen, bemühte sich Wheldale, die Natur der Pigmente in den Blüten des großen Löwenmäulchens genauer zu klären. Zusammen mit dem Chemiker Harold Llewellyn Bassett identifizierte sie das Flavon in den elfenbeinfarbenen Blüten als Apigenin. Die Anthocyane in den farbigen Blüten konnten sie nicht genauer bestimmen, stellten aber fest, dass diese einen höheren Sauerstoffanteil aufwiesen als Apigenin. Dies schien Wheldales Oxidationshypothese zu bestätigen. Zudem hatte Willstätter inzwischen mehrere Anthocyane isoliert und bemerkt, dass diese den Flavonolen strukturell ähneln.<sup>74</sup> Sein Schema der Anthocyan-Biosynthese stand jenem von Wheldale allerdings diametral entgegen. Willstätter deutete seine erfolgreiche Synthese von Cyanidin aus dem Flavon Quercetin als Hinweis darauf, dass Anthocyane in der Pflanze durch einfache Reduktion von Flavonen entstehen.<sup>75</sup> Wheldale Onslow fand diesen Schluss wenig überzeugend. Aufgrund von Überlegungen zu den genetischen Anlagen für die Anthocyanbausteine kamen für sie als Ausgangsstoffe der Anthocyan-Biosynthese nur Entitäten infrage, die im Zellsaft anthocyanhaltiger Blüten vorliegen.<sup>76</sup>

1925, also kurz vor Scott-Moncrieffs Ankunft in Cambridge, hielt Wheldale Onslow das Problem der Anthocyan-Biosynthese nach wie vor für ungeklärt. Es sei alles andere als erwiesen, dass Anthocyane durch die Reduktion von Flavonen entstehen, wie Willstätter es behauptete. Denn noch man habe aus keiner Pflanze sowohl Flavon als auch Anthocyan isoliert, bestimmt, und nachgewiesen, dass das durch Reduktion aus dem extrahierten Flavon hergestellte künstliche Anthocyan identisch mit dem natürlichen Anthocyan ist.<sup>77</sup>

---

din zu den so gebildeten „Atmungspigmenten“. Siehe Kostytschew (1926), S. 322, 560 und Wheldale Onslow (1925), S. 13.

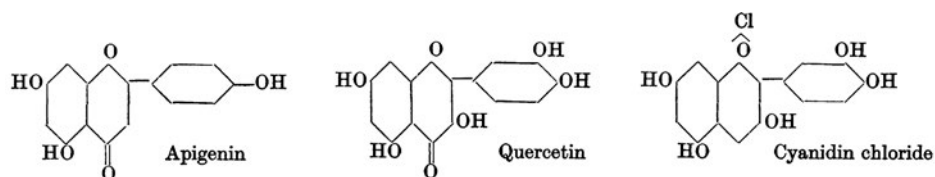
74 Wheldale/Bassett (1914). Willstätter (1914), S. 2870: „Auch im Verhalten“ der Flavonole und Anthocyane zeige sich „eine Analogie“, die für die „Ermittlung der Struktur von Bedeutung“ sei.

75 Wheldale Onslow (1925), S. 18. Willstätter (1914), S. 2874 hielt es deshalb für eine „wichtige Aufgabe künftiger Arbeiten, die gelben und die roten Blütenfarbstoffe in einander überzuführen“.

76 Wheldale Onslow (1925), S. 18: „It is reasonable to expect that the anthocyanin of any plant should be accompanied by the flavone from which it is derived.“ Werden Anthocyane aus Flavonen gebildet, dann enthalten Blüten mit roten, violetten oder blauen Blüten Erbanlagen für Flavone – und folglich auch Flavone. Die Option, dass die Flavone für die Bildung von Anthocyanen restlos „aufgebraucht“ werden, schloss Wheldale Onslow aus.

77 Wheldale Onslow (1925), S. 18.

Hier setzte Scott-Moncrieffs Forschung in Cambridge an. In ihrem Promotionsprojekt ging es darum herausfinden, ob sich Anthocyane direkt aus Flavonen ableiten lassen oder nicht.<sup>78</sup> „If Wheldale’s original hypothesis had been correct, some simple relationship should be apparent between the structures of these two pigments“, so die Überlegung.<sup>79</sup> Um Wheldale Onslows Schema der Anthocyan-Biosynthese zu testen, isolierte und identifizierte Scott-Moncrieff die in den Blüten einer Pflanze jeweils *zusammen* vorkommenden Pigmente.<sup>80</sup> Das Pflanzenmaterial für diese Studien wurde im Botanischen Garten der Universität Cambridge gezogen.<sup>81</sup> Zur Isolierung der Pigmente griff Scott-Moncrieff auf das von Willstätter entwickelte Verfahren zurück.<sup>82</sup> Das Pigment in den magentafarbenen Blüten des großen Löwenmäulchens identifizierte sie als Cyanidin. Diesen Schluss stützte sie unter anderem durch den Vergleich der Eigenschaften ihres Isolats mit denen einer Probe des in Robinsons Labor synthetisierten Cyanidins.<sup>83</sup> Das in den Blüten enthaltene Flavon war bereits als Apigenin identifiziert worden.



**Abb. 5.8** Strukturformeln des Flavons Apigenin, des Flavonols Quercetin und des Anthocyanidins Cyanidin, aus Scott-Moncrieff (1930a), S. 754. Wheldale Onslow hatte erwartet, dass das Anthocyan in den magentafarbenen Blüten von *Antirrhinum majus* aus dem ebenfalls dort vorkommenden Apigenin gebildet wird. Das von Scott-Moncrieff gefundene Cyanidin ähnelte strukturell aber eher Quercetin.

<sup>78</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 753.

<sup>79</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 754. Strukturelle Ähnlichkeit galt also als Hinweis auf ein Vorläufer-Produkt-Verhältnis.

<sup>80</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 753: „With a view to throwing more light upon the interrelationships between flavones and anthocyanins in the same varieties, a further attempt has been made to isolate and identify the red and magenta pigments of *Antirrhinum majus*.“

<sup>81</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 755. Die Genetikerin Edith Rebecca Saunders hatte ihr dafür ein Beet zur Verfügung gestellt.

<sup>82</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 755 unterstrich sie die Bedeutung dieses Verfahrens. Willstätters und Eversets klassische Arbeiten hätten die Methoden der Extraktion und Isolation der Anthocyane revolutioniert.

<sup>83</sup> Scott-Moncrieff (1930a), S. 756: „It has also been possible to compare the pigment from *Antirrhinum* with a sample of pure synthetic cyanidin chloride which was very kindly sent to me by Prof. R. Robinson. They showed a close resemblance both in their absorption spectra and behaviour in a range of buffered solutions.“

Das Vorkommen der Pigmente Apigenin und Cyanidin in den untersuchten *Antirrhinum*-Blüten sprach gegen die Annahme einer einfachen Oxidations-Reduktions-Beziehung zwischen Flavonen und Anthocyanen. Scott-Moncrieffs Daten stützten weder Willstätters noch Wheldale Onslows Schema der Anthocyan-Synthese.<sup>84</sup>

### 5.2.3 Lawrences genetische Studien zur Blütenfarbe

Auch William Lawrence, der seit 1924 als Züchter an der JIHI arbeitete, griff Ende der 1920er-Jahre Wheldale Onslows Ideen in seinen genetischen Studien auf.<sup>85</sup> Seine Experimente zur Blütenfarbenvariation der Gartendahlie waren Teil einer traditionellen Forschungslinie der JIHI. Bateson selbst hatte sich von 1914 bis 1923 mit der Vererbung der Blütenfarbe bei *Dahlia* beschäftigt und das Projekt im Sommer 1925 an Lawrence übergeben.<sup>86</sup> Ein zentrales Element dieser Arbeit bestand darin, die Blütenfarben zu klassifizieren. Lawrence stellte deshalb als Erstes sicher, dass er die dazu benötigten physiologischen Voraussetzungen mitbrachte: „[T]he first thing I did before classifying the colours was to test my eyes for possible colour blindness! They were normal and so I could proceed with confidence.“<sup>87</sup>

Die Farbpalette der untersuchten Dahlien-Blütenblätter reichte von weiß über elfenbeinfarben, gelb, orange und scharlachrot bis lila. Diesen Farben liegen zwei Typen von Pigmenten zugrunde, erklärte Lawrence: Flavone und Anthocyane. Die Flavone färben die Blüten elfenbeinfarben bis dunkelgelb.<sup>88</sup> Die Anthocyane wiederum seien für die orange bis scharlachrote und die magenta bis violette Färbung der Blüten verantwortlich. Bei der Betrachtung der Blütenblätter verschiedener Dahlienarten fiel Lawrence

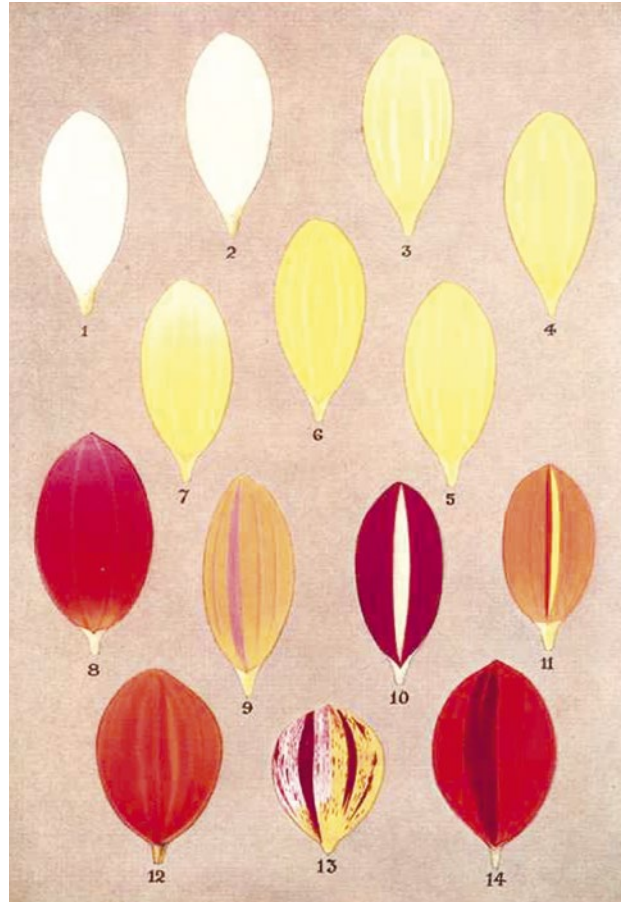
<sup>84</sup> Scott-Moncrieff (1929a), S. 630 und (1930a), S. 754: „Since cyanidin contains one more molecule of oxygen than apigenin, the connection between these two pigments cannot be one of reduction, nor can one explain their relationship by any simple oxidative process.“ Wheldale Onslows Hypothese zufolge wird aus dem Flavon Apigenin das Anthocyan Pelargonin (mit einer OH-Gruppe an 4') gebildet. Als Vorläufer für das gefundene Cyanidin (mit zwei OH-Gruppen an 3' und 4') kam der Hypothese zufolge das Flavon Quercetin infrage.

<sup>85</sup> Bericht *The John Innes Horticultural Institution 1910–1935*, S. 5, JICA Norwich. Bateson hatte Lawrence 1924 eine Stelle als Vorarbeiter in der Obstzucht-Abteilung der JIHI angeboten. Lawrence (1980), S. 26 erinnerte sich, wie er im August 1924 nach Merton zurückkehrte und 52 Shilling pro Woche verdiente. Schon ab Oktober 1913 hatte Lawrence als unbezahlter Garden Boy für Bateson gearbeitet, bevor er drei Jahre in der Armee diente und zwei Jahre in den Kew Gardens arbeitete (S. 4). Auf die Frage, ob er sein Studium fortsetzen sollte, habe Bateson geantwortet: „No [...] you will be quite all right at John Innes“ und so blieb ein Zertifikat der Royal Horticultural Society Lawrences einzige akademische Qualifikation (S. 26).

<sup>86</sup> Im internen Bericht der JIHI für das Jahr 1926, S. 5, steht: „Mr. Lawrence, in addition to assisting Mr. Crane in the fruit experiments, is continuing breeding work with Dahlias, begun by the late Director.“ JICA Norwich. Siehe auch Lawrence (1980), S. 27 und Cock (1973), S. 30.

<sup>87</sup> Lawrence (1980), S. 28.

<sup>88</sup> Lawrence (1929), S. 127–128. Zwar sind die weißen Blüten ohne Flavone von den elfenbeinfarbenen mit bloßem Auge nicht unterscheidbar. Blätter mit Flavonpigmenten verändern aber ihre Farbe, wenn sie mit Ammoniak begast werden.



**Abb. 5.9** Tafel XII aus Lawrence (1929), eingebunden nach S. 158. Blütenfarben von *Dahlia variabilis*: (1) weiß, ohne Flavone; (2–7) elfenbeinfarben, cremefarben, blassgelb, gelb, dunkelgelb, gelb-cremefarben – zurückzuführen auf die Anwesenheit von Flavonen; (8–14) Blüten mit Anthocyanpigmenten und Flavonen, jeweils mit Verlust von Flavonen oder Anthocyanen in einzelnen Sektoren.

auf: Die Farbtöne magenta bis violett waren immer assoziiert mit elfenbein und orange bis rot immer mit gelb. Sein Ziel war es, dieses Muster genetisch aufzuklären.<sup>89</sup>

Der erste Schritt seiner klassischen mendelschen Analyse bestand im Durchführen kontrollierter Züchtungsversuche. So kreuzte er beispielsweise Pflanzen mit weißen, elfenbeinfarbenen oder gelben Blütenblättern (Abb. 5.10). In einem zweiten Schritt interpretierte er die Kreuzungsergebnisse vor dem Hintergrund der mendelschen Gesetze. Für die Pigmentproduktion in der nächsten Generation vermutete er, dass die Produktion von Flavonen genetisch gesteuert wird über die Faktoren I für „ivory“ und Y für „yellow“.<sup>90</sup>

<sup>89</sup> Lawrence (1929), S. 125.

<sup>90</sup> Lawrence (1929), S. 136.



Fam.	♀	♂	Seeds	Gerui- nated Plants	$F_1$			Expectation from tetrasomic segre- gation of $Y$ and disomic segrega- tion of $I$			
					Yellow	Ivory	White	Yellow	Ivory	White	
9/28	35/26 (white) yyyyii	32/26 (white) yyyyii	44	37	35	—	5*	30	—	—	35
10/28 and 12/28	32/26 (white) yyyyii	White Star (ivory) yyyyIi	35	31	31	—	16	15	—	15.5	15.5
40/28	35/26 (white) yyyyii	22 <sup>9</sup> /27 (yellow) YYyyIi	55	52	50	41	5	4	41.6	4.16	4.16
41/28	32/26 (white) yyyyii	31 <sup>9</sup> /27 (yellow) YYyyIi	54	38	36†	15	9	11	17.5	8.75	8.75
6/28	14/26 (yellow) YY YyIi	Ideal (yellow) Yyyyyi	52	51	51‡	49	0	0	49	0	0

\* See text. † 1 plant unrecorded for colour. ‡ 2 plants unrecorded for colour.

**Abb. 5.10** Tabelle der im Jahr 1928 gezogenen Familien; mit der Familiennummer und hypothetischem Genotyp der Elterngeneration, die Anzahl der zur Blüte gebrachten Pflanzen und die errechnete und tatsächlich erhaltene Anzahl gelber, elfenbeinfarbener und weißer Blüten, aus Lawrence (1929), S. 136.

Das tatsächliche Auftreten der verschiedenen Farbtöne unter den Nachkommen verglich Lawrence mit den aufgrund dieser Hypothese zu erwartenden Werten.<sup>91</sup> Dem weißen Elternteil der Familie 40/28 ordnete er den Genotyp yyyyyi zu, dem mit gelben Blüten den Genotyp YYyyIi. Die durch diese Setzung erwarteten Werte (41 gelbe; 5 elfenbeinfarbene; 4 weiße Blüten) stimmten so gut mit den beobachteten Werten überein (41.6; 4.16; 4.16), dass Lawrence keine weiteren genetischen Hypothesen in Erwägung zog.<sup>92</sup>

Solche Kreuzungsexperimente und ihre quantitative Auswertung seien charakteristisch für die genetische Forschung, erklärte Morgan: Die moderne Theorie der Vererbung leite sich von numerischen Daten ab, die durch das Kreuzen zweier Individuen gewonnen werden, die sich in einem oder mehreren Merkmalen unterscheiden.<sup>93</sup> Auf der Basis der Resultate von Kreuzungsversuchen wurde auf die Existenz von Genen (oder mendelschen Faktoren, wie Bateson sie nannte) geschlossen.<sup>94</sup> Diese Erbfakto-

<sup>91</sup> Lawrence setzte voraus, dass die Faktoren unabhängig vererbt werden und Y oder y auf vier und I oder i auf zwei homologen Chromosomen liegen. Aus zytologischen Untersuchungen hatte er geschlossen, dass *Dahlia variabilis* octoploid ist, die Zellen also über acht Chromosomensätze verfügen (S. 145–152, 157).

<sup>92</sup> Lawrence (1929), S. 137.

<sup>93</sup> Morgan (1926b), S. 1: „The theory is primarily concerned with the distribution of units between successive generations of individuals.“

<sup>94</sup> Siehe Morgan (1926b), S. 1: „In the same sense in which the chemist postulates invisible atoms and the physicist electrons, the student of heredity appeals to invisible elements called genes.“ Die Vorstellung, dass Chromosome die genetischen Faktoren von einer Generation zur nächsten trugen, akzeptierte Bateson nur widerwillig, so Rushton (2014).

ren, so nahm man an, seien für das Auftreten der untersuchten Merkmale verantwortlich – ohne genau zu wissen, wie sie diese Merkmale hervorbringen.

Während es Lawrence gelang, das Auftreten weißer, elfenbeinfarbener und gelber Blüten zufriedenstellend auf die zwei Faktoren Y und I zurückzuführen, konnte er für die Anthocyane kein ähnlich gut gestütztes Modell vorschlagen.<sup>95</sup> Er vermutete, dass ein einzelner Faktor A Anthocyane produziert, falls gleichzeitig gelbe oder elfenbeinfarbene Flavone vorliegen. Bei der genaueren Charakterisierung der Anthocyane stieß Lawrence aber an seine Grenzen. Er ging davon aus, dass in der Gartendahlie mindestens zwei unterschiedliche Anthocyane vorkommen: „geranium red“ und „purple“. Diese Kategorien beschrieben lediglich bestimmte Farbtypen und waren chemisch nicht weiter definiert.<sup>96</sup> Bis auf Weiteres müsse die Identität der Anthocyane in den Dahlienblüten ungeklärt bleiben, und es sei nicht vorgesehen, die Versuchsreihe mit einer chemischen Analyse der Anthocyane zu ergänzen, bedauerte Lawrence.<sup>97</sup> Er habe weder die Mittel noch das Wissen gehabt, um die chemische Identität der Pigmente aufzudecken, unterstrich er später, „but I was exceptionally fortunate in that exactly at this time a biochemist was appointed to look into the chemistry of flower colours in the various plants under investigation by the geneticists at Merton. This was Dr Rose Scott-Moncrieff“.<sup>98</sup>

Lawrences *Dahlia*-Artikel erschien im August 1929. Einige Wochen vorher hatte er Scott-Moncrieff vermutlich zum ersten Mal getroffen.<sup>99</sup> Sie informierte am 15. Juni 1929 bei einem Treffen der Biochemical Society an der JIHI über die Isolierung und Identifizierung von drei neuen Anthocyanen.<sup>100</sup> Haldane, der die beiden miteinander bekannt machte, hielt sich an dem Wochenende ebenfalls in Merton auf: Er nahm am Treffen der Society for Experimental Biology teil, bei dem unter anderem Mitarbeiter der JIHI über die Anthocyan-Vererbung in Mohnblumen berichteten.<sup>101</sup> Die Sitzungen der beiden Gesellschaften fanden zeitgleich statt. Die Genetiker\*innen verpassten also zwangsläufig Scott-Moncrieffs Vortrag und umgekehrt. Dies illustriert, dass genetische und chemische Pigmentanalysen im Sommer 1929 noch als separate Forschungslinien wahrgenommen wurden.

<sup>95</sup> Lawrence (1929), S. 145 bedauerte: „The evidence is [...] too meagre to justify any conclusiveness on anthocyanin.“

<sup>96</sup> Lawrence (1929), S. 131. Das unterschiedliche Farbverhalten der beiden Pigmente konnte Lawrence über den Ammoniaktest etablieren: Die magentafarbenen bis violetten Blüten verfärbten sich grünlich bis bläulich. Die orangenen und scharlachroten Blüten werden rotbraun (S. 134).

<sup>97</sup> Lawrence (1929), S. 145 und 155.

<sup>98</sup> Lawrence (1980), S. 28.

<sup>99</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 146: „When Haldane first put me in touch with the John Innes Institution in 1929, it was to W. J. C. Lawrence and his extensive genetical data on *Dahlia* that he referred me.“

<sup>100</sup> Scott-Moncrieff (1929a), S. 630 hatte die Anthocyane der magentafarbenen Blüten von *Antirrhinum majus*, der braunen Blüten von *Cheiranthus cheiri* und der roten Blüten von *Primula polyanthus* isoliert.

<sup>101</sup> Anonymus (1929), S. 932 und Newton (1929).

Dass sich dies kurz danach änderte, lag an Haldane. Seit 1927 leitete dieser parallel zu seiner Beschäftigung in Cambridge auch die genetische Forschung an der JIHI.<sup>102</sup> An der experimentellen Arbeit beteiligte er sich nicht, sondern sah seine Aufgabe darin, neue Forschungslinien vorzuschlagen.<sup>103</sup> 1929 erklärte er die von Wheldale Onslow inspirierte Studie zum Prestigeprojekt der Institution. Er sorgte dafür, dass Scott-Moncrieff die Ressourcen der JIHI zur Verfügung standen. Dass sie ihre Pigmentbestimmungen an Pflanzen vornehmen konnte, deren Verwandtschaftsverhältnisse bekannt waren, war entscheidend für das Vorhaben: So konnte sie Robinsons Thesen zur Struktur der in den Blüten vorhandenen Pigmente korrelieren mit den in der Genetik etablierten Annahmen zu den (auf die Blütenfarbe bezogenen) Genotypen der Pflanzen.<sup>104</sup>

### 5.3 Wheldales Vision: zwei Probleme, ein Mechanismus

Scott-Moncrieff schloss sich also Ende der 1920er-Jahre innerhalb kurzer Zeit mit Expert\*innen aus der Genetik und der Organischen Chemie zusammen. Die Genetiker\*innen wurden von ihrem Vorgesetzten Haldane zur Kooperation mit der Biochemikerin angewiesen. Robinson wiederum war interessiert an der Zusammenarbeit mit Scott-Moncrieff, weil diese geübt darin war, Anthocyane aus Pflanzen zu isolieren. Allerdings verbanden um 1930 weder die Chemiker\*innen noch die Genetiker\*innen große Hoffnungen mit der Zusammenführung ihrer Methoden. Scott-Moncrieff schilderte die Situation rückblickend so: „At first, workers in the two disciplines did not appreciate fully the significance of their different approaches and were unaware of the potential of combining their findings. They were sceptical of each other’s methods.“<sup>105</sup> Darauf, dass sich durch die Verbindung ihrer Methoden zentrale Probleme beider Fächer lösen ließen, hatte Wheldale Onslow schon vor mehr als zwanzig Jahren hingewiesen: Einerseits gewinne man Hinweise auf die Wirkungsweise der Gene, andererseits lasse sich die Biosynthese der Anthocyane erhellen. Im Folgenden stelle ich ihre Argumentation für diese *interfield*-Annahme vor und zeige, wie weit Scott-Moncrieffs Kooperationspartner\*innen dieser um 1930 zustimmten.

<sup>102</sup> Dem JIHI-Zytologen Cyril Darlington zufolge hatte Julian Huxley Haldane für den Posten vorgeschlagen. Für Haldanes zehn Jahre an der JIHI siehe Wilmot (2017).

<sup>103</sup> Haldanes Bericht für den *Report for the year 1927*, S. 10, JICA Norwich. Darlington schilderte in seinem Brief an Norman W. Pirie vom 9. Juli 1965: „He spent the Saturdays and parts of the vacations [...] working in the Cytology Lab at Merton mostly doing sums but also reading and writing the genetical papers produced at the institution.“ Pirie Papers, Ordner A. 26, RSA London.

<sup>104</sup> Scott-Moncrieff (1936b), S. 900.

<sup>105</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 141.

Gleich auf den ersten Seiten ihrer Monografie *The Anthocyanin Pigments of Plants* von 1916 eröffnete Wheldale, was sie sich von der Kombination der genetischen und chemischen Methoden der Anthocyanforschung versprach:

[W]e have now, on the one hand, satisfactory methods for the isolation, analyses and determination of the constitutional formulae of these pigments. On the other hand, we have the Mendelian methods for determining the laws of their inheritance. By a combination of these two methods we are within reasonable distance of being able to express some of the phenomena of inheritance in terms of chemical composition and structure.<sup>106</sup>

Physiologisch gesehen seien Anthocyane wenig spannend. Die Funktion dieser Pigmente sei, im Gegensatz zu jener der Chlorophylle oder Carotinoide, völlig unklar. Stattdessen böten die chemisch mittlerweile gut bekannten Stoffe einen Schlüssel zur Aufklärung der Genaktivität. Wheldale ging davon aus, dass Gene die Entwicklung von Organismen steuern. Diese Annahme war Ende der 1920er-Jahre wenig kontrovers. So bezeichnete 1927 der Pflanzengenetiker Royal Alexander Brink Gene als „the primary internal agents controlling development“, und Morgan hielt fest, dass sich Genveränderungen auf Entwicklungsprozesse auswirken.<sup>107</sup>

Wheldale Onslow wies nun darauf hin, dass sich Genetiker\*innen und Chemiker\*innen für denselben biochemischen Vorgang interessierten: „The biochemical interpretation of factors for colour is [...] part of a greater problem, namely, that of the origin of anthocyanin in the plant.“<sup>108</sup> Die genetisch gesteuerte Ausprägung roter bis blauer Blüten und die Biosynthese der Anthocyane seien ein und derselbe Prozess:

(III.) Mendelsche Faktoren steuern die Synthese der Pigmente, die für die Farbe der Blüten verantwortlich sind.

Die in der Genetik postulierten Gene stehen am Anfang und die in der Organischen Chemie studierten Anthocyane am Ende dieses Prozesses. Beiden Fächer lag daran, die Schritte dazwischen aufzudecken und zu erfahren, aus welchen Ausgangsstoffen die Anthocyane in der Pflanze gebildet werden. Weil sie Komponenten desselben Mechanismus erforschten, sei für Genetiker\*innen und Chemiker\*innen gleichermaßen aufschlussreich, was das jeweils andere Fach über den Vorgang der Anthocyan-Synthese in Erfahrung bringen könne.

<sup>106</sup> Wheldale (1916), S. vi.

<sup>107</sup> Brink (1927), S. 280 und Morgan (1926b), S. 26–27.

<sup>108</sup> [Wheldale] Onslow (1931), S. 373.

### 5.3.1 Über Biochemie die Genwirkung erschließen

„Only an exact knowledge of the chemical reactions involved in the formation of pigment will enable us to explain the mechanism of colour inheritance and the cause of differences between varieties“, betonte Wheldale 1911.<sup>109</sup> Auf die Bedeutung der Biochemie für die Genetik allgemein und insbesondere für die Klärung der Frage, wie mendelsche Faktoren wirken, hatte 1904 schon Bateson hingewiesen. Die Nähe von Genetik und Chemie unterstrich er sprachlich, indem er Kreuzungsexperimente – wie andere Genetiker\*innen übrigens auch – mit chemischen Versuchen verglich. Der Zuchtstall sei für Genetiker\*innen das, was das Reagenzglas für Chemiker\*innen ist – ein Instrument, mit dem die Natur der Organismen untersucht und ihre genetischen Eigenschaften empirisch bestimmt werden können.<sup>110</sup> Analog dazu beschrieb Bateson die Färbung der Erbsenblüten: „A dose of a certain ingredient from one parent meets a dose of another ingredient from the other parent and the two make pigment in the flower.“<sup>111</sup> Bei der Platterbse sei die Annäherung an einfache chemische Phänomene bereits gelungen.<sup>112</sup>

Bateson verwies weiter auf die methodologische Bedeutung der Biochemie für die Genetik. In seiner Antrittsvorlesung als Professor für Biologie an der Universität Cambridge 1908 erklärte er, Ziel der Genetik sei es, diejenigen Faktoren zu identifizieren, aus denen die Körper von Tieren und Pflanzen hervorgehen, und die Gesetze ihrer Verteilung auf die Keimzellen aufzudecken.<sup>113</sup> Um die Faktoren auseinanderzuhalten, müsse man die Physiologische Chemie zurate ziehen. Biochemische Methoden würden helfen, einzelne mendelsche Faktoren und ihre Wirkungen zu identifizieren. Genetiker\*innen und Biochemiker\*innen müssten deshalb eng zusammenarbeiten.<sup>114</sup> Tatsächlich hatten sich Wheldale und Bateson wiederholt an Hopkins gewandt, um

109 Wheldale (1911), S. 134. Den Begriff des Vererbungsmechanismus übernahm auch Hopkins (1933), S. 258, als er über die Anthocyanforschung sprach: „[I]t is a field in which chemistry by joining hands with cytology and genetics is giving its indispensable assistance to our understanding of the mechanisms of inheritance.“

110 Bateson (1928a [1904]), S. 234. So schrieb etwa Erwin Baur (1912), S. 202: „[I]ch kann mit [den durch die Kreuzungsversuche erkannten Gene] und mit den aus ihnen zusammengestellten Erbformeln meiner Pflanzen genau so arbeiten, wie der Chemiker mit seinen Atomen und Molekülen und mit seinen Formeln.“ Siehe auch Baur (1910), S. 90–91.

111 Bateson (1928b [1908]), S. 326. Ein weiteres Beispiel ist Bateson (1913), S. 32: „In Mendelian analysis we have now, it is true, something comparable with the clue of chemistry [...]“

112 Bateson (1907), S. 659–660. Am Internationalen Zoologischen Kongress hatte tags zuvor Loeb vorgetragen und Bateson bezog sich auf dessen Rede: „Dr. Loeb encourages us to look to chemistry for the fulfilment of our hopes, and often, as in the case of the sweet peas, of which I have spoken, we come very near indeed to something like simple chemical phenomena.“

113 Bateson (1928b [1908]), S. 323.

114 Bateson (1928b [1908]), S. 325.

dessen Rat einzuholen.<sup>115</sup> Bateson traf außerdem institutionelle Maßnahmen, um sicherzustellen, dass der genetischen Forschung biochemische Expertise zur Verfügung stand. So plante er 1909 an der JIHI eine feste Stelle für eine Biochemikerin ein und ließ ein kleines biochemisches Labor bauen.<sup>116</sup>

1916 konkretisierte Wheldale ihren Appell an ihre Kolleg\*innen aus der Genetik:

[A] proper conception of the inter-relationships and inheritance of the manifold characters of animals and plants will be greatly facilitated by a knowledge of the chemical substances and reactions of which these characters are largely the outward expression.<sup>117</sup>

Die Genetik beobachtete Vererbungsmuster und traf auf dieser Basis Annahmen über die Existenz und Aktivität von Genen. Diese Annahmen könnten präzisiert werden, wenn man sie mit Blick auf die chemischen Vorgänge formulieren würde, die für die Ausprägung der Merkmale verantwortlich sind.<sup>118</sup>

Dass die Ressourcen der Chemie für die Erhellung der Genwirkung relevant sind, legt die feldübergreifende Annahme (III.) nahe. Im Fall der Anthocyane war bereits bekannt, dass die Blütenfarbe von der molekularen Struktur der Pigmente abhängt. Entsprechend wurde vermutet, dass Gene Änderungen in der Struktur chemischer Substanzen bewirken. Deshalb war die Kenntnis der genauen Struktur der produzierten Pigmente zentral für die Aufklärung der Genwirkung, und ein die Struktur der Anthocyane studierender Chemiker wie Robinson der ideale Kooperationspartner für ein solches Projekt.

Genetisch-biochemische Kooperationen zur Aufklärung der Genwirkung gab es vor 1930 indes kaum. Eine Ausnahme (neben Wheldale und Bassett) bildeten der Pflanzenchemiker Charles E. Sando, der Botaniker H. H. Bartlett und der Pflanzengenetiker Rollins A. Emerson. Die drei Amerikaner erforschten in den 1920er-Jahren die Genetik und Chemie der Anthocyane in Mais.<sup>119</sup> Sie wollten die chemische Grundlage ge-

<sup>115</sup> Siehe etwa die Briefe von Bateson an Wheldale vom 12. Oktober 1908, Bateson Papers, H. 51, G5q-14 sowie Bateson an Wheldale vom 10. April 1911, ebd., H. 52, G5q-36, CUL Cambridge. Wheldale verbrachte darüber hinaus einige Zeit im biochemischen Labor Maximilian Nierensteins in Bristol, um ihre biochemischen Fertigkeiten zu vertiefen. Die beiden publizierten „Über ein anthocyanin-artiges Oxydationsprodukt des Quercetins“: Nierenstein/Wheldale (1911). Bateson und Archibald E. Garrod wiederum hatten Hopkins in den 1900er-Jahren bei seiner Erforschung von Pigmenten in Schmetterlingsflügeln unterstützt. Siehe dazu Olby (1974), S. 124–133.

<sup>116</sup> „Report of the Management Committee to Council“, 23. Juli 1909, S. 2, 4–5, zitiert in Olby (1989), S. 503.

<sup>117</sup> Wheldale (1916), S. v.

<sup>118</sup> Meunier (2020), S. 12: „As genes were seen as acting on a chemical level, the characterization of phenotypes or developmental processes was most significant regarding inferences to gene function where it could be described in chemical terms.“

<sup>119</sup> Die Initiative für diese Kooperation hatte Emerson ergriffen, der die Abteilung für Pflanzenzüchtung an der Cornell University leitete. Schon am 19. Juni 1916 hatte Emerson an den Chemie-Professor G. W. Cavanagh geschrieben: „There is need for a most thoro going chemical investigation in connection with some of our heredity studies.“ Emerson schlug eine Forschungskollaboration „on the genetics of corn color“ vor

netischer Phänomene aufdecken und Sando teilte Wheldale Onslows Einschätzung, dass hier chemische Expertise gefragt war.<sup>120</sup> Eine chemische Untersuchung von Farbtypen bekannter genetischer Konstitution, wie sie Wheldale Onslow vorschwebte, sei ein Desiderat.<sup>121</sup> Die Kooperation führte aber nicht zur Erstellung eines empirisch gut gestützten Schemas der Genwirkung. Weder Emerson noch seine Mitarbeiter füllten die abstrakte Mechanismus-Skizze mit Thesen zur biochemischen Aktivität einzelner Gene.<sup>122</sup> Die Beziehung der Gene zu den somatischen Merkmalen sei nach wie vor völlig ungeklärt, meinte Morgan 1926.<sup>123</sup> Das durch Gene beeinflusste physiologische Geschehen blende die Genetik aus:

Genetics deals with ratios between classes of related individuals that appear in successive generations in crosses between two types differing in one or more characters. There is nothing in this procedure that seems to appeal to physiological processes in the individuals in question – in fact, it seems rather to ignore them.<sup>124</sup>

Morgan war nicht der Einzige, der sich dieses blinden Flecks bewusst war und die zwischen den beiden Fächern bestehende Kluft bedauerte.<sup>125</sup> Der Zusammenhang von Genetik und Physiologie sei erst in einer Hinsicht erhellt worden: in der Frage nach dem Einfluss der Enzyme auf die Entwicklung des Phänotyps. Bekanntestes Beispiel hierfür sei Wheldale Onslows Anthocyan-Studie.<sup>126</sup> Die Vorstellung, dass Gene die Produktion von Enzymen steuern, betrachtete Morgan wie viele seiner Zeitgenossen als plausibel: „[T]he genes may be protein bodies, one of whose activities is to produce enzymes.“<sup>127</sup> Schon 1907 hatten Bateson und seine Mitarbeiter\*innen vorgeschlagen, dass einer der von ihnen postulierten mendelschen Faktoren wie

---

und hoffte, einen Chemiker in seine Abteilung für Pflanzenzüchtung holen zu können. Drei Jahre später warnte Emerson Bartlett in einem Brief vom 20. März 1919: „[U]nless we can take a first step toward connecting genetic factors with the chemistry and physiology of plants, certain lines of genetic work are going to tend to dry up.“ Zitate nach Kimmelman (1992), S. 210–211.

120 Sando (1925), S. 304: „It is the problem of the chemist to disentangle and isolate the substances whose combination is responsible for the observed phenomena.“ Siehe auch Sando/Bartlett (1922), S. 630: „Without some chemical knowledge of the pigments, the geneticist obviously cannot advance beyond the symbolic expression of his results.“

121 Sando (1925), S. 304: „Investigations of this kind, which have in view a chemical interpretation of Mendelian character, would be helpful in an understanding of interacting factors in heredity.“

122 Kimmelman (1992), S. 217.

123 Morgan (1926b), S. 26: „The theory of the gene [...] states nothing with respect to the way in which the genes are connected with the end-product or character.“ Siehe auch Morgan (1926a), S. 490.

124 Morgan (1926a), S. 489.

125 So etwa Lillie (1927), S. 361: „[T]he majority of geneticists, and many physiologists certainly, hope for and expect a reunion.“

126 Morgan (1926a), S. 500.

127 Morgan (1926a), S. 510. Auch Troland (1917) und Wright (1917) diskutierten Enzymtheorien der Genwirkung.

ein Enzym wirkt.<sup>128</sup> Ein Jahr später präzierte Bateson: Nicht das Enzym selbst werde vererbt, sondern das Vermögen, ein Enzym zu produzieren oder aber das Substrat, auf welches das Enzym wirkt.<sup>129</sup> Er hielt Wheldales Untersuchung für bahnbrechend und ermutigte sie im Herbst 1908, mit ihren Studien fortzufahren.<sup>130</sup>

In den 1920er-Jahren wurde die Aufdeckung der Genwirkung an der JIHI nicht mehr aktiv angestrebt. Zwar wies Lawrence auf die Bedeutung chemischer Analysen hin.<sup>131</sup> Nach der genauen Wirkungsweise der Gene fragte er allerdings nicht. Weder in seiner Publikation von 1929 noch in den internen Berichten der JIHI war davon die Rede.<sup>132</sup> Erst Haldane setzte das Problem wieder auf die Agenda. Schon seit Mitte der 1920er-Jahre hatte er sich mit der biochemischen Genwirkung beschäftigt und dazu unter anderem einen Vortrag im Biochemical Club gehalten.<sup>133</sup> Im internen Jahresbericht der JIHI für 1929 erklärte Haldane schließlich, Scott-Moncrieff arbeite neuerdings unter seiner Führung am Problem der „chemistry of flower-colour“. Das zu erforschende Material stamme größtenteils aus Merton und das Ziel ihres Projekts sei die Klärung der biochemischen Wirkung genetischer Faktoren: „She is engaged on an investigation of the chemistry of the anthocyanins of plants of known genetical composition, in

---

128 In einer Fußnote schrieben Bateson/Saunders/Punnett (1907), S. 31: „The behaviour of these two factors strongly suggests that one of them (C) may be a colour-forming stuff which gives rise to colour when acted upon by the other factor (R). We should then have to regard this latter as of the nature of an enzyme, but, in the absence of direct chemical evidence, we consider it advisable to use non-committal terms for the present.“

129 Bateson (1928b [1908]), S. 321: „The thing transmitted can only be the power or faculty to produce the ferment or the objective substance [on which the ferments act].“

130 Bateson an Wheldale, 24. September 1908: „So far as I know there has hitherto been no attempt to show the connexion between the chemical and genetic phenomena.“ Bateson Papers, H. 51, G5q-13, CUL Cambridge. Im selben Brief schrieb er: „Certainly buy any reagents &c. you need.“

131 Lawrence (1929), S. 131: „[O]nly chemical analysis can finally establish the true colour of the particular anthocyanin(s) involved.“ Wohl aus demselben Grund meinte der amerikanische Botaniker William Crocker (1916), S. 349 in seiner Besprechung von Willstätters Forschung in der *Botanical Gazette*: „The findings are certain to prove of great importance to plant workers, especially breeders and physiologists.“

132 In seinem Bericht für den *Report for the year 1926*, S. 28–29, gab Lawrence an, er beabsichtige mit seinen Versuchen die Vermutung zu testen, ob die unregelmäßige Farbverteilung das Ergebnis der Vererbung und der anschließenden somatischen Segregation zweier unterschiedlicher Plastidentypen sein könnte. Laut Darlington, zitiert nach Dronamraju (2017), S. 133, war dies Ausdruck einer Lücke in Batesons Genetik: „Haldane had filled [...] a gap in Bateson's genetics. [...] He had picked up also one of the main threads of past and future genetics – the chemical study of gene action initiated by Garrod in man and by Onslow in plants.“ Für Garrods Einfluss auf Haldane siehe Olby (1974), S. 131–133.

133 Selig Hecht war im Herbst 1925 als NRC-Fellow in Cambridge. Er fasste den Inhalt des Vortrags in seinem Brief an Crozier vom Dezember 1925 zusammen: „First, a general genetics introduction: genes, factors, allelomorphs with illustrative cases. Second, a consideration of the magnitude and nature of the gene: volume, mass, possible enzyme, – all cribbed from T. H. Morgan [...]. Third, Onslow's work on skin oxidases etc. in rabbits.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge. Demnach hatte Haldane Ende 1925 über die Arbeiten von Wheldale Onslows 1922 verstorbenen Ehemann Huia Onslow gesprochen. Dieser hatte die Pigmente im Fell und in der Haut von Kaninchen und Mäusen untersucht und vorgeschlagen, dass die Farben durch die Wirkung einer Oxydase auf ein ungefärbtes Chromogen zustande kommen. In der Arbeit verwies Onslow (1915) auch auf eine Publikation Wheldales von 1910.



order to determine the precise nature of the change produced by a factor.“<sup>134</sup> Haldane stand Ende der 1920er-Jahre also voll und ganz hinter Wheldale Onslows Annahme der Bedeutung der Biochemie für die Aufklärung der Genwirkung.

### 5.3.2 Mittels Genetik die Biosynthese aufklären

Wheldale Onslow war nicht nur von dem Nutzen der Chemie für die Genetik überzeugt. Das Abhängigkeitsverhältnis war ihrer Meinung nach gegenseitig: Chemiker\*innen seien auf genetisches Wissen angewiesen, um das Problem der Anthocyanbiosynthese lösen zu können. Denn selbst wenn Chemiker\*innen die Herstellung von Stoffen gelänge, die mit den natürlichen Anthocyanen identisch sind, bleibe unklar, ob diese in der Pflanze auf demselben Weg gebildet werden.<sup>135</sup> Um unter den verschiedenen grundsätzlich möglichen Pfaden den von der Pflanze tatsächlich gewählten Syntheseweg zu identifizieren, reichten die Methoden der Chemie kaum aus. Genetische Analysen hingegen böten einen Weg, die an der Pigmentsynthese beteiligten chemischen Prozesse zu bestimmen.<sup>136</sup> Besonders wertvoll seien hierbei Pflanzen wie die Platterbse oder *Antirrhinum*, bei denen aus Individuen ohne Anthocyane solche mit anthocyanhaltigen Blüten hervorgehen: „In these well-known varieties lies the secret, as yet unrevealed, of the biochemical reactions which control the formation of anthocyanin.“<sup>137</sup>

Die Idee, dass genetische Analysen Mittel für die physiologisch-chemische Forschung bieten, griffen Ende der 1920er-Jahre einzelne Forscher auf. Brink zufolge gab die Genetik der Physiologie völlig neue und vielversprechende Werkzeuge zur Analyse von Entwicklungsprozessen an die Hand.<sup>138</sup> Auch der Genetiker Lawrence glaubte, aus Vererbungsmustern Schlüsse über die Bildung der Anthocyane in der Pflanzenzelle ziehen zu können.<sup>139</sup> Der Grundgedanke war derselbe wie bei der Aufklärung der

134 Haldanes Bericht für den *Report for the year 1929*, S. 7, JICA Norwich.

135 Wheldale Onslow (1925), S. 18: „The chemical work on anthocyanin has not given the solution as to its mode of formation. The constitution of anthocyanins and flavones is known, but it is not clear whether, in the plant, the anthocyanins are derived from the flavones or formed independently.“ Hervorhebung im Original.

136 Wheldale Onslow (1925), S. 420. Robinson (1936), S. 172 bedauerte die Besessenheit der Pflanzenphysiologen von der Vorstellung, dass Flavone Anthocyan-Chromogene sind.

137 [Wheldale] Onslow (1931), S. 373. Olby (1974), S. 125 unterstrich die Bedeutung dieser biologischen Ressource: „Colour varieties and their corresponding albino forms cried out for an explanatory mechanism of gene action in terms of the presence or absence of an enzyme specific to a reaction in the biosynthesis of the colour pigment.“

138 Brink (1927), S. 281. Wheldale Onslows Arbeit erwähnte Brink nicht.

139 Seine eigene Studie präsentierte er als weitere Stütze für die These, dass Anthocyane und Flavone aus einer gemeinsamen Vorläufersubstanz gebildet werden. Lawrence (1929), S. 154 zitierte in seinem Artikel wörtlich eine These aus Wheldale Onslow (1925), S. 117: „[T]he development of anthocyanin and flavone may depend on some common basal metabolism for production of aromatic substances, i. e. if flavone is not formed, neither is anthocyanin.“

Genwirkung: Kenne man die Rolle der Gene bei der Bildung der Pigmente, wisse man auch, wie die Pigmente in der Pflanze synthetisiert werden.

In der Organischen Chemie, der Disziplin, die sich klassischerweise für die Synthese von Naturstoffen interessierte, fand diese Idee zunächst wenig Anklang, auch wenn Wheldales Arbeit in chemischen Zeitschriften besprochen wurde.<sup>140</sup> Die Organiker signalisierten, dass sie Wheldales Vorschlag erst dann ernsthaft diskutieren werden, wenn dieser auf vollständig gereinigten Isolaten basierte. Wheldale Onslow akzeptierte den Einwand und übernahm das Kriterium in ihren späteren Publikationen.<sup>141</sup>

Sando gehörte zu den wenigen Chemikern, die die Idee aufgriffen, mit genetischen Versuchen Thesen zur Biosynthese zu stützen.<sup>142</sup> Hopkins wiederum fand das Projekt zumindest nicht abwegig. Immerhin beschäftigte die Idee mit Wheldale Onslow, Haldane und Scott-Moncrieff drei seiner Mitarbeiter\*innen.<sup>143</sup> Sando und Hopkins waren aber Ausnahmen. Dass sich Biosyntheseprozesse als Teil des Mechanismus der Ausprägung vererbter Merkmale konzipieren und einzelne Schritte dieses Prozesses mit der Aktivität einzelner Gene verbinden ließen, war um 1930 keine verbreitete Ansicht. Was wir in den Debatten der Chemiker\*innen hingegen durchaus finden, sind Aussagen über „genetische Verwandtschaftsverhältnisse“.<sup>144</sup> Damit gemeint sind strukturelle Ähnlichkeiten, aus denen Hinweise auf die Bildung der Stoffe abgeleitet werden. Robinson schrieb 1925 zum Beispiel:

---

**140** Russell (1909) und Hall (1910), S. 219. Auch Willstätters Mitarbeiter Everest (1914) antwortete direkt auf einen ihrer Artikel. Er diskutierte indes nicht den behaupteten Nutzen genetischer Studien für die Chemie, sondern kritisierte, dass Wheldales und Bassetts Argument auf nicht vollständig gereinigten Isolaten basierte. Schon Hopkins hatte darauf bestanden, dass zunächst das zur Diskussion stehende Anthocyan isoliert werden müsse. Wheldale und Bateson hatten sich an Hopkins gewandt, um dessen Fachmeinung einzuholen. Bateson teilte Wheldale am 13. Oktober 1908 mit: „Hopkins thinks that the existence of the glucoside can't be proved without isolating it, and then getting the sugar reaction after H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>.“ Bateson papers, H. 51, G5q-15, CUL Cambridge.

**141** Wheldale Onslow (1925), S. 19: „In the absence of isolation and complete analyses, no conclusions can be drawn from these results.“ Die Isolierung der Stoffe sei notwendig, nur schon, um sicher zu sein, dass die beobachteten Reaktionen nicht auf andere chemische Substanzen wie etwa Tannine zurückzuführen sind.

**142** Flavonglucoside, so schrieb Sando (1925), S. 300, würden gemeinhin als die Chromogene der Anthocyane angesehen. Hinweise dafür gebe es aus der Genetik: „This view is indirectly supported by genetical investigations and by the chemical transition from flavone to anthocyanidin through reduction in acid solution.“

**143** Scott-Moncrieff (1930a), S. 766 und (1930b), S. 778 dankte Hopkins für sein Interesse an ihrer Forschung. Robin Hill hatte Hopkins die Arbeit an Anthocyanen 1925 noch ausgedrückt, so Richmond (2007), S. 417–418.

**144** Ein frühes Beispiel ist der Artikel von Cross/Bevan (1901), S. 23 über Chlorin-Derivative von Pyridin. Hier ist die Rede von „genetic relationships“, „genetic connection“ oder „genetic relation between these two substances“. Lapworth/Lenton (1901), S. 1289: „From this it would appear that campholactonic acid is not genetically related to camphononic acid in the simple manner commonly supposed.“

[T]he occurrence of the methyl group in this position in the molecule of a naturally occurring flavonol is of interest because there is reason to believe that certain of the anthocyanidins are similarly constituted in respect of this structural detail. The attractive view that the anthocyanin and anthoxanthin pigments are intimately and genetically related derives support from the accumulation of such coincidences.<sup>145</sup>

Robinson hatte 1917 unterschieden zwischen der Aufklärung von Syntheseprozessen *in der Pflanze* und der weniger ambitionierten Aufgabe, *mögliche Syntheseschemata* zu formulieren.<sup>146</sup> In seinen Ausführungen spielten die Resultate biologischer Untersuchungen damals aber noch keine Rolle. Stattdessen betonte er die Einfachheit und theoretische Schlüssigkeit seines Vorschlags.<sup>147</sup> Die Frage, welche Stoffe jeweils gemeinsam in der Pflanze vorkommen, schien ihn nur am Rande zu interessieren.<sup>148</sup> Vier Jahre später erörterte er in einem Vortrag die Möglichkeit der Synthese von Pflanzenprodukten aus Zuckern. Er legte dar, wie Anthocyane in der Natur aus Zuckern synthetisiert werden *könnten* und dass es schwieriger sei zu erklären, wie sich Flavonole aus Zuckern synthetisieren ließen. Aufgrund dieser theoretischen Überlegungen tendierte Robinson zur Annahme, dass die Anthocyane die primären synthetischen Produkte sind und Flavonole durch Oxidation aus Anthocyanen gebildet werden.<sup>149</sup> Auch hier prüfte Robinson die Plausibilität möglicher Biosynthesewege also anhand theoretischer Überlegungen. Evidenz aus der Biologie, geschweige denn der Genetik forderte er vor 1930 in keiner seiner Publikationen. Überhaupt hielt er damals wenig von den Methoden der Genetik, wie er Scott-Moncrieff anvertraute. Diese seien viel zu unpräzise und die Arbeit der Genetiker\*innen gleiche dem Versuch, Walnüsse mit dem Vorschlaghammer zu knacken.<sup>150</sup>

Robinsons Einschätzung der methodologischen Relevanz der Genetik für die Organische Chemie änderte sich im Laufe der nächsten Jahre radikal. 1934 erklärte er am Internationalen Kongress für Reine und Angewandte Chemie, Strukturbetrachtungen oder *in vitro*-Synthesen eigneten sich nicht zur Aufdeckung der verborgenen chemischen Operationen in der Pflanze: „[T]he details of the actual mechanism of phytochemical synthesis or ‚biogenesis‘ can only be made clear by specific biochemical in-

145 Kalf/Robinson (1925), S. 181.

146 Robinson (1917), S. 876.

147 Robinson (1917), S. 877.

148 Robinson (1917), S. 898–899: „Why do not alkaloids assumed as above to have a common origin always occur together in the plant?“ Und: „Substances accompanying quinine and cinchonine in cinchona-bark have been found to be suitable starting points for a synthesis of the quinoline-half of the molecules of these alkaloids.“

149 Everest/Hall (1921), S. 157. Siehe auch Robinsons Vortragsmanuskript „The Genesis of Plant Pigments and Related Substances“, Robinson Papers, Ordner C.2, RSA London.

150 Scott-Moncrieff (1981), S. 142.

vestigations and from what we already know of the intimate mechanisms operative in the laboratory of the living cell.“<sup>151</sup>

Als Nächstes sehen wir, wie Scott-Moncrieffs Kooperationspartner die feldübergreifende Annahme (III.) allmählich akzeptierten und sie dabei unterstützten, die Aktivität von Genen zu bestimmen, indem sie genetische Unterschiede biochemischen Unterschieden zuordneten.

#### 5.4 Wheldale Onslows Vision wird umgesetzt

In der Anfangsphase der Kooperation war weder der Genetiker Lawrence erpicht darauf, die biochemische Wirkungsweise der Gene zu erforschen, noch erwartete der Chemiker Robinson hilfreiche Hinweise aus der Genetik für die Aufklärung der Anthocyan-Synthese. Entsprechend war ihre Kooperation mit Scott-Moncrieff zunächst wenig umfangreich. Robinson schickte ihr Proben synthetischen Cyanins. Scott-Moncrieff ihrerseits isolierte das Anthocyan aus den roten Blüten einer *Antirrhinum majus*-Varietät. Außerdem analysierte sie die Blütenpigmente einiger Familien von *Primula sinensis*, *Papaver nudicaule* and *Salvia patens*, die in Merton gezogen wurden.<sup>152</sup>

Bereits nach einem Jahr erfüllte sich Wheldale Onslows und Haldanes Hoffnung, durch die Verbindung chemischer und genetischer Anthocyanstudien Einblicke in die Wirkungsweise von Genen zu erhalten. Scott-Moncrieff gelang es, die Wirkung eines einzelnen Gens zu bestimmen. Haldane fasste ihre Arbeit in seinem Jahresbericht für 1930 zusammen:

[In *Pelargonium zonale*] she studied a family bred by Miss Cranfield, in which the dominants possessed red flowers, the recessives pink. The colours are due to cyanin and pelargonin respectively. The effect of the dominant factor is therefore to convert pelargonin into cyanin by the insertion of one oxygen atom at a definite point in the molecule.<sup>153</sup>

Wir erinnern uns: Scott-Moncrieff hatte die Anthocyane in Cranfields Geranien als Cyanin und Pelargonin identifiziert. Dank Robinson wusste sie, dass sich die beiden Pigmente strukturell nur dadurch unterscheiden, dass Cyanidinchlorid im Gegensatz zu Pelargonidinchlorid über eine OH-Gruppe an Position 3' verfügt. Der dominant vererbte, für die rosa Färbung der Geranienblüten verantwortliche Faktor sorgt also

151 Robinson (1934a), S. 17.

152 Haldanes Bericht für den *Report for the year 1929*, S. 7. Die Auswahl dieser in Merton kultivierten Arten ist kein Zufall: Die Vererbung der Blütenfarbe von *Primula sinensis* und *Antirrhinum majus* wurde im Rahmen von Batesons Programm seit 1903 erforscht und bildete später einen wichtigen Pfeiler der genetischen Studien am JIHI. Dazu: Wheldale (1907), S. 288 und Halls Bericht für den *Report of the year 1931*, S. 5–6, JICA Norwich. Auch *Pisum sativum* wurde seit der Gründung (Bateson hatte Bestände aus Cambridge mitgebracht) der Institution gezogen.

153 Haldanes Bericht für den *Report for the year 1930*, S. 5, JICA Norwich.

dafür, dass die in den Blütenzellen gebildeten Anthocyanpigmente ein zusätzliches Sauerstoffatom an der Stelle 3' aufweisen. Scott-Moncrieff hielt fest: „The effect of the factor which converts salmon into rose is, therefore, to substitute cyanin completely for pelargonin, the difference being that of a single oxygen atom.“<sup>154</sup> Haldane war begeistert: „This is the first case in which a factor has been shown to convert a definitely characterised substance A into another substance B.“<sup>155</sup>

#### 5.4.1 Ein Schnelltest dank charakteristischem Farbverhalten

Kurz nach Scott-Moncrieffs Mitteilung im Magazin *Nature* erschien im Herbst 1931 der erste Artikel der Serie „A survey of anthocyanins“. Gertrude und Robert Robinson präsentierten darin eine einfach zu handhabende Methode zur Identifizierung gelöster Anthocyane, die phylogenetische Studien erheblich erleichtern könne.<sup>156</sup> Der Schnelltest basierte auf dem unterschiedlichen Farbverhalten der verschiedenen Anthocyane unter standardisierten Bedingungen. Die Anthocyane wurden in saure, bis zum Siedepunkt erhitzte Lösung gebracht: „Under these conditions the order from orange-red to blue-red is that of anthocyanins based on pelargonidin, peonidin, cyanidin, malvidin and delphinidin.“<sup>157</sup> Im Weiteren nutzten die Robinsons die besondere Eigenschaft der Anthocyane, mit Säuren wie mit Basen Salze zu bilden:

The amphoteric character of the anthocyanins accounts for the exhibition of a wide variety of colours in a range of solutions of graded hydrogen ion concentration, and this method, using buffered solutions, can be employed for the characterisation of anthocyanidins and anthocyanins.<sup>158</sup>

154 Scott-Moncrieff (1931), S. 974–975.

155 Haldanes Bericht für den *Report for the year 1930*, S. 5, JICA Norwich.

156 Robinson/Robinson (1931), S. 1687 erinnerten daran, dass die in einer Blüte enthaltenen Anthocyane mit bloßem Auge zu erkennen seien, weil recht ähnlichen Farbtönen mitunter unterschiedliche Pigmente zugrunde liegen: „not very dissimilar bluish-red *Phlox*, crimson *Dianthus* and crimson-scarlet *Linum* contain anthocyanins derived respectively from pelargonidin, cyanidin and delphinidin“.

157 Robinson/Robinson (1931), S. 1687. Durch die Betrachtung der sauren Auszüge wurde sichergestellt, dass die Farbreaktion einzig auf den Anthocyanen beruht und nicht auf ebenfalls in der Lösung vorhandenen Co-Pigmenten. Darauf, dass das Farbverhalten der Anthocyane unter standardisierten Bedingungen studiert werden muss, hatten schon Fear/Nierenstein (1928), S. 616 hingewiesen: „[T]he colour changes of anthocyanidins and probably anthocyanins, in presence of acids and especially alkalis, must be standardised before any real value can be attached to them.“ Kurz darauf betonten Robertson/Robinson (1929), S. 35, dass sich das Farbverhalten der Anthocyanidine zu deren Bestimmung anbiete: „The examination of the reactions of the anthocyanidins in a range of buffered solutions has shown that this method is by far the most reliable for purposes of comparison and characterisation; it is of even greater value in this connection than a study of the absorption spectrum.“

158 Robinson (1933), S. 626.

Sie untersuchten, wie verschiedene Proben sowohl synthetisierter als auch gereinigter natürlicher Anthocyane ihre Farbe unter Zugabe von Alkalien und Säuren änderten.<sup>159</sup> Einige der Proben hatten sie selbst hergestellt, andere bezogen sie von Willstätter und Karrer.<sup>160</sup> Auf der Basis der Untersuchungen entwickelten sie einen Test zur Identifizierung dieser Pigmente in Proben aus pflanzlichem Material (Abb. 5.11).<sup>161</sup> Scott-Moncrieff hielt es für einen Glücksfall, dass geringfügige Strukturunterschiede in den Pigmenten mit klar differenzierbaren Farbveränderungen einhergehen.<sup>162</sup>

Am Ende ihres Artikels präsentierten die Robinsons die Ergebnisse ihres „survey of anthocyanins“: eine Liste von über neunzig Pflanzenarten und -varietäten und den in ihren Blüten oder Beeren vorkommenden Anthocyanen. Zahlreichen Freunden dankten sie für das Bereitstellen von Material und deren Hilfe bei der Identifizierung der Proben.<sup>163</sup> Eine enge genetisch-chemische Kollaboration war zu der Zeit noch nicht lanciert. Weder stammten die untersuchten Pflanzen aus Merton, noch thematisierten die Robinsons deren Verwandtschaftsverhältnisse.<sup>164</sup> Ihnen ging es in der „survey of anthocyanins“-Serie vielmehr darum, die in verschiedenen Pflanzenarten vorkommenden Anthocyane zu identifizieren.<sup>165</sup> Allerdings besprachen sie – und das ist ein Novum gegenüber den zuvor publizierten Artikeln der Gruppe – mögliche Genwirkungen.<sup>166</sup> Die Hoffnung, dass genetische Studien den Vorgang der Pigmentsynthese

159 Robinson/Robinson (1931), S. 1689.

160 Robinson/Robinson (1931), S. 1705.

161 Robinson/Robinson (1931), S. 1688. Delphinidin lag 1931 noch nicht synthetisiert vor, weshalb sich seine Farbreaktion nicht ermitteln ließ (S. 1695). Drei Jahre später konnten die Robinsons dies im vierten Artikel der Serie nachholen. Robinson/Robinson (1934), S. 1713: „The progress of parallel synthetic investigations has now enabled the delphinidin and petunidin glucosides to be characterised.“ Die Bedeutung der synthetischen Proben betonte Robinson später immer wieder – unter anderem in seiner Nobelpreis-Rede von 1947. Nach Robinson (1999), S. 170: „Possession of the pure synthetic specimens of the anthocyanidins and chief anthocyanins enabled my wife and me to devise quick tests for these colouring matters which can be used with the material from a few flower petals.“ In der Nobelpreisrede, S. 185, würdigte Robinson außerdem die Arbeit seiner Frau: „I may be allowed to say how much I owe to the constant help of my wife, not quite my first, but much my most consistent collaborator, and over the longest period of years.“

162 Scott-Moncrieff (1936b), S. 900. Das Merkmal Farbe sei generell von großer Bedeutung für das Studium organischer Pigmente, meinte Robinson (1933), S. 625. Farbveränderungen seien optisch wahrnehmbare Hinweise auf chemische Zustände und Vorgänge: „[V]isible colour more than any other property facilitates the experimental study of organic substances whether by analysis or synthesis. It furnishes a standard of homogeneity or a measure of concentration, it is an invaluable guide in the search for methods of separation and purification, and it at once indicates, by its appearance or disappearance, the occurrence of a chemical reaction.“

163 Robinson/Robinson (1931), S. 1704. Möglicherweise stammten die Angaben zu *Papaver nudicaule*, *P. rhoeas* und *Salvia patens* von Scott-Moncrieff. Jedenfalls hatte Scott-Moncrieff laut Haldanes Bericht für den *Report for the year 1929*, S. 7, die Pigmente dieser Arten untersucht.

164 Robinson/Robinson (1931), S. 1704. Das Saatgut für viele der getesteten Pflanzen bezogen die Robinsons von der Firma Messrs Sutton and Sons. Die JIHI wird nicht erwähnt. Das änderte sich bereits im zweiten *Survey of Anthocyanins* von 1932, vgl. Robinson/Robinson (1932a), S. 1663.

165 Weitere Teile der Serie sind Robinson/Robinson (1932a; 1933; 1934).

166 Robinson/Robinson (1931), S. 1689: „It is obvious also that a genetic factor for flower colour may be concerned only with the development of a co-pigment, the anthocyanin remaining unchanged in compo-

*Peonin* (3 : 5-type) gives a blue coloration with sodium carbonate. Peonidin 3-glycosides do not occur in the sequel, but the sodium carbonate reaction is a rich violet unchanged by sodium hydroxide.

*Cyanin* gives a rich pure blue coloration with sodium carbonate, unstable to sodium hydroxide, whereas *mecocyanin* (*chrysanthem*) gives a blue-violet with sodium carbonate changing to pure blue with sodium hydroxide.

*Malvin* (3 : 5-type) gives a bright greenish-blue with sodium carbonate, whilst *oenin* (*malvidin*-3-glucoside) gives a blue-violet unchanged by sodium hydroxide.

**Abb. 5.11** Ausschnitt aus der Liste, in der das typische Farbverhalten der Anthocyane festgehalten ist, aus Robinson/Robinson (1931), S. 1695.

erhellen könnten, klang erst äußerst vorsichtig an: Der Schnelltest sei ein notwendiger Schritt hin zur Beantwortung der Frage nach der Herkunft und der Funktion der Anthocyane.<sup>167</sup>

#### 5.4.2 Die Struktur der natürlichen Anthocyane

Bald darauf lud Robinson Scott-Moncrieff zur Mitarbeit in seiner Gruppe ein. Dadurch erhielt sie Anfang der 1930er-Jahre die Chance, den Schnelltest aus erster Hand zu lernen.<sup>168</sup> Nach der erfolgreichen Synthese von Callistephin 1928 hatte Robinson die Forschung zur Anthocyan-Synthese fokussiert vorangetrieben und in den darauffolgenden sechs Jahren über zwanzig weitere Artikel zu dem Thema publiziert.<sup>169</sup> Seiner Gruppe gelang 1931 die Synthese von Oenin, dem Anthocyan in der Haut blauer Trauben. Im Herbst desselben Jahres betraute Robinson seinen Mitarbeiter Alexander Todd mit dem Problem der Synthese diglukosidischer Pigmente.<sup>170</sup> Todd fand einen Weg, 2-O-Glucoside von Phloroglucinaldehyd herzustellen – ein wichtiges Zwischen-

sition and concentration.“

<sup>167</sup> Robinson/Robinson (1931), S. 1687: „[T]he formation and occurrence of anthocyanins can be instantly recognised by inspection and the development of a method of analysis is a necessary step towards the utilisation of this property in making attempts to solve the problems of the origins and functions of these pigments.“

<sup>168</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 127. Den Robinsons zufolge hatte Scott-Moncrieff 1932 in Oxford gearbeitet. Robinson/Robinson (1932b), S. 21 schrieben im Juni 1932: „[A] similar substance which colours the yellow Iceland poppy is in progress of investigation in this Laboratory by Miss R. Scott-Moncrieff.“ Außerdem hatte sie die erste Hälfte des Jahres 1933 in Oxford verbracht. So schrieb Scott-Moncrieff in ihrem Bericht für den *Report of 1933*, S. 31: „During the first part of the year, while assistant to Prof R. Robinson at Oxford, chemical investigations were continued on the anthocyanins, chiefly in connection with the work of this Institution.“

<sup>169</sup> Für einen Überblick über Robinsons Publikationsstrategie siehe Siegel (2008).

<sup>170</sup> Todd (1964), S. 522 erzählte, er sei in Frankfurt in die Naturstoffchemie eingeführt worden, während er vom Herbst 1929 bis zum Sommer 1931 bei Professor Walther Borsche promovierte.

produkt der Synthese komplexerer, mit zwei Zuckerresten ausgestatteter Pigmente. Er schrieb später: „I set about the problem by ignoring the previous failures and succeeded in making this substance by direct glucosidisation of phloroglucinaldehyde – a very simple operation once one knew the essential trick!“<sup>171</sup> Innerhalb weniger Monate synthetisierte Todd Hirsutin, Malvin, Pelargonin, Peonin und Cyanin.<sup>172</sup> So wurde Robinsons Labor in den frühen 1930er-Jahren geradezu zu einer Fabrik zur Herstellung synthetischer Anthocyane.<sup>173</sup> Für die Aufdeckung phytochemischer Synthesen wurde Robinson 1932 mit der Royal Medal ausgezeichnet.<sup>174</sup>

Scott-Moncrieff war an dieser Arbeit beteiligt.<sup>175</sup> Sie kooperierte insbesondere mit den Chemikerinnen Janet Bell und Thelma M. Reynolds. Aus Pflanzenmaterial isolierte sie die Anthocyane, die die beiden synthetisch herzustellen versuchten.

With Robinson, Reynolds synthesised a new 3,4-diglycoside of delphinidin, delphin, while I isolated it in crystalline form from the blue flowers of *Salvia Patens*. They also synthesised the monoglucoside and these two pigments were later isolated by Sturgess and

---

171 Aus Todds autobiografischen Notizen, zitiert auf S. 7–8 von Robinsons Manuskripts für das erste Kapitel „Extensions of Synthesis of Anthocyanins“ des unveröffentlichten zweiten Bandes seiner Autobiografie *Memoirs of a Minor Prophet*. A. 30 – in dem Ordner liegen mehrere Versionen des Manuskripts, hier zitiert ist die zuhinterst eingehaftete Version. Robinson papers, RSA London. Todd (1983), S. 25–26 zufolge war der Durchbruch einem Unfall geschuldet. Diese Geschichte griffen sowohl Robinson im Manuskript für den zweiten Band seiner Autobiografie als auch Melius (1993), S. 402 auf: „His attempts involved the condensation of acetobromoglucose with unprotected phloroglucinaldehyde, but only intractable syrups and gums resulted. One day, while he was working on a crossword puzzle, the flask overheated, slipped from his fingers, and ended in the water bath. He removed it from the water, set it aside with the dirty glassware, and was astounded to see the crystals of 2--tetraacetyl-D-glucopyranosyl phloroglucinaldehyde the next morning.“

172 Siehe die Teile XV bis XVII der Serie und Robinson (1933), S. 625. In seinen autobiografischen Notizen, S. 8, s. o., schrieb Todd über seine drei Jahre in Robinsons Labor: „I learned a great deal from the association with him in this work [...], about how one could set about structure determination by using analogue synthesis and colour reactions to shorten the classical degradative approach and in many cases remove much of its drudgery. This was a new thing in organic chemistry and one which I followed with great success in my own later work on vitamins and nucleotides.“

173 Siegel (2008), S. 77. Die Rockefeller Foundation unterstützte die Forschung mit 1500 Dollar. „To provide equipment and special supplies for the Dyson Perrins Laboratory at Oxford, under the direction of Prof. R. Robinson, in connection with the investigations in the chemistry of organic coloring substances of plants and related vitamins.“ Weaver, „The Program in Vital Processes“ vom 24. Oktober 1934, S. 17, Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

174 In der Laudatio hieß es, Robinson habe sich durch Arbeiten in diversen Zweigen der Organischen Chemie verdient gemacht, „particularly by his elucidation of the structure of plant products and of their phytochemical synthesis. No living organic chemist has displayed a greater versatility of thought and of method“. Anonymus (1932), S. 897.

175 Robinson erklärte in seiner „Lecture on natural colourings“, S. 11: „Collaborators in this work were D. D. Pratt, A. Robertson, W. Bradley, T. R. Seshadri, A. Leon, L. F. Levy, J. Sugiura, S. Murakami, G. Schwarzenbach, J. Posternack, (Miss) K. E. Grove, R. H. MacDowell, (Miss) J. C. Bell, (Miss) T. M. Reynolds, (Miss) R. Scott-Moncrieff, A. R. Todd (now Lord Todd) and the late Lady (G. M.) Robinson.“ Robinson papers, Ordner C. 23, RSA London.



myself from the purple and the maroon flowers of *Verbena hybrida*. The 3-galactoside of malvidin synthesised by Bell and Robinson was compared with primulin isolated from flowers of *Primula sinensis*.<sup>176</sup>

1929 hatte Scott-Moncrieff mit der Isolierung des Anthocyans aus den blauen Blüten des Mexikanischen Salbei begonnen. 1934 identifizierte sie es als Delphin und publizierte dazu zusammen mit Reynolds und Robinson (Abb. 5. 12).

Der Vergleich von synthetisierten mit isolierten Pigmenten spielte in der Zusammenarbeit Scott-Moncrieffs mit Robinsons Gruppe eine zentrale Rolle, denn darüber wurde das Wissen über die Struktur der verschiedenen natürlichen Anthocyane stabilisiert: Einerseits identifizierten die Forscher\*innen anhand des Syntheseprodukts die Struktur des Isolats. Andererseits argumentierten sie mit Verweis auf die Eigenschaften des Isolats, ein Pigment synthetisiert zu haben, das mit einem natürlich vorkommenden Anthocyan identisch ist.

Ein Beispiel für die erste Variante sehen wir zu Beginn der Kooperation. Als Scott-Moncrieff in Cambridge aus *Primula polyanthus* das Anthocyan „Primulin“ isoliert hatte, schickte ihr Robinson Proben synthetischen Malvidins und Oenidins, damit sie diese mit ihrem Isolat vergleichen konnte (Abb. 5.12, oben). Karrer und Widmer hatten bereits drei Jahre zuvor Anthocyane aus Primeln isoliert. Die Pigmente aus *Primula viscosa* und *Primula integrifolia* identifizierten sie als Malvin (einem Diglukosid von Delphinidin). Das noch unbekannte Anthocyanidin aus *Primula hirsuta* nannten sie „Hirsutidin“. Scott-Moncrieff fand nun, dass Primulin ebenfalls ein Malvidin ist. Allerdings unterschied es sich von den von Karrer und Widmer gefundenen Pigmenten in den Zuckerresten.<sup>177</sup> Dass es sich bei Primulin nicht um ein Malvidin-Monoglucosid handeln konnte, schloss Scott-Moncrieff aus dem Farbverhalten des Pigments.<sup>178</sup> Über den Vergleich mit Robinsons Probe des synthetisierten Malvidins argumentierte sie, dass der Zucker an Position 3 des Anthocyanidingerüsts hängt: „[T]he colour given by primulin chloride on solution in a buffer of pH 8.6 is identical with that given by the methylated malvidin compound synthesised by Bradley and Robinson (1928), in which the methyl group is at position 3.“<sup>179</sup> Aus der Struktur des synthetischen Stoffs leitete sie die Struktur des in der Pflanze produzierten Anthocyans her.

176 Scott-Moncrieff (1981), S. 142.

177 Scott-Moncrieff (1930b), S. 767.

178 Scott-Moncrieff (1930b), S. 768: „This colour, which is also given by oenin chloride, must be due to the presence of small amounts of delphinidin, or some methylated delphinidin which does not contain the syringic acid nucleus, or of cyanidin, since it is only obtained with pyrylium salts possessing free hydroxyl groups at positions 3' and 4'“

179 Scott-Moncrieff (1930b), S. 768.

10 % HCl	pH	Time of observation	Oenin chloride (O)	Primulidin chloride (P)	Malvidin chloride (M)
I	3-2	Initial	Bluish red, stable	Same as O	Same as O
		30 min.	Bluish red, fading Very faint pink	Colour gone	Colour gone
II	3-6	Initial	A little bluer than I,	Same as O	Same as O
		30 min.	fading Very faint pink	Colour gone	Colour gone
III and IV	4-4 and 5-0	Initial	Same as II, but more intense	Same as O	Same as O, a little less intense
		30 min.	Very faint pink	All colour gone	All colour gone
V	5-6	Initial	Plum colour, more intense	Same as O	Same as O
		3¼ hr.	Very pale pink	"	"
VI	6-2	Initial	A little more violet and more intense than V	Even more intense than O	Same as O
		3¼ hr.	Very pale mauve	Same as O	"
		18 hr.	Very pale blue	"	"

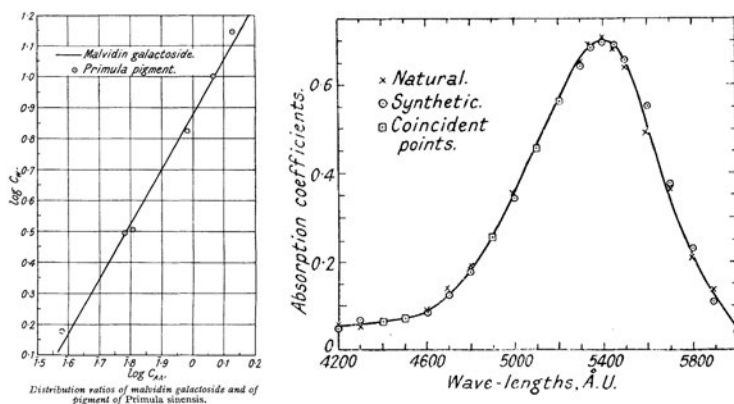


Abb. 5.12 Ausschnitt aus Tabelle 1 aus Scott-Moncrieff (1930b), S. 774, sowie Grafiken aus Bell/Robinson (1934), S. 816 mit dem Verteilungskoeffizienten und Reynolds/Robinson/Scott-Moncrieff (1934), S. 1241 mit den Absorptionsspektren der natürlichen und synthetischen Anthocyane.

Der zweiten Variante begegnen wir 1934: Bell und Robinson verkündeten die Synthese von Malvidin-3-Galaktosid, dem Pigment, das Scott-Moncrieff aus den rosafarbenen Blüten von *Primula sinensis* isoliert hatte (Abb. 5.4 und 5.12, unten links). Bell hatte Proben von Scott-Moncrieffs Isolat untersucht und festgestellt: „The results indicated clearly that this pigment is identical with our malvidin 3-galactoside.“<sup>180</sup>

<sup>180</sup> Bell/Robinson (1934), S. 813. Infolge der Entwicklung chromatografischer Methoden zur Trennung der Pigmente 1948 wurde die Identifizierung von Primulin mit Malvidin-3-Galactosid angezweifelt. Primulin stellte sich als Mischung zweier Pigmente heraus; neben Malvidin enthielt es Petunidin-3-Glucosid. Harborne (1962), S. 169.

### 5.4.3 Chemico-genetische Determinanten der Blütenfarbe

Die frühe Phase von Scott-Moncrieffs Kooperation mit den Robinsons und Haldane war geprägt von einer Kontroverse zu der Frage, welche Faktoren neben den Anthocyanen die Blütenfarbe beeinflussten. Haldane erinnerte sich an die Meinungsverschiedenheit:

At an early stage in her work Scott-Moncrieff needed great tact to collaborate simultaneously with Sir Robert Robinson and myself. He maintained that blueness was due to organic substances, I was firm that it was due to higher pH. Both turned out to be right.<sup>181</sup>

Die Robinsons bezweifelten, dass die Blütenfarbe über Änderungen des pH-Werts des Zellsafts modifiziert wurde.<sup>182</sup> Dies eröffneten sie in ihrem ersten „survey“-Artikel und erwähnten in dem Zusammenhang Scott-Moncrieff erstmals namentlich in einer ihrer Publikationen.<sup>183</sup> Haldane schrieb dagegen in seinem JIHI-Jahresbericht für 1931: „It is now clear that there may be three distinct causes of heritable differences of flower colour“.<sup>184</sup> Farbvarianten seien erstens auf unterschiedliche Anthocyane zurückzuführen. Zweitens werde die Farbe beeinflusst durch bestimmte organische Substanzen, sogenannte Co-Pigmente. Drittens kämen Farbunterschiede zustande durch Unterschiede in den nicht-organischen Bestandteilen des Zellsafts, allen voran den Wasserstoffionen. Dass Unterschiede im pH des Zellsafts die Farbe der Blüten tatsächlich verändern konnten, wies Scott-Moncrieff später über pH-Messungen an frischem Pflanzenmaterial nach. Das dazu benötigte Messinstrument erhielt sie ausgerechnet von Robinson.<sup>185</sup> Haldane triumphierte in seinem JIHI-Bericht für 1933:

In *Primula sinensis* measurements of hydrogen-ion concentration with glass electrode show that the petals of plants carrying R (a factor converting blue into magenta) have a hydrogen-ion concentration (acidity) about three times that of the stem sap [...]. These measurements confirm the theory put forward at Merton some years ago, and at first disputed by Robinson at Oxford.<sup>186</sup>

---

**181** Haldane (1954), S. 55. Robinson war 1939 zum Ritter geschlagen worden.

**182** Robinson/Robinson (1931), S. 1688.

**183** Robinson/Robinson (1931), S. 1689 meinten, es gebe nur bei der chinesischen Primel Hinweise auf den Einfluss des pHs: „An apparent exception is *Primula sinensis*, in magenta and blue varieties of which Miss R. Scott-Moncrieff has found the same anthocyanins.“

**184** Haldanes Bericht für den *Report for the year 1931*, S. 13, JICA Norwich.

**185** Im *Report for the year 1933*, S. 32, berichtete Scott-Moncrieff von ihren pH-Messungen „by means of a glass electrode apparatus kindly lent by Prof. Robinson“.

**186** Haldanes Bericht für den *Report for the year 1933*, S. 8, JICA Norwich.

Im Laufe der nächsten Jahre fand Scott-Moncrieff weitere Fälle, in denen pH-Veränderungen die Blütenfarbe mitbestimmen.<sup>187</sup> Der Genetiker Lawrence wiederum lieferte 1932 Belege für die Bedeutung der von den Robinsons postulierten Co-Pigmente.<sup>188</sup>

Alle bis hierhin besprochenen Forschungshandlungen Scott-Moncrieffs lassen sich als Teil einer Strategie interpretieren, die der Wissenschaftsphilosoph Robert Meunier als „characterization of the phenotype“ zusammenfasst, als das sorgfältige Bestimmen derjenigen Bestandteile und Eigenschaften von Organismen, die entweder zwischen Varietäten oder zwischen Wildtyp und Mutante Unterschiede aufweisen, um Rückschlüsse auf die Art der physiologischen Prozesse zu ziehen, die durch Gene verändert werden.<sup>189</sup> Die dem phänotypischen Merkmal zugrunde liegenden chemischen Entitäten wurden so genau wie möglich bestimmt. Anstelle einer willkürlichen Farbbezeichnung umfassten die Angaben zum Phänotyp nun idealerweise genau spezifizierte Strukturen der Anthocyane und Co-Pigmente sowie pH-Werte. Denn je mehr über den Phänotyp bekannt war, desto präziser konnte über den Genotypen spekuliert werden. Oder: Je klarer die materielle biochemische Basis des Merkmals „Blütenfarbe“ war, desto genauer ließen sich die für die Ausprägung der Blütenfarbe verantwortlichen Entitäten und deren Aktivitäten bestimmen. Über die chemische Analyse der in der Pflanze produzierten Stoffe wurden die Effekte der Gene herausgearbeitet, deren Aktivität erschlossen werden sollte. Von diesen Aktivitäten oder genauer, den davon zeugenden Effekten (dem Vorliegen bestimmter Pigmentstrukturen und pH-Werte), wurde auf die Existenz der Ursachen (Gene mit bestimmten Aktivitäten) geschlossen.

Die Tatsache, dass die chemischen Methoden halfen, den Phänotyp der Pflanzen genauer zu charakterisieren, überzeugte den JIHI-Direktor Hall vom Wert chemischer Analysen für die genetische Forschung. Während er Scott-Moncrieffs Arbeit in den beiden Jahren zuvor nüchtern abgehandelt hatte, schrieb er in seinem Bericht für 1932 wertschätzend: „Miss Scott-Moncrieff has continued her work upon the pig-

<sup>187</sup> Scott-Moncrieffs Bericht im *Report of the year 1936*, S. 13–14: „[F]urther cases of variation in cell-sap pH include *Papaver nudicaule*, *P. alpinum*, *Primula auricula*, *Tradescantia*, *Anemone*, cherry (fruit) and probably *Escholtzia*, and the interaction effect of ‚Sirdar‘ in partially suppressing the expression of the acidity gene R in *Primula sinensis* is comparable to the suppressing effect upon R of the dominant white gene D.“

<sup>188</sup> In einer *Nature*-Mitteilung besprach Lawrence den Hinweis der Robinsons, dass Co-Pigmente die Blütenfarbe mitprägen. Seine genetischen Studien hätten gezeigt, dass Cyanin und Pelargonin in Kombination einen bläulichen Farbton annehmen, falls in den Zellen gleichzeitig elfenbeinfarbenes Flavanon vorkommt. Dieser Effekt lasse sich bei einer Reihe von anderen Pflanzen beobachten, so Lawrence (1932), S. 834. Zehn Tage später schickten die Robinsons ihrerseits einen Brief an *Nature*. Lawrences Arbeit interessiere sie selbstverständlich sehr, schließlich unterstütze seine Entdeckung ihre Hypothese der Co-Pigmente. Robinson/Robinson (1932b), S. 21 führen fort: „[W]e have long been of the opinion that the chief co-pigments are the tannins and anthoxanthins, including the flavone and flavonol glucosides.“ Allerdings habe Lawrence das betreffende Flavanon noch nicht isoliert und identifiziert. Es sei deshalb noch nicht möglich, über die Natur der Co-Pigmente zu spekulieren.

<sup>189</sup> Meunier (2020), S. 10.

ments of *Primula* and the poppy, work that will become of great assistance to the geneticists.<sup>190</sup> Zwei Jahre später meinte er, ihre Arbeit verspreche zu einer wertvollen neuen Methode der genetischen Analyse zu werden. Für die Züchtung sei es ein großer Vorteil, Faktoren, deren Wirkung mit dem Auge kaum oder gar nicht zu erkennen ist, chemisch identifizieren zu können.<sup>191</sup> Bis dahin konnte der Genotyp einer Pflanze nur durch Rückkreuzen etabliert werden. Erst anhand des Erscheinungsbildes der nächsten Generationen ließ sich der Genotyp eines Individuums erschließen. Auf dieses mitunter mehrere Jahre beanspruchende Verfahren konnten die JIHI-Genetiker\*innen nun verzichten. Nachdem es gelungen war, chemische Eigenschaften mit Genen zu korrelieren (vgl. Abschnitt 5.4.6), lieferten einfache chemische Tests Hinweise auf den Genotyp der gezogenen Pflanzen.<sup>192</sup> Entsprechend anerkennend verkündete Hall in seinem Jahresbericht für 1936:

The second line of work of great interest comes from the association of Dr Scott-Moncrieff's study of the anthocyanin pigments with the genetic results. This provides in the first instance additional data for the geneticist; for example, in certain cases it enables colours to be differentiated which to the eye are barely if at all distinguishable.<sup>193</sup>

Dank der chemico-genetischen Forschung an seinem Institut konnte Hall nun die chemische Grundlage diverser Farbtöne benennen.<sup>194</sup> Scott-Moncrieffs Verdienste pries er nun ausdrücklich. Genetiker\*innen könnten nun erstens besser die in den Pflanzen vorkommenden, infolge der Genwirkung produzierten chemischen Stoffe identifizieren. Zweitens habe Scott-Moncrieff ein neues Forschungsfeld eröffnet, als sie zeigte, dass sich bei der Kreuzung zweier Linien mit unterschiedlichen Pigmenten Zucker, Hydroxylgruppen und weitere an die Anthocyan-Grundstruktur anschließende Radikale nach mendelschem Muster neu arrangieren.<sup>195</sup> Als Nächstes sehen wir, wie Scott-Moncrieff zu diesen Ergebnissen gelangte.

190 Hall, Bericht für den *Report for the year 1932*, S. 8, JICA Norwich.

191 Hall, Bericht für den *Report for the year 1934*, S. 3, ebd. Auch Beale et al. (1939), S. 376, hielten die Kenntnis der chemischen Unterschiede zwischen zwei beliebigen Genotypen für sehr hilfreich. Man könne homologe Variationen in verschiedenen Arten und Gattungen viel präziser studieren.

192 Scott-Moncrieff (1937), S. 230–231: „[T]he nature and number of the genes present in new types can often be recognised directly by chemical tests on the individual whereas years of breeding would be necessary to isolate the various characters going to make up its colour.“

193 Hall, Bericht für den *Report for the year 1936*, S. 5–6, JICA Norwich.

194 Ebd. legte Hall dar: „The prevailing colours of flowers other than yellow and ivory are due to particular anthocyanins, as a rule of shades ranging from salmon through crimson to blue. These may be modified by a number of oxidation, methylation and glycosidic factors that are independently inherited, by mixture with other anthocyanins, by dilution, by intensifying or modifying factors, by the presence or absence of a co-pigment, usually a flavone, by the relative acidity of the cell sap (increasing pH value moves all the anthocyanins towards the blue end of the spectrum and used to be regarded as the sole difference between pink and mauve colours) and by the presence of a background colour in the sap or the plastids. A yellow plastid or flavone colour showing through a crimson anthocyanin gives rise to a scarlet flower.“

195 Hall, Bericht für den *Report for the year 1937*, S. 1, JICA Norwich.

#### 5.4.4 Genetik und Chemie der Blütenfarbe von Dahlien

Scott-Moncrieffs Verbindung zur JIHI veränderte sich über die Jahre. Von 1929 bis 1932 hatte sie als Haldanes Assistentin Zugang zu den Ressourcen der Institution. Ihre Forschung war über das DSIR-Stipendium finanziert und sie arbeitete nicht durchgehend in Merton. Dies änderte sich im Sommer 1933, als sie nach einem halben Jahr in Robinsons Labor im Rahmen eines JIHI-Stipendiums ausführliche Pigmentanalysen in Merton vornahm. Im Dezember desselben Jahres erhielt sie eine Festanstellung.<sup>196</sup> Über Merton und ihre Zusammenarbeit mit den dortigen Genetiker\*innen schrieb sie:

By 1933, I was based and working in the small laboratory at Merton amongst colorful plots of plant families in full flower. My colleagues were keen collaborators. They managed to teach me the rudiments of genetics and were very enthusiastic when the chemical relationships between their well-documented flower colours began to emerge and present them with this new tool for scoring colour variation.<sup>197</sup>

Scott-Moncrieff kooperierte mit Dr. Philp zu *Papaver rhoeas*, mit Mr. Stone zu *Lathyrus odoratus* und mit Alice Gairdner zu *Cheiranthus cheiri*. Weiter beschäftigte sie die Arbeit an den von Dorothea de Winton gezogenen Primeln. Besonders umfangreich war ihre Kollaboration mit Lawrence zu Dahlien. Weil Scott-Moncrieff den von den Robinsons entwickelten Schnelltest beherrschte, war zum ersten Mal möglich, ganze Pflanzenfamilien sowohl chemisch als auch genetisch zu analysieren.<sup>198</sup> Mit der Untersuchung der in *Dahlia* vorkommenden Pigmente verfolgten die beiden zwei Ziele, wie Lawrence Ende 1932 berichtete: „(1) to elucidate the relationship of the specific flower-colour pigments and (2) to correlate the chemical and genetical results.“<sup>199</sup> Die genetische Analyse der Blütenfarbenvererbung bei Dahlien hatte Lawrence 1932 abgeschlossen.<sup>200</sup> Seine genetischen Hypothesen sollten nun mit Scott-Moncrieffs biochemischen Analysen zusammengeführt werden. In verschiedenen Dahlienarten sowie in einzelnen Varietäten von *Dahlia variabilis* hatte sie folgende Pigmente gefunden:

<sup>196</sup> Hall, Bericht für den *Report for the year 1933*, S. 4, ebd.

<sup>197</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 144.

<sup>198</sup> Lawrence blickte begeistert auf die Zusammenarbeit mit Scott-Moncrieff zurück. 1953 schrieb er: „The next few years were halcyon days at Merton. A vast amount of chemico-genetical work resulted from the joint efforts of the geneticists and [Scott-Moncrieff]. [...] The large range of species at Merton enabled a wide survey to be made of colour variation in plants.“ Sygne Papers, J. 195, TCL Cambridge. Scott-Moncrieff (1981), S. 144 schwärmte später ebenfalls: „[I] collaborated extensively and very happily with W.J.C. Lawrence on his intricate *Dahlia* tetraploids.“ Zur Bedeutung des Schnelltests schrieben Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 192: „These methods were invaluable for our purpose.“

<sup>199</sup> Lawrences Bericht für den *Report for the year 1932*, S. 23–24, JICA Norwich.

<sup>200</sup> Kurz danach wurde er zum „Curator of the Gardens“ ernannt, wie aus Lawrences Bericht für den *Report for the year 1931*, S. 28–29 hervorgeht sowie aus Halls Bericht für den *Report for the year 1932*, S. 3, ebd.

<i>D. Merckii</i>	Cyanin and ivory flavone
<i>D. imperialis</i>	Probably cyanin and ivory flavone
<i>D. coccinea</i>	Pelargonin and much yellow flavone
<i>D. coronata</i>	Pelargonidin 3-monoside (possibly the 3-glucoside, callistephin, or the 3-galactoside) with much yellow flavone. As in <i>D. coccinea</i> , purification of the anthocyanin was difficult owing to the large quantity of yellow flavone, but isolation of the anthocyanin has now been accomplished in both cases.
<i>D. variabilis</i>	Cyanin with or without ivory flavone
Magentas	Two kinds:
Chocolates and purples	(a) Chiefly cyanin with or without ivory flavone, but with definite amounts of cyanidin 3-monoside (probably the 3-glucoside chrysanthem, but it may be the galactoside).
	(b) Pelargonin plus small amounts of cyanin with or without ivory flavone.
Orange, scarlets, etc.	Pelargonin with yellow flavone.

**Abb. 5.13** Liste der von Scott-Moncrieff identifizierten Pigmente, abgedruckt in Lawrences JHI-Bericht für das Jahr 1932, S. 23, JICA Norwich.

Scott-Moncrieff und Lawrence entwarfen ein vorläufiges Schema zur Beziehung zwischen dem mutmaßlichen Genotyp einer Pflanze (hinsichtlich der vier Blütenfarbfaktoren I, Y, A und B) und der von ihr produzierten Pigmente.<sup>201</sup> Ende April 1933 präsentierten sie ihre Ergebnisse an einem Treffen der Genetical Society in London.<sup>202</sup> Im Frühjahr 1935 erschien im *Journal of Genetics* ihr 76-seitiger Artikel zur Genetik und Chemie der Blütenfarbe bei *Dahlia*. Die Studie basierte auf Pigmentanalysen, die über 500 Pflanzen umfassten. In den untersuchten Dahlienblüten fanden sie hauptsächlich Cyanin- und Pelargonin-3:5-Diglucoside und vereinzelt Cyanidin- und Pelargonidin-3-Monoside, das Flavon Apigenin und eine gelbe isomere Trihydroxyverbindung. Für zahlreiche unterschiedliche Genotypen ermittelten sie das Vorkommen dieser sechs Pigmente. Dabei bestätigte sich Lawrences These der zwei Farbgruppen: „[T]he presence of yellow flavone in the apricots, oranges and scarlets is *always* accompanied by a pelargonidin derivative, while ivory flavone alone is associated with the two cyanidin glycosides in the magenta, purple and chocolate series.“<sup>203</sup>

Scott-Moncrieff und Lawrence fanden keine Hinweise darauf, dass einzelne mendelsche Faktoren die Produktion ganzer Cyanin- oder Pelargoninstrukturen bewirken. Stattdessen schien es, als hinge deren Bildung von der Kombination an sich nicht spe-

<sup>201</sup> Lawrences Bericht für den *Report for the year 1932*, S. 24, ebd.

<sup>202</sup> Auf S. 172 des *Minute Book* der Genetical Society für die Jahre 1919–1944 ist die Einladung für das Treffen vom 27. April 1933 eingeklebt. Darin wurde folgender Vortrag angekündigt: „Mr W.J. C. Lawrence and Miss R. Scott-Moncrieff, The Genetics and Chemistry of Flower Colour in *Dahlia*.“ GS/2/3/1, ebd.

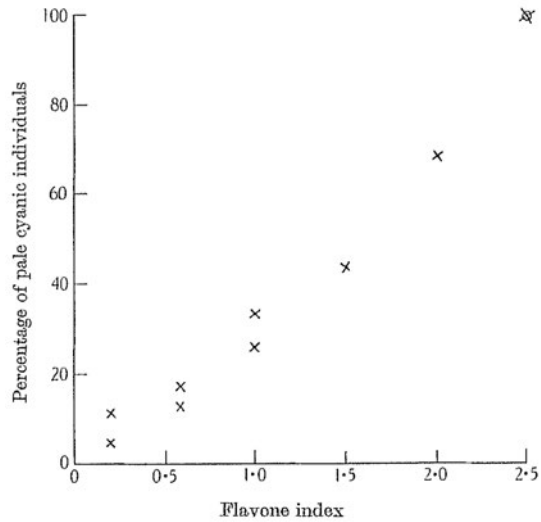
<sup>203</sup> Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 221. Die Pigmente wurden damit spezifischer bestimmt als noch in dem internen Bericht von 1932. Hervorhebung im Original.

zifischer Faktoren ab. Pelargonin etwa entstand allem Anschein nach unter den folgenden vier Umständen:

*Showing the inheritance of cyanin and pelargonin (in crosses between cyanic and acyanic parents).*

Family	Parents and flower colour		Parents, anthocyanin reactions		$F_1$ anthocyanin reactions	
	♀	♂	♀	♂	Pure blue and sapphire blue (cyanin)	Blue-tinged violet to violet (some or all pelargonin)
51/31	32/26 (white) $I_1$	31 <sup>1</sup> /30 (deep purple-crimson) $B_1 I_1$	Nil	Blue (pure cyanin)	22	1
53/31	32/26 (white) $I_1$	31 <sup>2</sup> /30 (rosy-purple) $B_2 I_2$	Nil	Red-violet (pure pelargonin)	33	8
48/31	30 <sup>1</sup> /30 (blue-purple) $B_1 I_2$	Everest (ivory) $I_2$	Blue	Nil	28	9
55/31	Coltness Gem (crimson-scarlet) $B_2 A_1 Y_1 I_1$	Everest (ivory) $I_2$	Blue-violet (pelargonin + cyanin)	Nil	19	18

**Abb. 5.14** Tabelle XV aus Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 198 zur Vererbung von Cyanin und Pelargonin in Dahlienarten und -varietäten mit weißem Grund.



**Abb. 5.15** Inverse Korrelation zwischen den Faktoren I und A, beziehungsweise der Menge an produzierten Flavonen und Anthocyanen, aus Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 176. Mit der Anzahl I-Faktoren in der Elterngeneration der acht untersuchten Kreuzungen steigt die Menge der produzierten Flavone und der Anteil blass (statt satt) cyanfarbener Pflanzen.



- (1) A or B together with Y.
- (2) Two or more B factors.
- (3) One or more B factors together with three I factors.
- (4) One or more B factors together with (a) two or more I factors and at least one A factor or (b) one I factor and at least three A factors.<sup>204</sup>

Das Flavon Apigenin wirke wohl als Co-Pigment, das den Blauton cyaninhaltiger Blüten weiter intensiviert. Zudem fanden Scott-Moncrieff und Lawrence, dass stärker oxidierte Anthocyane wie Cyanin dominant vererbt werden gegenüber weniger oxidierten wie Pelargonin (Abb. 5.14).

Weiter stellten sie eine quantitative Beziehung zwischen der Produktion von Anthocyanen und Flavonen fest: Die Zunahme von Apigenin korrelierte mit dem Rückgang von Cyanin und die Zunahme gelben Flavons mit dem Rückgang von Pelargonin (Abb. 5.15). Sie interpretierten dieses Muster als „Wettbewerb“ der Anthocyane und Flavone um eine gemeinsame Vorläufersubstanz. In einem Radiobeitrag erklärte Scott-Moncrieff den Zuhörer\*innen in einfachen Worten:

The great advantage of working with flowers whose ancestry and relations are well known, is that I can compare the pigments actually present in the flower with the characters which I know that this variety must be carrying, and so see how much competition is going on between the different pigments. The discovery that this competition goes on is our first glimpse behind the scenes.<sup>205</sup>

Scott-Moncrieff und Lawrence präsentierten in ihrem Artikel also Thesen dazu, wie durch die kombinierte Wirkung der postulierten Entitäten I, Y, A und B bestimmte Anthocyan-Strukturen entstehen und stellten damit Vermutungen zur Bildung der Anthocyane und Flavone *in vivo* an. Diese Stoffe werden, so ihr Vorschlag, aus einer begrenzt zur Verfügung stehenden Vorläufersubstanz gebildet:

In *Dahlia* the subtle balance in the formation, of both flavones and anthocyanins points to these pigments all being produced through some common fundamental chemical reaction, or from some limited, common source from which all four pigments are at least in part derived, and for which they all compete.<sup>206</sup>

---

204 Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 212.

205 Scott-Moncrieff (1936b), S. 900.

206 Lawrence/Scott-Moncrieff (1935), S. 204.

#### 5.4.5 Schlüsse über die Biosynthese der Pigmente

Nachdem die Ergebnisse der Dahlienstudie veröffentlicht waren, schrieb Scott-Moncrieff:

Prof. Robinson has welcomed our theory of origin of anthocyanins and flavones from a limited common source, together with an independent variable, as further evidence in support of this suggestion that C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub> structures play a large part in pigment metabolism.<sup>207</sup>

Dass die Chemiker\*innen sich mehr und mehr der Vorstellung öffneten, von den Ergebnissen genetischer Studien profitieren zu können, interpretierte sie als Folge ihrer persönlichen Zusammenarbeit.<sup>208</sup> Im Herbst 1933 thematisierte Robinson in einem Festvortrag das Problem der Anthocyan-Synthese. Willstätters und Mallisons *in vitro*-Synthese von Cyanidin durch die Reduktion von Quercetin habe zur Annahme verleitet, dass ähnliche Reaktionen auch in den Pflanzen ablaufen. Dafür gebe es allerdings keine Hinweise. Es scheine viel eher so, dass Flavone und Anthocyane unabhängig voneinander synthetisiert werden, wenn auch vielleicht von einem gemeinsamen Ausgangspunkt aus. In dem Vortrag anerkannte Robinson erstmals öffentlich den Wert genetischer Daten für die Organische Chemie: „The existence of genetic factors which control the occurrence of anthoxanthins independent of that of anthocyanins is strong evidence in favour of this view.“<sup>209</sup>

Im Frühjahr 1935 berichtete Scott-Moncrieff Robinson von ihrer Hypothese, dass die Pelargonin-, Cyanin- und Flavonpigmente in Dahlien „biogenetisch komplementär“ seien und aus einem begrenzten Angebot an Protoflavanmaterial phytosynthetisiert werden. Robinson bemerkte hochinteressiert: „this type of investigation is pregnant with possibilities in connexion with the elucidation of the mechanism of anthocyanin synthesis in the plant.“<sup>210</sup> Im Laufe des Jahres festigte sich sein Vertrauen in die Relevanz genetischer Daten für die Aufklärung von Synthesemechanismen. Als er im Dezember in zwei weiteren Vorträgen die Bildung der Anthocyane in der Pflanze thematisierte, sprach Robinson davon, dass in dem Problem der Anthocyan-Synthese zwei Forschungsstränge zusammenliefen:

<sup>207</sup> Scott-Moncrieff, Bericht für den *Report for the year 1935*, S. 34, JICA Norwich.

<sup>208</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 127–128: „Close collaboration had led the Robinsons [...] to become aware of the contribution which could be made through the genetical approach.“

<sup>209</sup> Robinson (1933), S. 625. Robinson hielt den Vortrag als Präsident der Section B der British Association for the Advancement of Science.

<sup>210</sup> Robinson (1935), S. 736.

Distinct lines of investigation converge on the problem of the formation of anthocyanins in plants, our information being derived from studies in plant physiology, in genetics and in the organic chemistry of the pigments and related members of the flavan group.<sup>211</sup>

Zu diesem biochemischen Vorgang gebe es „no physiological evidence of an essential stage of *reduction*, whereas *oxidation* is definitely indicated as a step in the phytosynthetic mechanism“. Seine 1921 in Edinburgh präsentierten bioenergetischen Schemata müssten im Lichte dieser Evidenz nicht revidiert werden. Sie würden die molekulare Architektur der Pflanzenpigmente aber nur in groben Zügen vorgeben und beruhten lediglich auf statistischen Untersuchungen zur Verbreitung gewisser Pflanzenprodukte. Eingehendere Analysen könne die Biochemie liefern. In jüngster Zeit seien nun empirische Belege aus einer unvermuteten Richtung aufgetaucht: aus dem von Scott-Moncrieff und Lawrence begründeten Feld der Chemischen Genetik. Mehr als zwanzig Jahre nachdem Wheldale Onslow für die Verbindung von Chemie und Genetik plädiert hatte, griff Robinson damit die Idee auf, dass genetische Studien Hinweise auf den Synthesevorgang in der Pflanze geben. Die These, dass Anthocyane aus zwei Substanzen gebildet werden, von denen die eine nur begrenzt zur Verfügung steht, sei gut mit seinen Vorstellungen vereinbar: „The limited, common intermediate would be  $C_6(A)$  at some stage in its history;  $C_6(B)C_3$  corresponds to the variable component in the hypothesis of Lawrence and Scott-Moncrieff.“<sup>212</sup>

Seinen umfassendsten Vorschlag zur Biogenese der Anthocyane präsentierte Robinson in einem gemeinsamen Artikel mit Lawrence, Gertrude Robinson und James Price vom Herbst 1939. Der Vorschlag basierte auf den Ergebnissen der langjährigen chemisch-genetischen Untersuchung der duftenden Platterbse *Lathyrus odoratus*.<sup>213</sup> Genetische Studien böten gegenwärtig eine der fruchtbarsten Methoden, um sich dem Mechanismus der Synthese von Anthocyanen in der Pflanze zu nähern, stellten sie einleitend fest.<sup>214</sup> Cyanidin, so argumentierten sie im Einklang mit Robinsons frü-

211 Robinson (1936), S. 172.

212 Robinson (1936), S. 173.

213 Jahrzehnte später berichtete Robinson von dieser Forschung, die er mit seiner Frau und Scott-Moncrieff initiiert hatte. Im Unterkapitel „Biological aspects of Anthocyanins“, S. 5 aus seinem Manuskript für das erste Kapitel „Extensions of Synthesis of Anthocyanins“ des zweiten Bands seiner Autobiografie steht: „Using the methods of the survey of anthocyanins, which are very largely qualitative, we collaborated with the others from the John Innes Horticultural Institution in studying the genetics of flower colour in sweet-peas.“ Robinson papers, Ordner A. 30 – in dem Ordner liegen mehrere Versionen des Manuskripts, hier zitiert ist die zuhinterst eingehaftete Version, RSA London. Robinson/Robinson (1934), S. 1716: „The study of the genetics of the sweet-peas from the point of view of the pigments of the flowers has been undertaken in collaboration with Miss R. Scott-Moncrieff and her colleagues of the John Innes Horticultural Institution.“ Auskunft über die Fortschritte des *Lathyrus*-Projekts geben außerdem Scott-Moncrieffs Beiträge für die JIHI-Jahresberichte für 1934, S. 34, 1935, S. 35 und 1936, S. 15. An der genetischen Arbeit beteiligten sich im Laufe der Jahre auch Beale und Dr. Brieger.

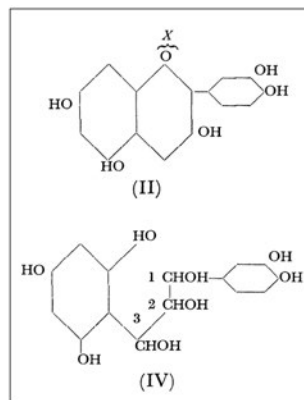
214 Lawrence et al. (1939), S. 150.

heren Arbeiten, sei das biogenetisch simpelste der drei Anthocyanidine. Bezüglich der Reihenfolge, in der Pelargonidin, Cyanidin und Delphinidin synthetisiert werden, seien grundsätzlich vier Optionen denkbar (Abb. 5.16, oben).

- (A) Pelargonidin < cyanidin < delphinidin,
- (B) Pelargonidin > cyanidin > delphinidin,
- (C) Pelargonidin > cyanidin < delphinidin,
- (D) Pelargonidin < cyanidin > delphinidin.

TABLE I.\* MIXTURES OF ANTHOCYANINS DUE TO INCOMPLETE METHYLATION

<i>Athaea rosea</i> vars.	Malv. Pet. and Delph. 3-mono-gluc. and di-gluc.
<i>Lathyrus grandiflorus</i> }	Malv. Pet. and Delph. di-gluc.
<i>L. odoratus</i> vars. }	
<i>Ceratostigma plumbaginoides</i>	Malv. di-gluc. and some Pet. or Delph.
<i>Geranium psilostemon</i>	Malv. di-gluc. and trace Pet.
<i>Iris Kaempferi</i> var.	Malv. di-gluc. and trace Pet.
<i>Limonium Suaveorovi</i>	Malv. di-gluc. and trace Pet. or Delph.
<i>Isia speciosa</i> var.	Pet. di-gluc. and trace Malv. or Delph.
<i>Phlox Drummondii</i> var.	Pet. 3-mono-gluc. and Malv. and Delph.
<i>Pisum sativum</i> vars.	Pet. di-gluc. and some Delph.
	Pet. di-gluc. and some Malv.
<i>Lathyrus odoratus</i> var.	Peon. di-gluc. and varying small amounts Cyan.
<i>Anchusa azurea</i> var. "Dropmore"	Delph. di-gluc. and trace meth.
<i>Convolvulus minor</i>	Delph. di-gluc. and trace meth.
<i>Phlox Drummondii</i> var.	Delph. di-gluc. and trace Pet. or Malv.



**Abb. 5.16** Oben: Optionen der Biosynthesewege, rechts: hypothetische Vorläufersubstanz (IV) von Cyanidin (II), unten: Liste von Anthocyan-Mischformen. Aus Lawrence et al. (1939), S. 150 und 152.

Option (D) schlossen die Forscher\*innen aufgrund theoretischer Überlegungen aus. Sie nahmen an, dass die Pelargonidin-, Cyanidin- und Delphinidin-Derivate auf analoge Weise synthetisiert werden und sich nur in dem Vorliegen oder Fehlen der 3'- und 5'-Hydroxylgruppen unterscheiden. Option (C) hingegen ließ sich durch empirische Daten stützen. In manchen Fällen ließen sich die in den Blütenblättern vorliegenden Pigmente nämlich keiner der drei Anthocyanidin-Hauptgruppen eindeutig zuordnen. Lawrence et al. interpretierten diese Mischformen als Stoffe, bei denen der Synthesevorgang unterbrochen wurde. Mit Verweis auf diese Formen argumentierten sie, dass die Produktion von Cyanidin mindestens einen Schritt weniger umfasst habe als die von Pelargonidin oder Delphinidin.<sup>215</sup> Einige Aspekte ihres Vorschlags seien zwar kontraintuitiv – zum Beispiel sei der hypothetische Zwischenschritt (IV in Abb. 5.16, rechts unten) komplexer als das daraus abgeleitete Cyanidin (II) – ausschlaggebend sei aber die Konsistenz der chemischen Hypothese mit den genetischen Daten.<sup>216</sup>

<sup>215</sup> Lawrence et al. (1939), S. 152–153. In Delphinidin-Cyanidin- wie in Pelargonidin-Cyanidin-Mischformen bildeten Cyanidin-Derivate die Minderheit. Folglich umfasse die Produktion von Delphinidin und Pelargonidin mindestens einen Schritt mehr als jene von Cyanidin.

<sup>216</sup> Lawrence et al. (1939), S. 155: „[T]his hypothesis is, from a statistical point of view, the one that fits in best with the genetic data.“

#### 5.4.6 Gezieltes Kreuzen als Hypothesentests

Gene, die chemische Reaktionen steuern, so erklärte Scott-Moncrieff 1937 an ein biochemisches Publikum gerichtet, seien eine unschätzbare natürliche Ressource zur Aufklärung biosynthetischer Prozesse.<sup>217</sup> Wie Baur oder Bateson vor ihr bemühte sie das Bild der Pflanze als chemisches Labor, als sie ihr Vorgehen vorstellte: „We are not only using plant breeding to increase our knowledge of the flower’s chemical laboratory but also our biochemical knowledge to explain many of the geneticists problems.“<sup>218</sup>

Scott-Moncrieff und die JIHI-Genetiker\*innen hatten ab 1934 gezielt Varietäten gekreuzt, um ihre Hypothesen zur genetischen Grundlage der Produktion von Anthocyanen, Co-Pigmenten und des Zellsaft-pHs zu testen.<sup>219</sup> Um etwa ihre Hypothesen zur spezifischen Pigmentierung der Dahlien zu erweitern und zu testen, kreuzten Scott-Moncrieff und Lawrence vier Dahlienfamilien. Sie erwarteten, durch die Kreuzungen dieser Genotypen Nachkommen zu erhalten, die Pelargonidin produzieren.<sup>220</sup> Scott-Moncrieff erklärte: „By crossing plants with known chemical characters, we can now combine and rearrange these qualities in their progeny just as certainly as we can mix chemicals together in the laboratory.“<sup>221</sup>

Auch dieses Vorgehen finden wir abstrakt beschrieben unter Meuniers Strategien zur Aufklärung der Genwirkung.<sup>222</sup> In den Kreuzungsexperimenten wurden die postulierten Gene neu kombiniert und geprüft, ob die Effekte eintraten, die man aufgrund der mit den Genen assoziierten Aktivitäten erwarten würde. Scott-Moncrieff erklärte, dank dem erarbeiteten Wissen die Blütenfarben der nächsten Generation vorhersagen zu können: „On chemical grounds I should say that the possibility of getting a blue rose or a canary yellow sweet pea is remote, while I should be excited but not so surprised if one day we got a coral pink primrose or a pure scarlet wallflower.“<sup>223</sup> Wichen

217 Scott-Moncrieff (1937), S. 242. Schon in der Radiosendung 1936 hatte sie sich gefreut: „By combining these two aspects of colour variation, we have opened up a new field of research.“ Scott-Moncrieff (1936b), S. 899.

218 Scott-Moncrieff (1936b), S. 902.

219 Haldane schrieb in seinem Bericht für den *Report for the year 1934*, S. 7: „Miss Scott-Moncrieff’s work is being further co-ordinated with genetics. [...] About 100 plants of hitherto unknown types, whose genetical composition was predicted by her on biochemical grounds, are being tested by crossing to ‚slaty‘ The results of these crosses will be known next year, and should give an adequate test of the correctness or otherwise of her hypotheses.“ JICA Norwich.

220 Lawrences Bericht für den *Report for the year 1936*, S. 38, ebd.

221 Scott-Moncrieff (1936b), S. 902. Auf diese Formulierung griff sie 1981 wieder zurück: „Sufficient knowledge of the chemical characteristics of particular genes made it possible to cross certain plants to combine and rearrange these qualities in their progeny as surely as it can be done from the reactions in the laboratory.“ Scott-Moncrieff (1981), S. 136.

222 Vgl. „Manipulation of the genotype“ in Meunier (2020), S. 10–11.

223 Scott-Moncrieff (1936b), S. 902.

die in der nächsten Generation ausgeprägten Merkmale von den erwarteten ab, wies das auf noch unbekannte oder unverstandene Prozesse hin.<sup>224</sup>

#### 5.4.7 Aufklären der chemischen Wirkung der Gene

Nach anfänglichen Bedenken war Robinson Ende der 1930er-Jahre davon überzeugt, dass sich in der Genetik erschlossenes Wissen eignete, um Thesen über Biosynthesewege zu evaluieren. Gleichzeitig könnten aber auch chemische Ressourcen die biologische Forschung unterstützen.<sup>225</sup> Immer wieder gelang es, biochemische Unterschiede auf einzelne genetische Faktoren zurückzuführen: „Where the chemical difference between two genotypes differing by only a single factor is a very simple qualitative one, it may be regarded as a more or less direct expression of the activity of a particular gene.“<sup>226</sup> Hall stellte 1936 begeistert fest:

Not only has she shown that the anthocyanin colours are often determined by balanced co-pigment production, but the modifying groups, such as hydroxyl or methyl, or the glycosidic sugar attached to the anthocyanin nucleus, are exchanged in hybridisation in parallel fashion to the Mendelian exchange of genes.<sup>227</sup>

Ihre Ergebnisse, so betonte Scott-Moncrieff, verdanke sie der großzügigen Kooperation der JIHI-Genetiker\*innen.<sup>228</sup> Sie präsentierte ihre Hypothesen zur Wirkung der für die Ausprägung der Blütenfarbe verantwortlichen mendelschen Faktoren 1936 in einem 54-seitigen Artikel im *Journal of Genetics*, in ihrem Beitrag für die Festschrift zu Hopkins' 75. Geburtstag sowie in der Zeitschrift *Ergebnisse der Enzymforschung*. In diesen Arbeiten stellte sie die genetische Grundlage von 17 Blütenfarben-Varianten für eine Reihe verschiedener Pflanzenarten vor (Abb. 5.17). In *Primula sinensis* (2. Spalte) zum Beispiel komme ein Gen „K“ vor, das dafür sorgt, dass aus einem Pelargonidin-Pigment ein stärker oxidiertes Malvidin-Pigment entsteht (Abb. 5.18, oben).

Ein weiteres Gen R sorgt für saure Zellsaftbedingungen. Primeln mit rezessivem k- und dominantem R-Allelomorph sind korallenfarben; solche mit Allelomorph Kr – also mit basischem Zellsaft und Malvidin statt Pelargonidin – schieferfarben-violett.

224 Scott-Moncrieff (1981), S. 136: „Each time our controlled biological reactions *in vivo* diverged from the expected, we gained further important knowledge concerning the processes being investigated as well as evidence of unknown processes which must also be involved.“

225 Robinson (1935), S. 736: „Obviously the anthocyanin approach to the study of heredity represents one of the most promising lines of investigation, and it will be greatly facilitated by the chemical advances.“

226 Beale et al. (1939), S. 376.

227 Halls Bericht für den *Report for the year 1935*, S. 5, JICA Norwich.

228 Scott-Moncrieff (1936a), S. 118.

The distribution of seventeen flower-colour variations.

	<i>Antirrhinum majus</i>	<i>Primula sinensis</i>	<i>Primula acutis</i>	<i>Papaver Rhoeas</i>	<i>Chelidonium Chelid.</i>	<i>Dahlia variabilis</i>	<i>Pelargonium zonale</i>	<i>Rosa polyantha</i>	<i>Lathyrus odoratus</i>	<i>Tropaeolum majus</i>	<i>Fuchsia hybridis</i>	<i>Streptocarpus hybridis</i>	<i>Pharbitis nil</i>	<i>Vitis</i>
<b>Plastid pigment:</b>														
Production	.	P, A, A'	.	.	Y	.	.	.	.	(Ba, Bb)	.	.	.	.
Inhibition	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Sap pigment production:</b>														
Anthoxanthin and anthocyanin	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C <sub>2</sub>
Yellow anthoxanthin	Y	.	Y	.	.	Y	.	.	.	.	.	.	.	Y
Ivory anthoxanthin (co-pigment)	I	B	W	i	(C, R)	I	.	X	(K, M)	.	X	X	X	C
Anthocyanin, general	L	.	B	.	.	A, B	.	.	(C, R)	A	.	.	.	R
Anthocyanin, specific	.	Dz	.	F, T	.	.	?	.	.	C?	.	.	.	.
<b>Sap pigment quantity regulation:</b>														
General intensification	D	V, J	.	C, B	.	.	.	.	.	(Ya, Yb)	.	.	.	.
General suppression	.	I	.	I	.	H	.	.	.	.	.	.	.	.
Local intensification	T	H, E	.	B	.	.	.	.	C', R'	.	.	.	.	.
Local suppression	I?	G, D	.	W	.	.	.	.	Co, Dw	.	.	.	.	.
<b>Anthocyanin modification:</b>														
Oxidation	B	.	.	E	P	*	.	X	E, Sm?	P	?	.	.	M <sub>c</sub>
Oxidation and methylation	.	K	.	.	.	.	X	.	.	.	.	X	.	.
Methylation	.	.	.	.	.	.	.	.	D?	.	.	.	.	X
Glycosidic change	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.	X	X	.	.
Acylation	.	.	.	P	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.
pH: localised acidity	.	R	S	P	.	.	.	.	.	M	X	X	.	.

Note. Brackets denote complementary factors. X refers to factors whose genetical analysis is incomplete. ? refers to speculative factors. \* The degree of oxidation in *Dahlia variabilis* depends upon the sum total of all the pigment factors present.

Abb. 5.17 Scott-Moncrieff (1936a), S. 164, siehe auch (1937), S. 241 und (1939), S. 285.

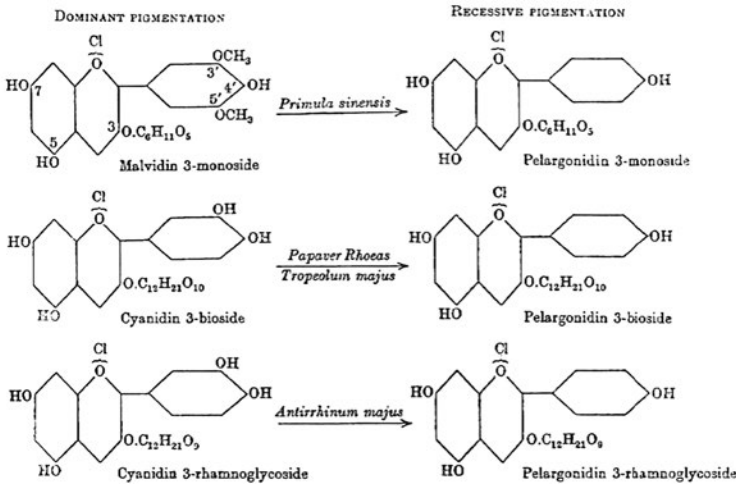


Abb. 5.18 Ausschnitt aus einer Tabelle aus Scott-Moncrieff (1937), S. 236: „The arrows show the direction of mutation. The metabolic processes are presumably in the opposite direction.“

Flower Colour Genes		
<i>Type K B R dd G V E H J I P dz dz</i>		
Magenta flower: malvidin 3-monogalactoside (primulin) co-pigmented by anthoxanthin, $p_H$ 5,3. Acyanic corolla tube $p_H$ 6,0		
Gene	Action of gene on flower colour	Appearance, pigmentation and $p_H$ of mutant flowers
<i>K</i>	Modifies the general anthocyanin substrate to the more intense 3' 5' oxidised and methylated malvidin type	Pale coral—pelargonidin 3-monoside ( $p_H$ 5,3) general anthocyanin substrate
<i>B</i>	Produces anthoxanthin, co-pigmenting and slightly suppressing anthocyanin pigmentation	Red—primulin and no anthoxanthin co-pigment ( $p_H$ 6,0)
<i>R</i>	Produces a localised acid $p_H$ in the petals (except in <i>DG</i> flowers) and in the red corolla tubes of <i>p</i> and <i>g</i> forms	Blue—primulin and anthoxanthin co-pigment ( $p_H$ 6,0)
“ <i>DD</i> ”	Inhibits anthocyanin in petals especially at edge, and inhibits the effect of <i>R</i>	White—anthoxanthin co-pigment ( $p_H$ 6,0)
“ <i>Dd</i> ”	Partly inhibits anthocyanin, especially at edge, and reduces the effect of <i>R</i>	Tinged magenta ( $p_H$ 5,6)
<i>G</i>	Inhibits anthocyanin in flower centre and together with <i>D</i> inhibits the effect of <i>R</i> in petals. Inhibits anthocyanin and the effect of <i>R</i> in tubes	Red stigma, dark centre ( $p_H$ 5,3), red tubes ( $p_H$ 5,6)
<i>V</i>	Intensifies the anthocyanin	Pale or white (green stem) ( $p_H$ 5,4), much extra anthoxanthin
<i>E</i>	Spreads the anthocyanin over the petal	Flaked ( $p_H$ 5,5)
<i>H</i>	Makes petal colour and size uniform	“Harlequin”, normal anthoxanthin in pale petals
<i>J</i>	Intensifies anthocyanin	“Sirdar” (green stem) ( $p_H$ 5,8)
<i>I</i>	Slightly dilutes anthocyanin	Deeply coloured—primulin
<i>P</i>	Restricts plastid pigment of eye, inhibits anthocyanin and the effect of <i>R</i> in tube	Peculiar eye, red tube ( $p_H$ 5,7)
“ <i>DzDz</i> ”	Produces specific anthocyanin—pelargonidin 3-monoside not modified by <i>K</i>	Bright magenta, mixture of primulin and pelargonidin 3-monoside ( $p_H$ 5,3)
“ <i>Dzdz</i> ”	Produces small amount of pelargonidin 3-monoside, masked or suppressed in the presence of <i>K</i>	Magenta—chiefly primulin, ? traces of pelargonidin 3-monoside

Abb. 5.19 Liste der in *Primula sinensis* identifizierten Gene mit Einfluss auf die Blütenfarbe, aus Scott-Moncrieff (1939), S. 292.



Kreuzt man diese beiden, zeigt die zweite Generation Varianten mit roten (KR), schieferfarbenen (Kr), korallenfarbenen (kR) und stumpf-rosa-farbenen (kr) Blüten.<sup>229</sup>

Scott-Moncrieff konnte Wheldale Onslows Mechanismus-Schema mit konkreten Angaben füllen und empirisch gut gestützte Thesen dazu formulieren, wie Gene chemische Prozesse kontrollieren: „By genetico-chemical study of such variations as these the important fact emerges that in every case *single genes control simple biochemical differences*.“<sup>230</sup> Für *Primula sinensis* alleine konnte sie die biochemische Wirkung von 14 Genen spezifizieren (Abb. 5.19). Eine erste Gruppe von Genen steuert die Produktion der Anthocyane und Co-Pigmente und deren Umfang.<sup>231</sup> Andere Gene modifizieren die Anthocyane oberflächlicher: Sie kontrollieren den Oxidierungsgrad der Anthocyanidine, die Methoxylierung oder Methylierung des Phenylrings, die Einführung einer organischen Säure oder den Umbau eines 3-Monosids in ein 3–5-Dimonosid.<sup>232</sup> Eine dritte Gruppe kontrolliert den Säuregrad des Zellsafts.<sup>233</sup> Dabei offenbarte der Vergleich verschiedener Pflanzenarten eine erstaunliche Uniformität der Genwirkung. Scott-Moncrieff fand über ein Dutzend Fälle, bei denen die für den Oxidationszustand des Anthocyans verantwortlichen Gene ähnlich wirkten.<sup>234</sup>

## 5.5 Erfolgreiche feldübergreifende Forschung

Ein Ergebnis der Anthocyanforschung der 1930er-Jahre, schrieb Scott-Moncrieff vier Jahrzehnte später, war die Entdeckung wichtiger Verbindungen zwischen der Genetik und der Chemie: „[D]uring a decade of systematic study on a scale for more extensive than had hitherto been attempted in this sphere, some of the first important links between genetics and chemistry had been established.“<sup>235</sup> Dass solche Verbindungen bestehen und die Arbeit von Chemiker\*innen und Genetiker\*innen für die jeweils

<sup>229</sup> Scott-Moncrieff (1937), S. 233.

<sup>230</sup> Scott-Moncrieff (1937), S. 233.

<sup>231</sup> Scott-Moncrieff (1939), S. 284: „Apart from those controlling the production of a new pigment, there are many types of gene controlling the quantity and localisation of pigment produced, and these are responsible for dilution, intensification and pattern effects such as flacking and marbling.“

<sup>232</sup> Scott-Moncrieff (1937), S. 233.

<sup>233</sup> Scott-Moncrieff (1939), S. 290: „In every case in which there was a pH difference between related varieties, this difference was found to be controlled by a single gene.“

<sup>234</sup> Scott-Moncrieff (1937), S. 235: „Whereas the more oxidised form is always dominant to the less oxidised, it is also deeper in colour and bluer in tone.“ Siehe auch Scott-Moncrieff (1981), S. 132: „From a systematic study of the nature of chemical variation in the already well-documented genotypes at Merton, two outstanding facts about their control and occurrence began to emerge. First came the discovery that each of these modifications influencing flower colour variation was determined either by a single-gene difference or by the combined effects of specific independently inherited genes. Gene action was found to be essentially a control of chemical processes. Our second finding, as research was extended, was that, whatever the species, a complete uniformity in these biochemical effects was adhered to.“

<sup>235</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 138.

andere Disziplin interessant sein kann – davon gingen, wie wir gesehen haben, zunächst nicht alle Kooperationspartner Scott-Moncrieffs aus. Mit der Zeit überzeugten sich aber sowohl der JIHI-Direktor Hall als auch Robinson von der Fruchtbarkeit der Methodenverknüpfung. Haldane wiederum lobte 1937 Scott-Moncrieffs Projekt in den höchsten Tönen und beglückwünschte sich selbst, zum Zustandekommen ihrer Forschung beigetragen zu haben: „I regard her work as a model for future researches, and suspect that my initiation of it may have been my most important contribution to biochemistry.“<sup>236</sup> In seinem Beitrag zum Hopkins-Festband schrieb Haldane:

The most striking success in the analysis of gene action has been that of my colleague, Miss Scott-Moncrieff, who has given a biochemical account of the action of thirty-five genes concerned in the production of anthocyanin pigments in fourteen species or genera of plants.<sup>237</sup>

In der letzten großen Darstellung ihrer Ergebnisse unterstrich Scott-Moncrieff nochmals den doppelten Nutzen der Kombination der Ressourcen der Chemie und Genetik: „We have not only been able to show the chemical differences between the end-products of the various gene actions, but we have also obtained a glimpse of the nature and interaction of some of the metabolic reactions which result in these end-products.“<sup>238</sup> Für sie war offensichtlich, dass sich die Zusammenarbeit mit Biochemiker\*innen für Genetiker\*innen lohnte.<sup>239</sup> Dank dem so erschlossenen Wissen über die der Ausprägung bestimmter Blütenfarben zugrunde liegenden chemischen Prozesse könne man die noch ungeklärte Frage nach dem Wesen der Gene angehen:

Through our knowledge of the potential chemical processes initiated by a gene, biochemical reactions and interactions can now to a large extent be carried out, controlled and observed *in vivo* instead of *in vitro*, further knowledge of the nature of the gene being obtained thereby.<sup>240</sup>

Lawrence beurteilte die gemeinsame Arbeit mit Biochemikern ebenfalls positiv:

My association with these biochemists was a great privilege and I learnt a good deal whilst helping to make the many thousands of pigment identifications [...] we were able to establish precisely what each gene did in chemical terms in controlling flower colour. This was pioneering work of an immensely rewarding nature.<sup>241</sup>

236 Haldane (1937), S. 4.

237 Haldane (1937), S. 3–4.

238 Scott-Moncrieff (1939), S. 305.

239 Scott-Moncrieff (1939), S. 299. In kursiver Schrift hervorgehoben steht da: „[T]he present and future usefulness of biochemical collaboration for the elucidation of purely genetical problems is obvious.“

240 Scott-Moncrieff (1939), S. 306.

241 Lawrence (1980), S. 30.

Als er 1950 auf die Kollaboration zurückblickte, zog auch Robinson ein positives Fazit. Er würdigte ausdrücklich, dass die Genetik den Ansprüchen einer exakten Wissenschaft genügt:

We have collaborated with the John Innes Horticultural Institution in one such investigation, that relating to the flower colours of Sweet Peas and in this connexion performed hundreds of analyses. As a general rule all proceeded to our mutual satisfaction but on one or two occasions our findings were challenged and repetition showed that the geneticist was usually right. Possibly the labelling was at fault but an experience of this kind was impressive and disclosed to the chemist that at least one aspect of biology possesses the attributes of an exact science. It is possible to predict!<sup>242</sup>

Die Akteure bewerteten ihre Kollaboration also überaus positiv. Das zeigt sich nicht zuletzt daran, wie sich die Zusammenarbeit zwischen der JIHI und dem Dyson Perrins Laboratory entwickelte, nachdem Scott-Moncrieff und Haldane die JIHI verließen.<sup>243</sup>

### 5.5.1 Die Kooperation geht weiter

Obwohl über Jahre hinweg Scott-Moncrieff das einzige Verbindungsglied zwischen den Forscher\*innen in Merton und Oxford war, brach deren Beziehung nach ihrem Weggang nicht ab.<sup>244</sup> Auf institutioneller Ebene intensivierte sich diese sogar: Ab 1937 war Robinson im Beirat der JIHI und sprach sich dafür aus, dass Scott-Moncrieffs Stelle als Chemikerin an der JIHI wieder besetzt wird.<sup>245</sup> Mit James Robert Price wurde schließlich ein Mitarbeiter Robinsons eingestellt und von Scott-Moncrieff in die Arbeit eingeführt.<sup>246</sup> Mit der ebenfalls neu angestellten Chemikerin Violet C. Sturgess arbeitete Scott-Moncrieff noch drei Monate zusammen.<sup>247</sup> Als eine ihrer letzten Amtshandlungen reiste sie im Sommer 1937 mit Geoffrey H. Beale und Sturgess

<sup>242</sup> Robinsons Manuskript „The Distribution of Anthocyanins“, S. 26, Robinson Papers, Ordner C.12, RSA London.

<sup>243</sup> Haldane hatte sich mit Hall überworfen, so Wilmot (2017). Die Fortführung von Onslows Arbeit zu Pflanzenpigmenten beurteilte Darlington rückblickend als die einzig produktive Forschung Haldanes an der JIHI. Siehe Darlington an Pirie, 9. Juli 1965, Pirie Papers, Ordner A.26, RSA London. Scott-Moncrieff heiratete den Elektroingenieur Oswald Mapletoft Meares, zog mit ihm nach Indien, bekam zwei Kinder und engagierte sich nach ihrer Rückkehr nach Guildford an einer lokalen Schule.

<sup>244</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 146: „On looking back, I realise that the only personal contact between the Robinsons and the plant geneticists at Merton was effected initially by myself and later by J. R. Price. [...] Yet the general collaboration was very close.“

<sup>245</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 142.

<sup>246</sup> Hall, Bericht für den *Report for the year 1937*, S. 1, JICA Norwich.

<sup>247</sup> Laut Scott-Moncrieff (1981), S. 145 hatte Sturgess den Radiobeitrag von 1936 gehört und sich davon für die genetisch-chemische Pigmentanalyse begeistern lassen.

nach Oxford, um sie und die Robinsons miteinander bekannt zu machen.<sup>248</sup> Obwohl auch Haldane 1937 die JIHI verließ, lautete ein Hauptziel der Genetiker nach wie vor: „[F]inding out, in collaboration with the biochemists, the genetic conditions underlying pigment production in *Streptocarpus*, *Primula sinensis*, *Lathyrus odoratus*, *Verbena* and *Tropaeolum*.“<sup>249</sup> An *Lathyrus* arbeitete Beale – wie früher schon Scott-Moncrieff – gemeinsam mit den Robinsons.<sup>250</sup>

Die neubesetzte Biochemieabteilung stellte ihrerseits in ihrem Jahresbericht für 1937 den Nutzen chemischer Methoden für die Züchtung heraus. Die Blütenfarbe sei seit jeher eines der wichtigsten Merkmale genetischer Studien. Um die Kreuzungsversuche optimal auswerten zu können, sei die chemische Natur und der physikalische Zustand der verantwortlichen Pigmente zu bestimmen und hier sei die Genetik auf physico-chemische Methoden angewiesen.<sup>251</sup> Price betonte den feldübergreifenden Charakter des Projekts: „a study of the inheritance of flower colour is in reality a study of the inheritance of a capacity to bring about, with respect to the anthocyanins, certain simple chemical reactions.“ Der Chemiker übernahm Wheldale Onslows Auffassung der Anthocyan-Biosynthese und der durch Gene veranlassten Blütenfarbenausprägung als *ein* Problem:

For the first time, then, gene action can be examined in its most fundamental sense, namely as governing simple (but essential) chemical changes. [...] Coupled with it is the question of the biogenesis of the anthocyanins and other flavane derivatives. The two problems inevitably go hand in hand as any information bearing on synthesis *in vivo* means a step forward in the interpretation of genetical data, and conversely.<sup>252</sup>

Beale, Lawrence und Price arbeiteten weiter mit den Robinsons an der Aufklärung der Anthocyan-Synthese. Aus ihrer Kooperation gingen mehrere gemeinsame Publikationen hervor.<sup>253</sup>

---

**248** Scott-Moncrieff (1981), S. 146: „G. H. Beale and V. C. Sturgess only once came with me to Oxford to meet the Robinsons, and W. J. C. Lawrence tells me that he went once with J. R. Price.“ Beale hatte als Botanikstudent des Imperial College 1934 an einem Sommerkurs der JIHI teilgenommen und später mit Scott-Moncrieff die Genetik der Blütenfarbe Verbenas untersucht. Laut Peer/Tait (2011), S. 48–49 gehörte Scott-Moncrieff als eine der „leading figures in the field“ neben Darlington, Haldane und Crane zu den Dozierenden dieses Sommerkurses.

**249** Bericht der Genetikabteilung für den *Report for the year 1937*, S. 6, JICA Norwich.

**250** Ebd., S. 7: „The work on sweet peas has been done in collaboration with Prof. R. Robinson of Oxford.“

**251** Bericht der Biochemieabteilung für den *Report for the year 1937*, S. 15, JICA Norwich.

**252** Ebd. Price beschrieb die Forschung als Fortsetzung von Scott-Moncrieffs Arbeit (S. 16): „A number of plants have been examined by Mr Price and Miss Sturgess along the lines indicated in Dr Scott-Moncrieff’s publications. [...] These studies were initiated by Dr Scott-Moncrieff and are being carried on jointly by Miss Sturgess and Mr Price.“

**253** Beale et al. (1939) und Lawrence et al. (1939). Außerdem übertrugen die Robinsons den JIHI-Forscher\*innen die „survey“-Reihe. Bericht der Biochemieabteilung für den *Report for the year 1937*, S. 17: „Prof. Robinson has very kindly handed over to us the continuation of his series of publications entitled „A Survey of Anthocyanins.“ Apart from its biochemical significance this survey has a certain interest from the



**Abb. 5.20** Beale, Sturgess und Scott-Moncrieff auf dem Weg von Merton nach Oxford im Juli 1937. Mitte: Sturgess und Price bei der Arbeit im Labor. Aus Scott-Moncrieff (1981), S. 147 und dem John Innes Archive mit freundlicher Genehmigung der John Innes Foundation.

1940 publizierten Lawrence und Price in der Zeitschrift *Biological Review* eine Zusammenfassung der bisherigen Forschung zur Biochemie der Blütenfarbenausprägung. Sie wiederholten darin wörtlich Prices Forderung, dass Genetik und Biochemie Hand in Hand voranschreiten müssten:

In addition to facilitating genetical classification, a knowledge of the chemistry of the substances concerned constitutes a first step towards an understanding of the mechanism of gene action. The question of the biogenesis of the anthocyanins, anthoxanthins and related substances necessarily involves the recognition of the successive stages of their synthesis, and one method of attack is by the separation of the effects of the genes controlling these stages.<sup>254</sup>

Nicht nur die involvierten Akteure selbst waren Ende der 1930er-Jahre von der Verbindung chemischer und genetischer Methoden überzeugt. Auch Außenstehende beurteilten das fächerübergreifende Projekt wohlwollend. Laut Scott-Moncrieff hatten Willstätter sowie Reginald Punnett – beides Wissenschaftler, auf deren Arbeit das Projekt aufbaute – ihre Forschung mit ermutigendem Interesse verfolgt.<sup>255</sup>

---

viewpoint of systematic botany, which will be enhanced by increasing its scope. At present, Miss Sturgess is testing as many species as possible to identify the anthocyanins in young leaves which are coloured at first but become green on maturing.“ JICA Norwich.

<sup>254</sup> Lawrence/Price (1940), S. 40.

<sup>255</sup> Scott-Moncrieff (1981), S. 148. Willstätter war sowohl mit Hopkins als auch mit Robinson befreundet. Als er 1927 für die Faraday-Vorlesung nach Großbritannien reiste, war er bei beiden zu Gast.

### 5.5.2 Die Genetik braucht Ressourcen der Chemie

Betrachten wir zum Schluss, wie die der Kollaboration zugrunde liegende feldübergreifende Annahme von Vertreter\*innen der Naturstoff- und Biochemie und der Genetik rezipiert wurde. Eine prominente Plattform erhielt das Projekt 1933: Als Präsident der British Society for the Advancement of Science verwies Hopkins an dem Jahrestreffen der Gesellschaft in Leeds (wo auch Kögl und Went ihre Forschung präsentierten) auf den Fortschritt, der aus dem Kontakt von Organischer Chemie und Biologie resultierte. Die Chemie leiste einen unverzichtbaren Beitrag zur Erreichung des Ziels der Zytologie und Genetik, den Mechanismus der Vererbung zu verstehen.<sup>256</sup> Hopkins stellte sich also demonstrativ hinter die Idee, dass chemische Methoden die genetische Forschung voranbringen können. Wie sahen das aber die Genetiker\*innen selbst?

Morgan zum Beispiel äußerte sich kurze Zeit später zu dem Feld, das zwischen den in der Genetik betrachteten Merkmalen und den postulierten Genen liegt. Von der Embryonalentwicklung, im Zuge derer die in den Genen implizierten Eigenschaften im Protoplasma der Zellen explizit werden, sprach er in seiner Nobelpreisrede von 1934.<sup>257</sup> Ein ähnlicher Wortlaut findet sich in seinen zur selben Zeit verfassten Notizen zu möglichen Forschungsprojekten für die Biologieabteilung am Caltech:

A broad field lies between the gene and the finished products of the organism, in which all of the chemical changes take place, connecting the postulated gene, on the one hand, with the visible end-products on the other. In this field genetics is gradually penetrating, in the hope of tracing back the chemical changes taking place in the character itself to the gene on which it is in a sense dependent.<sup>258</sup>

Morgan zählte die Aufklärung der Genwirkung zu den zentralen Problemen der Genetik:

As long as this field lies fallow genetics will remain an incomplete subject; but if it can be filled in with the study of development (which is largely a study of the function of the gene) it will come in contact with genetics, and the two will then round out an important subject of biological importance.<sup>259</sup>

Am Schluss seiner Forschungsskizze machte sich Morgan dazu konkrete Gedanken. Die Arbeiten müssten gemeinsam von Organischer Chemie und Genetik durch-

---

<sup>256</sup> Hopkins (1933), S. 257. Hopkins würdigte ausdrücklich die Arbeiten von Robinsons „Oxford School“. Das Wissen über die Struktur der Anthocyane sowie die Technik des Schnelltests sei für die Genetik von unschätzbarem Wert.

<sup>257</sup> Morgans (1935), S. 8.

<sup>258</sup> Morgans Notizen unter dem Titel „Physiology–Genetics“ von ca. 1934, Morgan Papers, Box 2, Ordner 23, Caltech Archives Pasadena.

<sup>259</sup> Ebd.

geführt werden, um zum Erfolg zu führen.<sup>260</sup> „In fact, geneticists all over the world are to-day trying to find methods that will help to determine the relation of genes to embryonic and adult characters.“ Pigmentstudien seien in dieser Hinsicht spannend, weil sie chemische Veränderungen in den letzten Schritten der Merkmalsausprägung in den Blick nehmen.<sup>261</sup>

Die Kooperation mit Chemiker\*innen erschien auch anderen als das Mittel der Wahl zur Aufklärung der Genwirkung.<sup>262</sup> Solche Kooperationen zwischen Chemikern und Genetikern hatten sich in den 1930er-Jahren in Deutschland entwickelt. Der Zoologe und Genetiker Alfred Kühn kooperierte mit dem Organiker Adolf Butenandt. Die beiden in Göttingen und Danzig ansässigen Forscher glaubten, dass Gene die Wirkung eines Hormons steuern, das die Pigmentproduktion in der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* fördert.<sup>263</sup> Von einem weiteren in Deutschland verfolgten Forschungsprojekt zur Genwirkung berichtete Frits Went Thimann im Herbst 1935: „The best part of our trip (scientifically spoken) was the stay with Renner and the one with Wettstein. Both of them are after the problem of the gene-action, and it is clear that very rapidly an intermediate field of physiogenetics will be developing, in which the methods will be hormone-physiological.“<sup>264</sup>

Auch am Caltech bemühte man sich um die Aufklärung der Genwirkung. Haagen Smit berichtete Thimann 1937 kurz nach seiner Ankunft in Pasadena, sein Assistent sei dabei, Pigmente im Mais, den er von Prof. Anderson erhalten habe, zu identifizieren. „I hope to find in this way, something more about, what process the different genes affect, and possibly something more about the synthesis in the plant.“<sup>265</sup> Diese Forschungslinie ging auf R. A. Emerson zurück, dessen ehemaliger Schüler Edward G. Anderson war. Morgan hatte außerdem Emersons Sohn Sterling H. Emerson (der bei Bartlett studiert hatte) an seine Biologieabteilung am Caltech geholt.

---

**260** Ebd.

**261** Morgan (1935), S. 15–16.

**262** So forderte der Eugeniker Harry Laughlin (1936), S. 247 „further collaborative research to find out whether the chromosome and its constituent genes (or at least the giant molecules or colloidal particles that appear to be genes) actually develop into or are otherwise responsible for the somatic traits or organs, as the science of cyto-genetics now postulates“. Solche Forschung würde sich auf jeden Fall auszahlen: „Even if no such ‚gene-trait sequence‘ were found, each of the basic sciences concerned would profit substantially by a collaborative hunt.“

**263** Siehe etwa Kühn (1932). Siehe auch Rheinberger (2000a) und Harwood (1993), der Kühn und seine Schule in den Kapiteln 6 und 7 bespricht. Kühn begann schon 1924 damit, genetische und embryologische Vorgänge zu verbinden. Harwood (1993), S. 56 bezeichnete Kühns Institut für Zoologie in Göttingen als das wichtigste Zentrum für Entwicklungsgenetik der 1920er-Jahre.

**264** Went an Thimann, 31. Oktober 1935, Thimann Papers, HUGFP 127.7 Box 1, Ordner 2, HUA Cambridge. Zur Forschung Renners und von Wettsteins siehe Harwood (1993).

**265** Haagen-Smit an Thimann, 21. November 1937, Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 5, HUA Cambridge.

Ein anderer Schüler R. A. Emersons war George W. Beadle.<sup>266</sup> 1933 nahmen Beadle, der seit 1931 als Postdoktorand in Morgans Abteilung arbeitete, und der französische Genetiker Boris Ephrussi, der als Gast am Caltech weilte, ein Projekt zur Aufklärung der Genwirkung in Angriff.<sup>267</sup> Im Frühjahr 1935 besuchte Beadle Ephrussi und dessen Mitarbeiterin Yvonne Khouvine am Institut de Biologie physico-chimique in Paris. Laut Beadle und Ephrussi beschäftigte das Problem der Genwirkung mittlerweile viele Genetiker\*innen. Untersucht werde, wann, wo, und durch welche Mechanismen einzelne Gene in Entwicklungsprozessen wirkten.<sup>268</sup> 1937 wurde Beadle Assistenzprofessor für Genetik in Harvard, wo er mit Thimann die chemische Natur einer Vorläufer-substanz des braunen Augenpigments studierte.<sup>269</sup> Gleichzeitig versuchte Thimann, Geld aufzutreiben, sodass auch Haagen Smit mit Beadle würde forschen können.<sup>270</sup> Schon im Jahr darauf übernahm Beadle allerdings die Professur für Biologie an der Stanford University und Haagen Smit wechselte ans Caltech. Dort arbeitete er mit Edward L. Tatum zusammen, der gerade von einem einjährigen Aufenthalt in Kögls Labor für Organische Chemie in Utrecht zurückgekehrt war. Bei der Rockefeller Foundation freute man sich über das Zustandekommen dieser Kooperation, „this combination of biochemistry and of developmental genetics being a most promising one“.<sup>271</sup>

**266** Beadle war (wie auch Barbara McClintock) in den 1920er-Jahren in einem von Rolins A. Emerson geleiteten Programm in Maisgenetik ausgebildet worden. Siehe dazu Kimmelman (1992), S. 199 und Kay (1989b), S. 77.

**267** Beadle (1964), S. 589–590. Beadle (1974), S. 6 erinnert sich: „We spent long hours discussing the curious situation that the two great bodies of biological knowledge, genetics and embryology, which were obviously intimately interrelated in development, had never been brought together in any revealing way. An obvious difficulty was that the most favorable organisms for genetics, *Drosophila* as a prime example, were not well suited for embryological study, and the classical objects of embryological study, sea urchins and frogs as examples, were not easily investigated genetically.“ Ebenfalls zu Besuch in Morgans Institut war 1932/33 Haldane. Kay (1989b), S. 77 zufolge beeinflusste er die Art und Weise, wie Beadle über die Korrelation von Genfunktion und Enzymwirkung nachdachte. Laut Dronamraju (2019) besuchte Beadle Haldane kurz darauf in Merton: „Beadle, who had just completed his graduate work, was infected by Haldane’s enthusiasm and excitement in biochemical genetics.“ Morgan wiederum stattete der JIHI 1934 einen Besuch ab. Siehe Crane an Morgan, 14. Dezember 1934, Morgan Papers, Box 1, Ordner 10, Caltech Archives Pasadena.

**268** Beadle/Ephrussi (1936), S. 225. Siehe auch Sapp (1987) und Burian/Gayon/Zallen (1985). Für eine detaillierte Besprechung der Strategie *Genetic mosaics and transplantation*, mit der Beadle und Ephrussi über die in der Anthocyanforschung angewendeten Strategien hinaus operierten, siehe Meunier (2020).

**269** Thimann/Beadle (1937) und Beadle (1964), S. 588.

**270** Haagen Smit verfüge über die nötigen chemischen Fähigkeiten, schrieb Thimann an C. Lalor Burdick, undatiert: „He has been carrying out research, [...] on the diffusible „developmental substances“ which intervene between the eye-color producing genes and the eye-pigments themselves in *Drosophila*. [This study] arises out of the transplantation work on *Drosophila*, developed by Ephrussi and Beadle, and will be a first step towards chemical understanding of the actual reactions brought about by genes, in this most favorable process, eye-color formation, and in the organisms whose genetics is best known. Dr. Beadle, who is now at Harvard, would collaborate in this work.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 2, HUA Cambridge.

**271** Die Rockefeller Foundation hatte Tatums Aufenthalt bei Kögl finanziert. Zu Tatums Jahr in Utrecht steht in dem Bericht „Activities in the Natural Sciences, The Rockefeller Foundation, 1933–1938“, S. 154: „Ta-



Dass sich die Chemische Genetik gegen Ende unseres Betrachtungszeitraumes als Forschungsfeld etabliert hatte, zeigt ein Blick in das Programm des 7. Internationalen Kongresses für Genetik. Der 1939 in Edinburgh veranstaltete Kongress umfasste eine Sektion „Physiological Genetics“. Ephrussi, der die Sektion organisierte, bat Haldane um einen Vortrag, „for example on biochemical contributions to genetical problems“.<sup>272</sup> Haldane schlug vor, über den biochemischen Zugriff auf das Problem der Genaktivität zu sprechen.<sup>273</sup>

Am Caltech und in Stanford wurde die Forschung zur Pigmentsynthese und Genwirkung in verschiedenen Konstellationen nach 1939 weiter verfolgt. 1941 verkündeten Tatum und Haagen Smit (im Anschluss an die Arbeiten von Butenandt, Beadle und Ephrussi) die Isolierung des Hormons, das die braune Pigmentkomponente in den Augen von *Drosophila* und anderen Insekten steuert.<sup>274</sup> Im selben Jahr erschien Beadles und Tatums „ein Gen – ein Enzym“-Hypothese. Zur Formulierung dieser Hypothese hätten sie Arbeiten von Kühns Mitarbeiter Ernst Caspari und jene Scott-Moncrieffs ermutigt, erklärte Beadle später.<sup>275</sup> Für ihre Entdeckung „that genes act by regulating definite chemical events“ wurden die beiden 1958 mit dem Nobelpreis für Physiologie oder Medizin ausgezeichnet. Beadle begann seine Nobelpreisrede mit der Würdigung von Wheldale Onslows *Antirrhinum*-Studien zur Aufklärung der Genwirkung: „The material was favorable for both genetic and chemical studies and the work has continued to yield new information ever since and almost without interruption.“<sup>276</sup> Die Anthocyanforschung sei so ergiebig gewesen, weil sie von den Ressourcen mehrerer Fächer profitieren konnte:

Since an understanding of the genetics helped in interpreting the chemistry and vice versa, the anthocyanin work was well-known to both geneticists and biochemists. It significantly influenced the thinking in both fields, and thus had great importance in further developments.<sup>277</sup>

---

tum studied the technique of isolation and identification of growth factors under Kögl.“ Rockefeller Foundation records, Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 2, Ordner 10, RAC North Tarrytown.

272 Ephrussi an Haldane, 14. Juli 1938, HALDANE/5/7/1/1, Ordner „7th International Congress of Genetics“, WL London.

273 Ephrussi an Haldane, 20. September 1938 und Haldane an Ephrussi, 11. November 1938, ebd. In einem späteren Programmentwurf lautete der Titel von Haldanes Vortrag: „The possible nature of the gene and of its primary action“. Schlussendlich trug Haldane aber in der Sektion von R. A. Fisher vor.

274 Tatum/Haagen-Smit (1941). Auch James Bonners Bruder David forschte mit Tatum, vgl. Kay (1989b), S. 95–96.

275 Beadle (1974), S. 7. Zu der Hypothese schrieb Beadle an derselben Stelle: „Since most biologically significant reactions are enzymatically catalyzed, we assumed the two eye-color genes, cinnabar and vermilion, directly controlled the two postulated enzymes.“

276 Beadle (1964), S. 587.

277 Beadle (1964), S. 588.

Im Zuge dieser Entwicklungen interessierten sich Chemiker\*innen laut dem Caltech-Genetiker Sterling Emerson zunehmend dafür, an der Lösung des biologischen Problems der Genwirkung mitzuarbeiten. Als er im März 1946 seine Forschung vor Biochemiker\*innen präsentierte, bat er diese aktiv um Vorschläge für die weitere Bearbeitung des Projekts.<sup>278</sup>

### 5.5.3 Genetische Ressourcen nützen der Chemie

Ähnlich wie Emerson forderte Haldane in einem Vortrag in Groningen 1940, dass Genetiker\*innen die Biochemie nicht vernachlässigen dürften. Zugleich hob er den Wert der genetischen Studien für die Biochemie hervor.<sup>279</sup> Hatte sich diese Ansicht in der Zwischenzeit in der Chemie durchgesetzt?

Wir haben gesehen, dass Scott-Moncrieff den Blumengarten als exemplarisches Chemielabor der Natur darstellte. Man könne sich jede Pflanze als ein Labor vorstellen, das mit Fläschchen bestimmter Chemikalien ausgestattet ist sowie mit Chemiker\*innen, die aus den Chemikalien mithilfe bereitgestellter Apparaturen Pigmente herstellen.<sup>280</sup> Kreuze man Pflanzen, mische man diese Komponenten neu zusammen. Deshalb, so führte Haldane das Argument fort, sei die Genetik so wertvoll für die biochemische Forschung. Sie biete eine leistungsfähige Methode zur Veränderung der Zellbestandteile.<sup>281</sup> Die Biochemie ziele auf die vollständige Darstellung des Intermediärstoffwechsels.<sup>282</sup> Die genetische Forschung könne zur Aufklärung dieser Vorgänge beitragen, so Scott-Moncrieff:

Oxidation, reduction, methoxylation, methylation, acylation and glycoside formation are all-important steps not only in pigment metabolism but also in other much more important plant processes. And by studying these reactions, their end-products, their inter-relationship and their relative time of reaction and fundamental character, we hope to work back from the identification of the end-products to the processes from which they have arisen, and so step by step back through the stages of their biosynthesis, stages which are

---

**278** Emersons und Cushings zweiter Entwurf für den Vortrag „Altered Sulfonamide Antagonisms in Neurospora“, S. 1: „[T]he sort of example we are going to describe should be of importance in understanding the mechanism by which genes control specific reactions. We hope this problem is of sufficient interest to the biochemists gathered here so that we will be told what to do with our material.“ Biology – Divisional Records, Box 22, Ordner „1946 – Atlantic City: Neurospora Symposium“, Caltech Archives Pasadena.

**279** Haldane (1942), S. 82.

**280** Scott-Moncrieff (1936b), S. 899–900.

**281** Haldane (1937), S. 2.

**282** Haldane (1937), S. 1.

decided for each individual by the gene or genes which control this series of reactions in the plant.<sup>283</sup>

In seiner Nobelpreisrede verwies Robinson 1947 auf die häufig genannte Idee, dass Anthocyane aus Anthoxanthinen durch Reduktion (oder Oxidierung) entstehen und bemerkte, dass es dafür keine direkte Evidenz gebe. Vielmehr widerspreche die statistische Evidenz der Theorie, „and the genetic studies of Dahlia by Lawrence and Scott-Moncrieff give clear indication that the flavones and flavylum compounds are formed by divergent processes“.<sup>284</sup> Robinson räumte also an sehr exklusiver Stelle ein, dass die Resultate genetischer Studien wertvolle Belege für chemische Thesen sein können. Drei Jahre später übernahm er in einem anderen Vortrag Scott-Moncrieffs Metapher von Pflanzenfamilien als Chemielabore:

The geneticists can do chemical experiments *in vivo*; by introducing a new gene, for example, a methylation factor, he can observe its operation on a new anthocyanin. This science is only in its infancy and it is probably from researches in this [chemico-genetic] field that we shall get the fullest knowledge of the chemical processes that modify the anthocyanin precursors or the anthocyanins themselves.<sup>285</sup>

Auf den Nutzen genetischer Methoden für die chemische Forschung wies 1956 auch Adolf Butenandt hin. In seinem Beitrag „Organische Chemie und Genetik“ schrieb er:

Aus der experimentellen Bearbeitung der Frage nach der Wirksamkeit der Gene hat sich im Laufe des letzten Jahrzehnts ein neues Teilgebiet der organischen Chemie entwickelt, das man als „chemische Genetik“ bezeichnen kann. Die bisher erzielten Ergebnisse haben aber nicht nur die ersten Wege zur Beantwortung der primär gestellten Frage gewiesen, sondern die Chemie um neue Methoden bereichert, die geeignet sind (a) Wege des intermediären Stoffwechsels zu ermitteln, (b) neue enzymatische Leistungen der Zelle aufzufinden, (c) unbekannte Naturstoffe zu entdecken und (d) die Konstitution von kompliziert gebauten Stoffwechsel-Endprodukten, die als chemische Phäne einer Genwirkkette aufgefunden wurden, auf Grund ihres Bildungsmechanismus aufzuklären.<sup>286</sup>

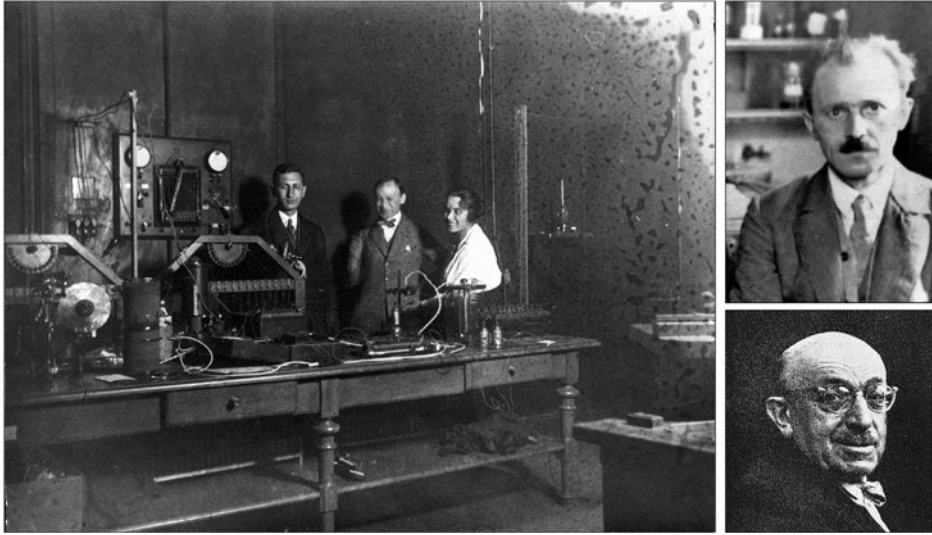
<sup>283</sup> Scott-Moncrieff (1939), S. 300.

<sup>284</sup> Robinson (1999), S. 172: „There is no direct evidence that this is so; the statistical evidence opposes the theory, and the genetic studies of Dahlia by Lawrence and Scott-Moncrieff give clear indication that the flavones and flavylum compounds are formed by divergent processes.“ Robinson erhielt 1947 den Nobelpreis für Chemie „for his investigations on plant products of biological importance, especially the alkaloids“ und damit auch für seine Anthocyan-Arbeiten in den 1930er-Jahren.

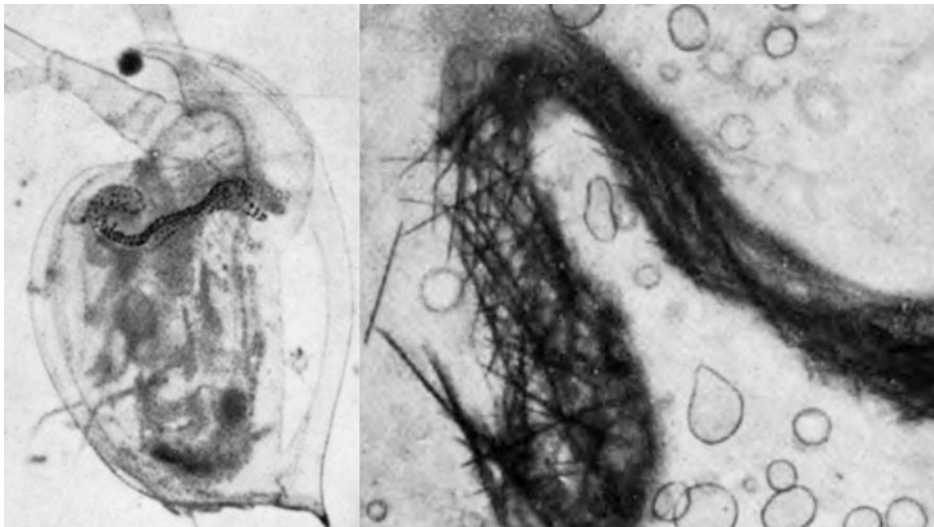
<sup>285</sup> Robinson, „The Distribution of Anthocyanins“, S. 26, Robinson papers, Ordner C.12, RSA London. Der Vortrag wurde am 7. Februar 1950 vor der Indian Association for the Cultivation of Science in Kalkutta gehalten. Auf S. 25 des Manuskripts bezeichnete Robinson Scott-Moncrieff als „one of the pioneers in this chemico-genetic field“.

<sup>286</sup> Butenandt (1956), S. 496–497.

Zwar dachte Butenandt hier wohl kaum an das von Scott-Moncrieff koordinierte Projekt, zumal er sich auf Entwicklungen in den 1940er-Jahren bezog. Dennoch zeigt sich, dass Mitte der 1950er-Jahre Wheldale Onslows Annahme, dass genetische Methoden zur Aufklärung von Stoffwechselfvorgängen und Synthesepfaden beitragen können, von einflussreichen Vertretern des Fachs Chemie ausgesprochen und verbreitet wurde.



**Abb. 6.a** Im Uhrzeigersinn: Josef Gicklhorn, ca. 1925, aus dem Fotoalbum der Ära Linsbauer, mit freundlicher Genehmigung des Instituts für Biologie der Universität Graz; Rudolf Keller, aus Fuchs/Waelsch (1955), S. 1; Otto Blüh, Reinhold und Hedwig Fürth im Physikalischen Institut der Deutschen Universität Prag, 1923, Masaryk Institute and Archives of CAS, Archives of CAS, fund Reinhold Fürth.



**Abb. 6.b** Lebend eingefärbtes *Daphnia magna*-Weibchen. Habitusbild und Detailaufnahme der dorsalen Nephridialschleife mit besonders großen Farbstoffkristallen, die die Epithelzellen teilweise durchbohrten, aus Gicklhorn/Keller (1925a), S. 261 und 265.

## 6. Die elektrische Struktur des Lebens

Während seines Biologiestudiums hatte sich James Bonner durch verschiedene englisch- und deutschsprachige Lehrbücher gearbeitet, unter anderem durch McClendons *Physical Chemistry of Vital Phenomena* (1917), Molischs *Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft* (1933) oder Wents und Kostytschews *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie* (1931). Seine Aufzeichnungen umfassen Notizen zur Chemie der Anthocyane, zu Braun-Blanquets *Pflanzensoziologie* und Sterns *Pflanzenthermodynamik*. Außerdem studierte Bonner zwei Artikel der Prager biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft.<sup>1</sup> Von dieser Gruppe handelt dieses letzte Fallbeispiel.

Wie die Protagonist\*innen der vorangehenden Kapitel zielten die Mitglieder dieser Gruppe auf die Erforschung im Lebewesen ablaufender physikalisch-chemischer Vorgänge. Dabei gingen sie jedoch anders vor als die Akteure der letzten drei Fallstudien. Sie bemühten sich nicht nachzuweisen, dass sich auf bestimmte Weise manipulierte Lebewesen genau so verhalten, wie man es aufgrund der postulierten subzellulären Vorgänge vermuten würde. Vielmehr studierten sie, wie Wasserflöhe und andere Tiere und Pflanzen mit Farbstofflösungen interagieren. Darauf aufbauend wollten sie Untersuchungsmethoden entwickeln, mit denen sich dereinst die biophysikalische Basis einer Vielzahl physiologischer Phänomene erhellen ließe.

Die Prager Forscher verfolgten also eine andere Art von Ziel als die Akteure der bisher diskutierten Fallstudien. Sie beabsichtigten nicht, einen physiologischen Vorgang (wie das Sehen, Wachsen oder die Blütenfarbenausprägung) zu erklären oder biochemische Stoffe (etwa den Sehpurpur, Wachstumsstoffe oder Anthocyane) zu charakterisieren. Stattdessen ging es ihnen um die Entwicklung von Methoden (zur Ermittlung elektrischer Zustände in Lebewesen). Das macht ihr Projekt zu einem interessanten Vergleichsfall für die anderen drei Forschungsvorhaben.

---

<sup>1</sup> Bonner, undatiertes Notizbuch von ca. 1934 (keine der zitierten Veröffentlichungen erschien nach 1933), Bonner Papers, Box 45, Caltech Archives Pasadena. Bei den Artikeln handelt es sich um Keller (1930) und Gicklhorn (1931b).

Gegründet wurde die Arbeitsgemeinschaft 1923 von dem Journalisten und Verleger Rudolf Keller und dem Biologen Josef Gicklhorn, „physikalisch überwacht“ wurden die beiden von Reinhold Fürth.<sup>2</sup> Gicklhorn und Fürth waren wie Hecht und Haldane Anfang der 1890er-Jahre geboren und hatten wie diese in den 1910er-Jahren studiert und sich biologische und physikalische Expertise angeeignet. Keller wiederum finanzierte die Aktivität der Gruppe und bestimmte ihre Agenda. Ein Freund Kellers schrieb 1960, dass „bedeutende Forscher“ „auf Kellers Kosten ihre Arbeiten mit der seinen vereinten“.<sup>3</sup> Fürth war ein vielseitig interessierter Physiker und seine Mitarbeit in der Arbeitsgemeinschaft eines von vielen Projekten, die er verfolgte.<sup>4</sup> Gicklhorn wiederum schätzte die Freiheiten, die ihm Keller bei der Umsetzung seiner Vision gewährte.<sup>5</sup> Kellers Vision bestand darin, Wissen aus der Physik und Physikalischen Chemie für die biologische Forschung fruchtbar zu machen, so Gicklhorn 1926:

Was man heute ohne Bedenken als gesichert und genauer bekannt bezeichnen muß und was seit den entscheidenden Arbeiten aus den Jahren 1893 (Thomson), 1894 (Nernst, Drude), 1898 (Coehn) Allgemeingut der Physik ist, ist reichhaltig genug und zur Auswertung in der Physiologie so naheliegend, daß nur der Mangel an Kontakt und gemeinsamem Interesse zwischen Physiologie und Physik hinderlich sein konnte.<sup>6</sup>

Die Prager Forscher beabsichtigten wie Hecht, Konzepte und Techniken der Physikalischen Chemie zu nutzen, um physiologische Vorgänge zu studieren. Sie fokussierten dabei auf elektrokinetische Vorgänge. Keller war überzeugt, dass die Aktivität einzelner Zellbestandteile hauptsächlich von deren elektrischer Ladung abhängt. Deshalb brauche es dringend Methoden zur Bestimmung dieser Eigenschaft. Fürth beauftragte er unter anderem damit, eine Methode zur Messung der Dielektrizitätskonstante (DEK) von Flüssigkeiten zu entwickeln. Denn Stoffe von höherer DEK laden sich laut dem von Gicklhorn erwähnten Physikochemiker Alfred Coehn „positiv bei der Berührung mit Stoffen von niederer Dielectricitätsconstante“ auf.<sup>7</sup>

<sup>2</sup> Keller, „Liebe aus Gefälligkeit“, S. 9, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York.

<sup>3</sup> Kisch (1960), S. 17.

<sup>4</sup> Für die physikalischen und mathematischen Arbeitsgebiete Fürths siehe Stöltzner (1995; 2020) und Bečvářová (2015).

<sup>5</sup> Er schätze, dass Keller ihn „einfach schalten läßt, nicht stößt und drängt“, schrieb Gicklhorn in seinem Brief an Linsbauer vom 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

<sup>6</sup> Gicklhorn (1926), S. 125. Die erwähnten Physikochemiker studierten den Vorgang der Dissoziation, also die Teilung einer chemischen Verbindung in zwei oder mehrere Moleküle, Atome oder Ionen und entwickelten die Elektronentheorie mit. Sie fanden etwa, dass die Dissoziationskraft einer Flüssigkeit von ihrer Dielektrizitätskonstante abhängt. Thomson (1893) hatte den mit der elektromagnetischen Energie verbundenen Impuls hergeleitet. Im Jahr darauf zeigten Nernst und Drude, dass die Solvatisierung der Ionen zur Leitfähigkeit der Lösung beiträgt. Siehe dazu Barkan (1999), S. 172.

<sup>7</sup> Coehn (1898), S. 231. Coehn leitete in Göttingen als Mitarbeiter Nernsts die Abteilung für Photochemie.

Ziel der Arbeitsgemeinschaft war die Schaffung einer „Zellelektrohistologie“, bei der man vom Ergebnis einer Vitalfärbung auf die elektrische Ladung der Strukturen lebender Zellen schließen kann.<sup>8</sup> Solche Schlüsse waren bis dahin nicht möglich.<sup>9</sup> Die Bemühungen der Prager Forscher sollten daran, so viel schon vorweg, nichts ändern. Auch darin unterscheidet sich Kellers, Gicklhorns und Fürths Projekt von den in den vorangehenden Kapiteln besprochenen. Ihre Ergebnisse wurden zwar rezipiert, aber nicht überschwänglich gefeiert. In der historiografischen Literatur zur Biologie des 20. Jahrhunderts wird die biophysikalische Forschung der Protagonisten dieser Fallstudie nur am Rande erwähnt.<sup>10</sup> Einige Zeitgenossen zweifelten offen an der Bedeutung der Studien der Arbeitsgemeinschaft. Nach fast zehnjähriger Forschung seien diese noch immer „Tastversuche“, meinte ein Rezensent: „Neben einer Reihe schöner Ergebnisse stehen vorläufig viele Misserfolge oder noch unerklärbare Widersprüche.“<sup>11</sup> Keller vermutete vor dem Zusammenschluss mit Gicklhorn und Fürth, dass seine „rein geistigen Diskussionen“ wenig beachtet wurden, weil er weder ein wissenschaftliches Studium abgeschlossen hatte noch einem wissenschaftlichen Institut angehörte.<sup>12</sup> Damit lag er nicht ganz falsch. Loeb zum Beispiel ignorierte seine Schriften, wie er in einem Brief von 1922 zugab:

Dr. Keller has sent me his publications for a long time but I do not read them because he is a layman – he is editor of a political journal of Prague – and furthermore he belongs to the cranky type of amateurish scientists. I do not think it would be worth your while to waste time on his suggestions.<sup>13</sup>

Trotz Kellers zweifelhaftem Ruf wurde die Forschung der bald darauf gegründeten biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft von Zeitgenossen interessiert verfolgt.<sup>14</sup> Arbeiten der Gruppe erschienen in Journalen wie *Die Naturwissenschaften*, *Protoplasma*, *Biochemische Zeitschrift*, *Kolloid-Zeitschrift*, *Ergebnisse der Physiologie*, im *Archiv für experimentelle Zellforschung* sowie der *Zeitschrift für Physik* oder der *Zeitschrift*

<sup>8</sup> Keller (1918), S. 1.

<sup>9</sup> Bayliss (1915), S. 11: „In the present state of knowledge of the physics and chemistry of the cell it is impossible to make definite statements as to the meaning of this specific staining of certain structures by particular dyes.“

<sup>10</sup> Hermann/Janko (2019), S. 148 nennen die biophysikalische Forschung der Arbeitsgemeinschaft in ihrer Zusammenstellung der biologischen Spezialgebiete, die sich in der Tschechoslowakei der Zwischenkriegszeit entwickelt hatten. Elek (2014) erwähnt Kellers Thesen und die Prager Schule im Zusammenhang mit Ervin Bauers Entwurf einer theoretischen Biologie. Tautz (1980) verfasste eine Doktorarbeit zu Gicklhorn und seiner Forschung. Stöltzner (1995) und Ferrer-Roca (2019) erwähnen die biophysikalischen Projekte Fürths und Otto Blühs.

<sup>11</sup> Walter (1933), S. 403.

<sup>12</sup> Keller (1918), S. 76.

<sup>13</sup> Loeb an Neuhausen, 6. März 1922, Loeb Papers, Box 10, Ordner „Correspondence NE“, LOC Washington.

<sup>14</sup> Liesegang (1925), S. 447 hielt es für möglich, dass sich die Beurteilung von Kellers Ideen ändern wird und man dereinst „auf Keller als den Begründer eines neuen Wissenszweiges zurückgreifen wird“.



für *physikalische Chemie*. Beiträge von Keller, Gicklhorn und Fürth fanden Aufnahme in Abderhaldens *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* und Tibor Péterfis *Methodik der wissenschaftlichen Biologie*. Gicklhorn präsentierte seine Forschung wiederholt in Graz und Wien.<sup>15</sup> Im Frühjahr 1926 reiste Fürth „auf Einladung der Hochschulen und verschiedener wissenschaftlicher Vereinigungen“ nach Leiden, Utrecht, Delft, Groningen und Eindhoven, um „seine neuen Apparate für die rasche und genaue Bestimmung des elektrischen Ladungssinnes ultramikroskopischer und noch kleinerer Partikel vorzuführen.“<sup>16</sup> Im Oktober 1928 wurde die Gruppe von Professor Karl Spiro nach Basel eingeladen. In einem fünftägigen Kurs präsentierten sie einem internationalen Publikum die Untersuchungsmethoden, die sie in den Jahren davor entwickelt hatten.<sup>17</sup> Im September 1929 schließlich widmete sich eine Session des fünften deutschen Physiker- und Mathematikertags den Problemen der „Anwendung der Physik auf die Vorgänge im lebenden Organismus“.<sup>18</sup>

## 6.1 Die Entwicklung elektrobiologischer Methoden

Im Mai 1925 schrieb Gicklhorn seinem früheren Vorgesetzten Karl Linsbauer:

[I]ch gehe jetzt planmäßig darauf aus, zuerst über den Umweg dieser Vitalfärbungen vor allem Histologie und Physiologie zu einer *histophysiologischen* Methode zusammenzubringen; ich werde das ganz fanatisch machen, Beispiel um Beispiel ausarbeiten, nachdem ich jetzt den Schlüssel habe. Ich werde von einem Objekt aus schließlich doch immer weitere Kreise ziehen können und hoffe, daß es gelingt, in absehbarer Zeit die „tote“ Wissenschaft lebendiger machen zu können.<sup>19</sup>

15 Seine ersten Vorträge als Vertreter der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft hielt Gicklhorn in Graz und Wien Mitte März 1925 (*Wiener Zeitung* vom 15. März 1925, S. 3). Ende Oktober 1926 trug er vor der botanischen Sektion des Naturwissenschaftlichen Vereins für die Steiermark vor (*Neues Grazer Tagblatt* vom 26. Oktober 1926, S. 7). Im selben Rahmen sprachen Gicklhorn und Umrath 1928 über „Methoden und Ergebnisse von Potentialmessungen einzelner Gewebe und Zellen“. Zu dem Vortrag waren „die chemische, die physikalische, die zoologische Sektion und medizinische Kreise“ eingeladen (*Neues Grazer Tagblatt* vom 13. März 1928, S. 10).

16 *Prager Tagblatt* vom 25. Mai 1926, S. 3 und vom 16. Juni 1926, S. 6. Es ist gut möglich, dass Frits Went die Arbeit der Gruppe, die er später auch zitierte, bei dieser Gelegenheit kennengelernt hat.

17 Der theoretische und praktische Kurs über die Elektrostatik in der Biochemie fand vom 8.–12. Oktober 1928 in Basel statt. Für das Kursprogramm siehe Anonymus (1928), S. 630–632.

18 *Prager Tagblatt* vom 10. September 1929, 54.212, S. 4. Dieses Thema, so erklärte der Gastgeber Philipp Frank, wurde „zum Teil wegen der in Prag bestehenden biophysikalischen Arbeitsgemeinschaft gewählt“. Tautz (1980), S. 93 zufolge unternahm Gicklhorn 1928 und 1931 „große Vortragstourneen durch ganz Deutschland“, unter anderem an die „Universitäten in München, Köln, Stuttgart, Göttingen und Berlin“.

19 Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz. Hervorhebung im Original.

Gicklhorn hatte damals seit eineinhalb Jahren für Keller gearbeitet. In dieser Zeit habe er wie ein Einsiedler gelebt, an seinen Problemen und Aufgaben „täglich ohne Ferien [...] fast 16–18 Stunden“ gearbeitet und Paul Ehrlichs Schriften zur Vitalfärbung sowie Franz Leydigs *Naturgeschichte der Daphniden* gelesen.<sup>20</sup> Zwei Jahrzehnte später erklärte Gicklhorn zu dieser Forschungstätigkeit:

Im Rahmen der „Biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft“ in Prag, die mit privaten Mitteln ausgestattet meiner wissenschaftlichen Leitung unterstand, war ich teils allein, teils mit zahlreichen Mitarbeitern vorwiegend am Ausbau neuer biologisch-physikalischer Arbeitsmethoden beschäftigt. Das gilt vor allem für die elektiven Vitalfärbungen an Tieren und Pflanzen und zellphysiologisch auswertbaren Messungen physikalischer Vorgänge und Zustände im lebenden Organismus.<sup>21</sup>

Die Gruppe zielte auf den Ausbau der Methode der Vitalfärbung und deren Auswertung.<sup>22</sup> Auf den nächsten Seiten sehen wir, was die Gruppenmitglieder taten, um sich diesem Ziel zu nähern.

### 6.1.1 Elektive Vitalfärbung von Tieren und Pflanzen

Gicklhorn unternahm Färbeversuche an *Daphnia magna*, dem Großen Wasserfloh. Seine Versuchsobjekte waren „erwachsene, durchgehends sorgfältig ausgewählte gesunde und frisch gehäutete Weibchen“, die er entweder in Kultur im Laboratorium hielt oder frisch aus Fischhandlungen Prags bezog.<sup>23</sup> Die kleinen transparenten Krebse nahmen

<sup>20</sup> Der Brief gehört zu den wenigen überlieferten zeitnah verfassten Quellen, die Einblicke in die Forschungsaktivität der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft vermitteln. Die folgende Darstellung der Forschungshandlungen stützt sich daher neben Gicklorns Brief an Linsbauer sowie seinen und Kellers retrospektiven Darstellungen auf publizierte Quellen. Die dünne Quellenlage ist eine Folge der politischen Entwicklungen Ende der 1930er-Jahre: Die jüdischen Forscher Keller und Fürth mussten Prag im Frühjahr 1939 fluchtartig verlassen. Über Kellers Flucht schrieb Thomas Theodor Heine in einem Brief an Franz Schoenberner vom 6. Mai 1939, zitiert nach Raff (2004), S. 148: „[A]uch ein Prager Freund von mir ist wegen Hochverrats angeklagt, wohl weil er sehr vermögend war. Man hat ihm alles weggenommen, und er musste Hals über Kopf flüchten. [...] Er [...] will nach England, wartet noch auf Einreisebewilligung dorthin.“ Von Keller sind um 1958/59 verfasste autobiografische Notizen überliefert. Zu diesem Zeitpunkt bezeichnete Keller sich in einem Brief an Kisch vom 17. Oktober 1959 selbst als „alten senilen Esel“, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York. Zur „Arisierung“ an der Deutschen Universität Prag, siehe Mišková (2004). Der römisch-katholische Gicklhorn verlor seine Aufzeichnungen nach dem Krieg. Tautz (1980), S. I–II zufolge gibt es keine Aufschlüsse über den Verbleib des Materials aus Gicklorns Prager Wohnung und seinem Arbeitszimmer im Zoologischen Institut der Prager Deutschen Universität. Nach der Auflösung der Deutschen Karls-Universität im Mai 1945 zog Gicklhorn nach Wien und konnte sich die Übersendung seiner Bücher und Notizen nicht leisten.

<sup>21</sup> Gicklhorn, „Ueber meine wissenschaftliche Laufbahn und Arbeit“ vom Juni 1946, S. 2–3, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

<sup>22</sup> Gicklhorn (1931b), S. 570, Fußnote 2.

<sup>23</sup> Gicklhorn/Keller (1925a), S. 258 und Gicklhorn (1931a), S. 706.

die ihnen zugeführten Farbstoffteilchen „auf normale Weise“ auf und Gicklhorn konnte durch das Mikroskop blickend verfolgen, wohin die Farbpartikel wanderten und wo sie sich absetzten: „Das hyaline Tier kann als Ganzes beobachtet werden, gestattet auch bei stärkeren Vergrößerungen einen vollständig ausreichenden Einblick in alle Organe.“<sup>24</sup> Gicklhorn gelang es, einzelne Organe färberisch hervorzuheben, während die umliegenden Organe ungefärbt blieben (Abb. 6.1). In seinem ersten gemeinsamen Artikel mit Keller legte er dar, mit welchen Farbstoffen sich welche Organe der Tiere färben ließen:

Wir färben [...] elektiv mit reduziertem Neutralrot die Speicheldrüsen des Tieres, das Haftorgan, mit Methylenblau den Tegumentariusnerv mit peripheren Sinneszellen und Zentralganglienzellen, ferner das schlagende Herz [...]. Eine Kombination von Rongalit-Methylenblau mit einer Spur Cocain färbt die Nerven der Riechstäbchen elektiv, ebenso dessen periphere Ganglien, die Nervenfasern zum Hirn, das Neuropil im Hirn samt Weiterleitung zum Bauchmark. Ganglienzellen ohne Nervenfasern färbt, wie schon erwähnt, das anodisch wandernde Vital-blau.<sup>25</sup>

Gicklhorn arbeitete mit „gut gereifte[n]“, sirupähnlich eingedickten Farbstofflösungen. „Von diesen Stammlösungen genügen 1–2 Tropfen auf 50 ccm Leitungswasser, so daß nach kräftigem Durchmischen mit einer Pipette eine gebrauchsfertige Lösung gewonnen wird, die nicht ausfällt.“<sup>26</sup> Die Eigenschaften der Farbstofflösungen variierte er durch Zusatz von Kalkmilch oder Borsäure. Mit den so „geänderten Bedingungen der Vitalfärbung“ änderte sich auch die „regionäre Verteilung der Farbstoffausscheidung“:<sup>27</sup> Abbildung 6.1b zeigt das Ergebnis eines Versuchs, bei dem 50 ml Prager Leitungswasser neben der Farbstoffstammlösung mit 30 Tropfen Kalkmilch versetzt wurde: Die „stärkste Farbstoffabscheidung“ erschien „in der innersten Schleife“, wobei der „vom Nephrostom abgehende schmale Schenkel keine Ablagerung von Farbstoffkristallen zeigt“.<sup>28</sup>

Bereits nach drei bis fünf Stunden sei das Färbeergebnis recht deutlich und nach 24 Stunden optimal. Gicklhorn hielt die Wasserflöhe in Versuchsgläsern mit jeweils 10 bis 15 Individuen und achtete darauf, dass sich diese färberisch „ganz gleichmäßig verhielten und mit minimalen individuellen Unterschieden alle ein einheitliches Bild boten“. Die Färbeergebnisse hielt er in Mikrofotografien fest. Dazu lähmte er die Tiere mit Chloralhydrat oder Kokain.<sup>29</sup>

24 Gicklhorn/Keller (1926b), S. 539.

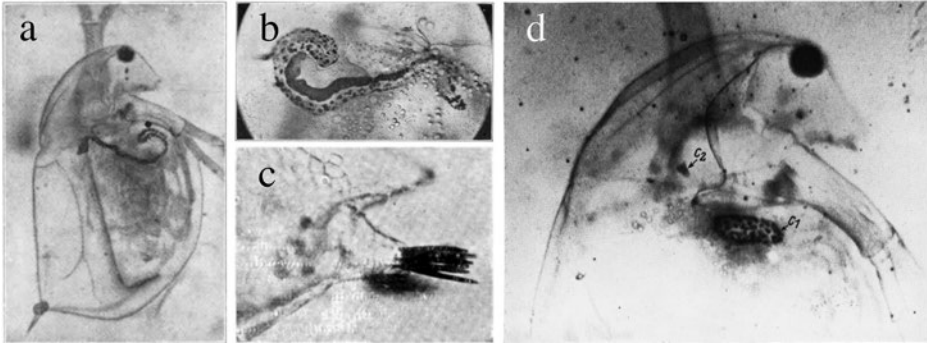
25 Gicklhorn/Keller (1924), S. 7.

26 Gicklhorn/Keller (1925a), S. 260.

27 Gicklhorn/Keller (1925a), S. 264.

28 Gicklhorn/Keller (1925a), S. 262.

29 Zur Bildpraxis der Mikrofotografie siehe Dufhues (2020).



**Abb. 6.1** Mikrofotografien lebendgefärbter *Daphnia magna*-Weibchen. Elektiv gefärbt sind (a, b) die Nephridialschleife, (c) die Riechstäbchen sowie (d) das Endsäckchen der Schalendrüse  $C_1$  und der Antennendrüse  $C_2$ . Nach Gicklhorn/Keller (1924), S. 4; (1925a), S. 261, 263 sowie Gicklhorn (1931b), S. 605.

Bis 1926 hatte Gicklhorn nicht weniger als 60 000 Wasserflöhe einzeln mikroskopiert.<sup>30</sup> Die *Daphnia*-Studien seien aber „nur der Anfang [...]“, um Mitarbeiter finden zu können“, erklärte er Linsbauer.<sup>31</sup> Tatsächlich arbeiteten ab Mai 1928 die Botaniker Ladislav Halík und Josef Pekarek sowie der Chemiker Emil Dejdár für Gicklhorn. Halík wandte das an *Daphnia* entwickelte Färbeverfahren auf Wassermilben an. Dejdár suchte und fand mit den von Gicklhorn bei *Daphnia* als einschlägig herausgehobenen Farbstoffen Brillantcresylblau, Methylenblau, Neutralrot, Eriocyanin und Vitalneurot in einem Dutzend weiterer Wasserfloharten die rudimentäre Antennendrüse.<sup>32</sup> Neben einer Vielzahl mikroskopisch kleiner Wasserkrebsarten und den Larven größerer Wasserkrebse färbten die Prager Forscher auch Einzeller wie *Amoeba terricola* und *Euglena cyclopicola* sowie größere Amphibien wie Feuersalamander und Bergmolche. Pekarek färbte die Nektardrüsen der Ackerbohne (Abb. 6.3, rechts).<sup>33</sup>

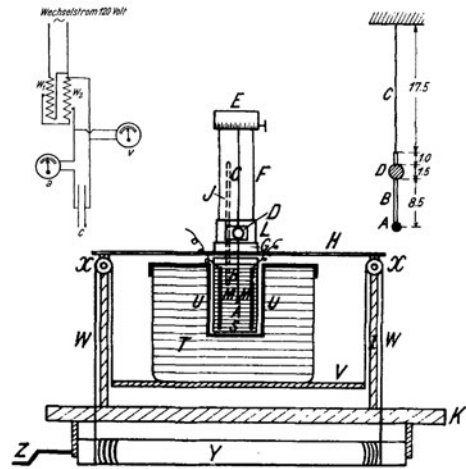
<sup>30</sup> Gicklhorn/Keller (1926b), S. 538.

<sup>31</sup> Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

<sup>32</sup> Dejdár (1930). Halík war ein Schüler des Botanikprofessors Bohumil Němec und 1925 promoviert worden, Registerbuch der Doktoranden der Deutschen Universität Prag (1924–1927), S. 2521, Sammlung Registerbücher der Deutschen Universität Prag, Inventur Nr. 6, AKU Prag. Dejdár hatte 1928 bei dem Chemiker Hans Leopold Meyer promoviert. Registerbuch der Doktoranden der Deutschen Universität Prag (1924–1931), S. 355, Registerbücher der Deutschen Universität Prag, Inventur Nr. 4, ebd.

<sup>33</sup> Pekarek war zuvor an der Universität Graz promoviert worden. Härtl (1978), S. 397.

Stärke . . . . .	11,6	Menschliches Blut . . .	85,5
Dextrin . . . . .	8,0	Menschliches Blutsrum	85,5
Casein . . . . .	8,0	Blutkuchen (nach Trock-	
Hämoglobin . . . . .	14,2	nen und Pulverisieren)	84,0
Cholesterin . . . . .	5,4	Pferdeserum . . . . .	85,0
Lecithin . . . . .	13,0	Diphtherieheilsrum . . .	85,5
Lecithin in Wasser emul-		Meerschweinchenserum .	85,2
giert		Inaktiviertes Serum	
Gew.-Proz.	DEK	1/2 Stunde erhitzt . .	83,4
0,075	77,5	1/2 Stunde geschüttelt	81,9
0,15	74	Fractionen des menschl.	
Pepsin in Wasser gelöst		Serum:	
Gew.-Proz.	DEK	Albuminfraktion . . . .	82,5
1	78,5	Globulinfraktion . . . .	85,2
2	76,0	Froschmuskelsubstanz .	83
Trypsin in Wasser gelöst		Gehirnsubstanz des Men-	
Gew.-Proz.	DEK	schen:	
0,25	81,5	graue . . . . .	85,0
0,5	84	weiße . . . . .	90,0
Kuhmilch . . . . .	66	Nervus opticus vom Rind	89
Sahne . . . . .	63	Gewebssubstanz grüner	
Eiweiß . . . . .	68	Blätter . . . . .	83
Eigelb . . . . .	60		



**Abb. 6.2** Links: Tabelle der von Fürth bestimmten DEK „biologisch wichtiger Substanzen“ aus Blüh (1926), S. 262. Rechts: Aufhänge-Vorrichtung für das Ellipsoid (A) mit dem kleinen Spiegelchen (D), Apparatur mit der zu messenden Flüssigkeit in Gefäß S und dem Kondensator aus den beiden Glasplatten (M) in der Mitte, sowie dem Schaltungsschema aus Pechhold (1927), S. 432, 433, 436.

### 6.1.2 Die Messung der physikalischen Eigenschaften von Kolloiden

Während Gickhorn und seine Mitarbeiter untersuchten, wohin verschiedene Farbstofflösungen in lebenden Organismen wanderten, entwickelte Fürth eine Reihe physikalischer Messverfahren. Nachdem Fürth für Keller bereits die DEK „biologisch interessanter“ Stoffe nach der zweiten drudeschen Methode bestimmt hatte (Abb. 6.2, links), schuf er mit dem Physikstudenten Otto Blüh eine Ellipsoidmethode zur Bestimmung der Dielektrizitätskonstante (DEK) von Flüssigkeiten (rechts). Dabei wurde die zu charakterisierende Flüssigkeit in ein homogenes elektrisches Feld zwischen zwei Kondensatorplatten gebracht, an die eine elektrische Wechselspannung angelegt war.<sup>34</sup> In die Flüssigkeit wurde ein an einem dünnen Quarzfaden befestigtes Ellipsoid gehängt, im 45°-Winkel zu den Kraftlinien. Aus der Ablenkung des Ellipsoids durch das Feld ließ sich die DEK der Flüssigkeit berechnen.<sup>35</sup> Die Bauteile und die Infrastruktur zum Betrieb der Apparatur stellte das Physikalische Ins-

<sup>34</sup> Siehe Schrödinger (1918), S. 178 für alternative DEK-Messmethoden. Die Auswahl der zu testenden Substanzen traf Keller aufgrund nicht weiter spezifizierter Kriterien.

<sup>35</sup> Fürth (1929d), S. 956–957, die Ablenkung wiederum wurde „mit Spiegel und Skala“ gemessen (D in Abb. 6.2).

titut zur Verfügung. Die Spannung von 125 Volt stammte aus dem Lichtleitungsnetz der Stadt Prag.<sup>36</sup>

Während die DEK-Messung Fürths und die Vitalfärbung Gicklhorns Domäne war, arbeiteten die beiden bei der Bestimmung der physikochemischen Eigenschaften von Farbstoffen zusammen.<sup>37</sup> Die Bestimmung dieser Eigenschaften war wichtig für die Interpretation der Färbeversuche. Die Bewegung der Farbstoffteilchen im Lebewesen hänge von verschiedenen Faktoren ab, erklärte Fürth; von dem im Lebewesen wirkenden elektrischen Feld, der brownischen Bewegung der Partikel und von der mechanischen Gangbarkeit des Mediums, die wiederum durch die Größe der Partikel bestimmt werde.<sup>38</sup> Also entwickelte die Arbeitsgruppe „Methoden, um die Teilchenladung und die Teilchengröße der zu verwendenden Farbstofflösungen vor dem eigentlichen biologischen Versuch möglichst rasch exakt und mit geringen Materialmengen“ bestimmen zu können.<sup>39</sup> Im *Prager Tagblatt* stand 1926 dazu:

Doktor Fürth hat sich seit drei Jahren, einer Anregung von physiologischer Seite folgend, bemüht, einen Apparat zu konstruieren, der die vermutlichen elektrischen Verhältnisse in lebenden Tier- und Pflanzenzellen an einem physikalischen Modell zu studieren erlaubt, nämlich ein sehr steiles Spannungsgefälle mit einer ganz minimalen Stromstärke vereint. Schließlich gelang es ihm, im Verein mit J. Gicklhorn, ein solches System aufzubauen, welches hauptsächlich dadurch charakterisiert ist, daß es statt Metallelektroden Elektroden aus sogenannten Halbleitern, aus angefeuchteter Schamotte, Glaspulver, Filtrierpapier u. dergl. verwendet.<sup>40</sup>

Die Eigenschaften der Farbstoffe sollten in einem „physikalischen Modellversuch“ bestimmt werden, die den Bedingungen der Vitalfärbung möglichst nahekommen.<sup>41</sup> Charakteristisch für die Verhältnisse im Lebewesen sei „das Vorhandensein von elektrischen Feldern kleiner Ausdehnung und außerordentlich großen Beträgen der Feldstärke, ohne daß dabei merkliche elektrische Ströme auftreten“, mutmaßte Fürth. Also verwendete er Elektroden aus Halbleitern mit einer Potenzialdifferenz von einigen hundert Volt. Aufgrund des hohen Widerstands der Halbleiter fließe trotz der hohen Spannung nur ein minimaler Strom durch die Flüssigkeit. Damit sei „das vollkom-

<sup>36</sup> Pechhold (1927), S. 436.

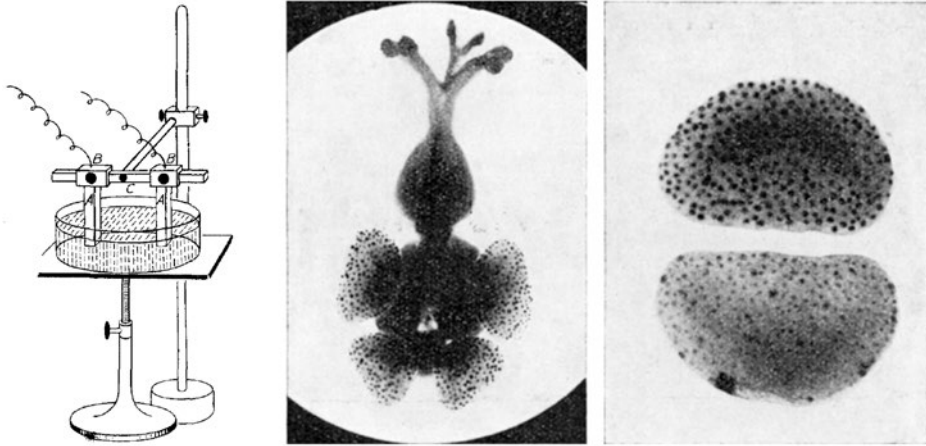
<sup>37</sup> Fürth (1925), S. 202, Fußnote 5 erklärte, Gicklhorn habe „hier im Institute“ Materialien auf ihre Eignung als Elektroden untersucht. In einer späteren gemeinsamen Publikation wurde Gicklhorn mit Fürth und Blüh dem Institut für Theoretische Physik der Deutschen Universität in Prag zugeordnet. Anfang der 1930er-Jahre studierten Gicklhorn und der Medizinstudent Hans Herbert Waelsch außerdem das Verhalten von Schraubenalgen und Wasserflöhen in Salzlösungen verschiedener Dielektrizitätskonstanten.

<sup>38</sup> Fürth (1929d), S. 953.

<sup>39</sup> Fürth (1929d), S. 953. Ebenso Fürth (1925), S. 200: „Um die Wirkung eines bestimmten Farbstoffes auf irgendein biologisches Objekt von vornherein voraussagen zu können, ist es natürlich in erster Linie notwendig, den Ladungssinn des Farbstoffes in der zum Färben zu verwendenden Lösung festzustellen.“

<sup>40</sup> *Prager Tagblatt* vom 16. Juni 1926, S. 6.

<sup>41</sup> Fürth (1925), S. 201.



**Abb. 6.3** Links: Skizze der Vorrichtung zur Bestimmung der elektrischen Ladung von Farbstoffteilchen mit zwei Elektroden, die in die Probenflüssigkeit eintauchen, aus Fürth (1925), S. 203. Mitte: „Elektive Ausfärbung der sezernierenden Stellen der Nektarien“ von *Euphorbia gerardiana*. Rechts oben: aktives Drüsenblatt. Rechts unten: „schon gealtertes Blütenblatt“, aus Pekarek (1929), S. 283.

mene Analogon zum histologischen Färberversuch“ geschaffen. Zur Bestimmung der Polarität der Farbstoffteilchen wurden Elektroden in die zu testende Farbstofflösung eingetaucht (Abb. 6.3, links).<sup>42</sup> Die Farbstoffteilchen, die zur Anode wanderten, waren negativ geladen, und jene, die an der Kathode anhafteten, positiv.

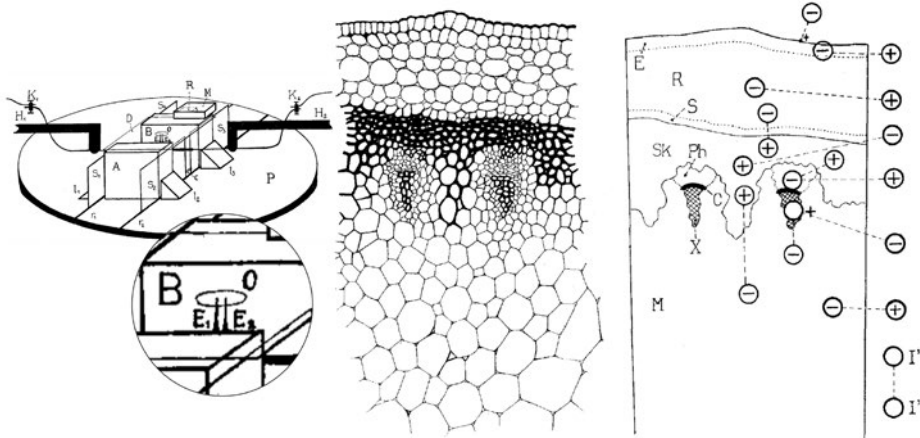
Weiter entwickelte Fürth ein Verfahren zur raschen und leichten Bestimmung des Dispersitätsgrads der Farbstoffe.<sup>43</sup> Die Teilchengröße der Stoffe wiederum leitete er über die Messung des Diffusionskoeffizienten her.<sup>44</sup> Wie bereits bei der Entwicklung der Methode zur Messung der Teilchenladung kümmerte sich Gicklhorn zusammen mit Alois Nistler darum, die von Fürth konzipierte Methode für den Gebrauch in der Biologie technisch zu optimieren.<sup>45</sup>

<sup>42</sup> Fürth (1925), S. 202. Gicklhorn/Fürth/Blüh (1926), S. 345 priesen die neue Methode als „direkten Modellversuch für den Mechanismus der elektrischen Adsorption von Farbstoffen an feste Körper“.

<sup>43</sup> Fürth (1927). Fürth/Ullmann (1927), S. 307 erklärten, man habe es durch die „entsprechende Wahl der Konzentration des Farbstoffes in der Hand, seinen Dispersitätsgrad innerhalb recht weiter Grenzen zu ändern und sich daher dem vorliegenden biologischen Objekt anzupassen“. 1927 legte Ullmann bei dem Pflanzenphysiologen Ernst Georg Pringsheim seine Doktorprüfung ab. Registerbuch der Doktoranden der Deutschen Universität Prag (1924–1931), Inventur Nr. 4, S. 247, AKU, Prag.

<sup>44</sup> Fürth (1929d), S. 954.

<sup>45</sup> Nistler (1929; 1931). 1932 promovierte Nistler bei Adalbert Liebus, der kurz zuvor zum Professor für Paläontologie ernannt worden war. Registerbuch der Doktoranden der Deutschen Universität Prag (1931–1936), Inventur Nr. 5, S. 102, AKU Prag. Diesen Mikrodiffrusionsapparat entwickelte Fürth später mit dem Chemiestudenten Rudolf Zuber weiter. Zuber wurde im Juni 1931 promoviert. Ebd., S. 14.



**Abb. 6.4** Links: Untersuchungskammer mit dem zwischen den zwei Elektroden  $E_1$  und  $E_2$  eingespannten Objekt O. Mitte: Querschnitt durch den Blütenstandstiel von *Primula obconica*. Rechts: schematische Skizze der Potenzialverteilung. C: Kambium, E: Epidermis, M: Mark, Ph: Phloem, R: Rindenparenchym, S: Stärkescheide, Sk: Sklerenchym, X: Xylem. Aus Gicklhorn/Umrath (1928), S. 243 und 249.

### 6.1.3 Messung des elektrischen Potenzials biologischer Strukturen

Um die Ergebnisse der indirekten Vitalfärbemethode zu „verifizieren“, nahmen die Prager Forscher außerdem „direkte Potentialmessungen“ vor.<sup>46</sup> Dazu legten sie an die Struktur, dessen elektrisches Potenzial ermittelt werden sollte, zwei feine Elektroden ( $E_1$  und  $E_2$  in Abb. 6.4, links) an.<sup>47</sup> Fürth verwendete Elektroden aus Leitern zweiter Klasse, die Gicklhorn herzustellen half.<sup>48</sup> Auf diese Weise ermittelten Gicklhorn und Umrath etwa, dass die Blattfläche von Primeln gegenüber den Nerven geladen sind, genauso wie die Seitennerven gegenüber dem Mittelnerv.<sup>49</sup> Dejdard wiederum fand, dass die Kiemenblättchen des Axolotls gegen Wasser negativ geladen sind.<sup>50</sup>

<sup>46</sup> Dejdard (1931), S. 437.

<sup>47</sup> Fürth (1929d), S. 952.

<sup>48</sup> Die Kapillarröhrchen wurden sehr fein ausgezogen, mit Agar-Agar gefüllt, und mit KCl versetzt, so dass diese leitfähig wurden. Für eine Beschreibung der Elektrodenherstellung siehe Dejdard (1929).

<sup>49</sup> Gicklhorn/Umrath (1928), S. 248–249. Umrath hatte in Graz bei Linsbauer zu elektrischen Potentialen an Pflanzen geforscht und war zum Doktor phil. mit Hauptfach Botanik und Nebenfach Physik promoviert worden. Härtl/Heran (1986), S. 5.

<sup>50</sup> Dejdard (1931), S. 447. Zur Verbreitung des Axolotls in europäischen Forschungslaboratorien siehe Reiß (2020).



Die Arbeitsgemeinschaft war am Zoologischen Institut der Deutschen Universität angesiedelt. Die Mitglieder der Gruppe arbeiteten aber auch in den Instituten für Theoretische und Experimentelle Physik, im Medizinisch-chemischen Institut sowie im Institut für Physiologie.<sup>51</sup>

## 6.2 Kellers Idee, Fürths und Gicklhorns Expertise

Die Aktivität der Arbeitsgemeinschaft konnte Keller finanzieren, weil er mit dem Mercy-Verlag ein sehr erfolgreiches Unternehmen leitete.

In 1920 and 1930 it appeared that all these good and lucrative dailies had secured the modest wants of a small family. From 1921 I worked with J. Gicklhorn, E. Dejdar, Reinh. Furth, Heinr Waelsch, H. Kaunitz and B. Schober and a dozen of others on the importance of static and galvanic electricity on the living cell.<sup>52</sup>

Keller fungierte nicht nur als Geldgeber der Arbeitsgemeinschaft. Wiederholt erwähnten seine Mitarbeiter in ihren Publikationen, er habe die Untersuchung inhaltlich angeregt.<sup>53</sup> Keller hatte die Arbeitsgemeinschaft aus dem Wunsch heraus gegründet, seine Ideen zu den in Lebewesen wirkenden elektrischen Kräften empirisch zu stützen.

51 Gicklhorn/Umrath (1928), S. 257 bedankten sich bei dem Leiter des Instituts für Physiologie Armin Tschermak für den zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz, die Instrumente und die Förderung. Im Medizinisch-chemischen Institut entstand die Arbeit von Waelsch/Kittel (1934). Dem Zoologischen Institut stand Carl Isidor Cori vor, der die Deutsche Universität Prag in den Jahren 1925/26, 1928/29 und 1930/31 als Rektor leitete. An der Wiener Universitätsklinik prüften außerdem die Mediziner Bruno Schober und H. Kaunitz „einer Anregung von Keller und Gicklhorn folgend“ eine Reihe von chemischen Verbindungen auf ihre durchlässigkeitssteigernde oder -hemmende Wirkung. Roller/Schober (1937), S. 547.

52 Keller, „Prague 1888“, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York. Neben dem *Prager Tagblatt*, der größten liberal-demokratischen deutschsprachigen Tageszeitung der Tschechoslowakei, gab Keller die *Neue Morgenpost*, die *Neue Leipziger*, die *Morgenzeitung* und das *Aussiger Tagblatt* heraus sowie das *Überlandblatt*, das ihn aufgrund der hohen Auflage zum „weitaus erfolgreichste[n] und ertragreichste[n]“ Provinzverleger machte. Die *Neue Leipziger*, eine populäre Ausgabe des *Leipziger Tagblatts* wurde Keller zufolge in einer Auflage von 140 000 Exemplaren gedruckt. Unter Kellers Leitung stieg das *Prager Tagblatt* „zu einem der wichtigsten deutschsprachigen Blätter überhaupt auf“ und erreichte eine Auflage von 63 000. Madeja (1991), siehe auch Röder/Strauss (1980), S. 359. Durch die Verlegertätigkeit sei Keller in den Jahren der tschechoslowakischen Republik ein wichtiger Faktor in der Innen- wie der Außenpolitik gewesen, so Kisch (1960), S. 17. Er habe „mit den führenden Persönlichkeiten des alten Oesterreich und des Nachkriegseuropas in persönlichem Kontakt“ gestanden. Zu seinem Wirken als Verleger und Wissenschaftler in der Zwischenkriegszeit schrieb Keller später, er sei das informelle Oberhaupt des Prager Syndikats der Zeitungsverleger gewesen, sowie der „Leiter eines mittelgroßen, sehr bekannten Laboratoriums“. Keller, „Liebe aus Gefälligkeit“, S. 9, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York.

53 Zum Beispiel schrieben Gicklhorn/Fürth/Blüh (1926), S. 346: „Die Anregung zu diesen Versuchen verdanken wir Herrn R. Keller, der, von physiologischen Tatsachen ausgehend, aus seiner Theorie eine Reihe der aufgefundenen Erscheinungen [...] vorausgesehen hat.“ Gicklhorn schrieb in seinem Brief an Linsbauer vom 20. Mai 1925, er beziehe Lob an seiner Arbeit nicht auf sich, „sondern auf die Sache [...], bzw. Herrn Keller [...], dem in der Tat gute 60 % gebühren“. NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

Für dieses Vorhaben brauchte er Mitstreiter mit physikalischer und biologischer Expertise. In Fürth und Gicklhorn fand er zwei geeignete und motivierte Mitarbeiter. Um besser zu verstehen, wie die drei zusammenfanden, betrachten wir im Folgenden deren Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten in den frühen 1920er-Jahren.

### 6.2.1 Kellers Thesen ohne empirische Grundlage

Die Elektrizität, war Keller überzeugt, ist „eine der wirksamsten Zellkräfte“.<sup>54</sup> Freimütig gab er zu, er würde am allerliebsten „so ziemlich alle unerklärten Lebenserscheinungen auf [...] elektrische Ladungen“ zurückführen.<sup>55</sup> Noch sei dies allerdings nicht möglich. Zu wenig wisse man über die „besonderen räumlichen Energieverteilungen der lebenden Zelle“. All dies schrieb Keller in seiner 1918 erschienenen Monografie *Die Elektrizität in der Zelle*.<sup>56</sup> Eine Methode zum Studium der „Polaritäten der vitalen Zelle“ sei indes noch zu entwickeln. Als dringendste Aufgabe der physikalischen Zellchemie erschien ihm die „Erforschung der Elektrizitätsverteilung in der lebenden Zelle, eine Art Zellelektrohistologie“. Es brauchte also vor allem eine Methode des mikroskopischen Elektrizitätsnachweises an lebenden Zellen.<sup>57</sup>

Nun war Keller weder auf physikochemischem noch auf physiologischem Gebiet Experte. Nachdem er Ende der 1880er-Jahre die Prager Handelsakademie durchlaufen hatte, arbeitete er als Buchhalter in einer Lederfabrik und dann als Agent einer Dresdener Reederei.<sup>58</sup> War die Elbe im Winter zugefroren, hatte er „überhaupt nichts zu tun“ und verdiente „300 Goldmark monatlich für nichts“.<sup>59</sup> Er verbrachte seine Zeit dann in Bibliotheken und Hörsälen, um sich in Ökonomie weiterzubilden. Gleichzeitig besuchte er Labore und studierte bei Johannes Gad Physiologie. Außerdem gab es in Prag „a world famous plant physiologist H. Molisch who hated my liberal ideas but felt himself obligated to teach me the technique of the microscope“.<sup>60</sup> Während seine

54 Keller (1918), S. 1.

55 Keller (1918), S. 21.

56 Keller (1918), S. 102.

57 Keller (1918), S. 1.

58 Keller, „Vorväter und erste Jugend“, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York. Sein Chemielehrer Ludwig Ausserwinkler habe ihm in seinem letzten Schuljahr 1891 „eine grosse Zukunft als Chemiker“ vorausgesagt. Diese Vorhersage sei „nicht im Geringsten eingetroffen“. In „Prague 1888“ schrieb Keller über Ausserwinkler, der gleichzeitig als Professor für Chemie und Warenkunde an der Technischen Hochschule in Prag arbeitete: „Ausserwinkler took me as his adlatus in the laboratory, where I had to prepare his experiments. I owe him very much. He took me also into his large lab in the technical German university in Prague in Husgasse and introduced me to Pulus, professor for electricity and Storch the physico chemist.“ Sein Vater habe ihn gezwungen, eine Laufbahn als Geschäftsmann einzuschlagen, schrieb Keller weiter. Auf seine Bitte, ihn studieren zu lassen, habe der Vater entgegnet: „Wenn Du viel Geld verdienst, kannst Du Wissenschaft betreiben, so viel Du willst.“

59 Keller, „Das Gegentheil von einem Don Juan“, S. 8, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York.

60 Keller, „Prague 1888“, ebd.

zoologischen Experimente bei Gad enttäuschend verlaufen seien, habe er mehr Erfolg bei Hans Molisch gehabt.<sup>61</sup> Er habe ein Mikroskop und später ein Quadrantelektrometer gekauft und in Raten abbezahlt. Damit habe er ab 1896 experimentiert und dabei festgestellt, dass sich Farbstoffe wie Methylenblau und Fuchsin anders verhalten als gemeinhin angenommen.

Generated methylene blue was not simply a base, as described in all text books[;] in diluted solutions it acted as a molecule and went with its mantle of water molecules to the anode, to the contrary of the theory, the acidic acid fuchsin went in alkali to the anode, the (+) electrode, in acid to the cathode, the (-) electrode.<sup>62</sup>

Dass sich kleine in einer Flüssigkeit suspendierte Teilchen, etwa Farbstoffpartikel, durch elektrischen Strom zur Anode oder Kathode hin bewegen, war bekannt.<sup>63</sup> In der Tat entsprach es der Lehrmeinung, dass in Flüssigkeit gelöste basische Farbstoffkolloide positiv geladen sind und saure Farbstoffe negativ.<sup>64</sup> Basische Farbstoffkolloide wandern zur Kathode, so die Erwartung, und negativ geladene saure Farbstoffkolloide zur positiv geladenen Anode. Die von Keller in ein elektrisches Feld gebrachten Farbstoffpartikel verhielten sich seiner Darstellung nach anders. Allerdings habe sich niemand für seine „fundamentalen Experimente“ interessiert.<sup>65</sup>

Neben Farbstofflösungen untersuchte Keller auch viele verschiedene Pflanzen und Tiere in unterschiedlichen Lebensumständen. In ihren Zellen glaubte er, elektrolytische Ströme zu beobachten: „It was always the same since 1898, the cell currents were electrolytic not neutralizing currents.“ Auch diese Funde habe die Fachwelt ignoriert.<sup>66</sup> Er war kurz davor, das Thema ganz ruhen zu lassen, als ihn der Münchner Verleger

61 Keller, „There is nearly no ‚secretion‘ in plants and little in animals“, Keller Collection, Box 1, Ordner 2, ebd. In „Das Gegenteil von einem Don Juan“, S. 8, erzählte Keller: „Ich wurde ein ständiger Gast in Forschungslaboratorien, hauptsächlich bei Molisch, Alfr. Kohn und von Tschermak, leistete mir für billiges Geld einen Dr. Folgerer, der mich zum Mikroskopiker abrichtete[;] später in Alfr. Kohns Histologischem Institut wurde ich ein Mikrobiologe [...]. Ich [...] wollte ein gebildeter Mensch sein, studierte ägyptische Geschichte, slawische Geschichte, Nationalökonomie unter Friedrich von Wieser und Fr. Zuckerkanndl.“ Keller Collection, Box 1, Ordner 3, ebd.

62 Keller, „Prague 1888“, nicht paginiert, ebd.

63 Picton/Linder (1892) hatten gezeigt, dass kolloidale Partikel, wenn sie in ein elektrisches Feld geraten, zu einer der beiden Elektroden wandern.

64 Bernstein (1912), S. 183 erläuterte: Die positive Ladung der Basen könne man daraus ableiten, „daß aus ihnen ihre negativen HO<sup>-</sup>-Ionen in das Dispersionsmittel hinein dissoziieren, die negative Ladung der Säuren dagegen daraus, daß dies mit ihren positiven H<sup>+</sup>-Ionen geschieht“.

65 Keller, „Prague 1888“, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York. 1898 hatte Keller seine Funde in der Zeitschrift *Landwirtschaftliche Versuchstationen* publiziert, unter seinem ursprünglichen Namen Rudolf Kohn. Seine „elektrolytische Theorie des aufladenden gleichsam akkumulatorischen Stromes“ sei für die „Mehrzahl der Botaniker unverständlich“ geblieben. Diese hätten sich „mit rein chemischen oder morphologischen Untersuchungen“ beschäftigt und elektrische Kräfte „nicht verstanden“, „mit kaum verhüllter Abneigung“ betragen oder ignoriert, schrieb Keller in „Liebe aus Gefälligkeit“, S. 7B, ebd.

66 Keller, „Prague 1888“, nicht paginiert, ebd.: „About 1903 I felt very unhappy that my attempts to tell to the biologists my ideas were perfectly ignored and all my work was disregarded.“

Georg Hirth energisch ermutigte, seine Versuche erneut aufzunehmen. Auch einige andere Forscher hätten sich für seine Hypothesen interessiert. Alle seien sich indes einig gewesen, dass Keller sich der „experimentellen Durcharbeitung“ seiner Ideen widmen sollte.<sup>67</sup>

Weniger konstruktiv äußerte sich der Chemiker Ernst Wilke zu einer der frühen Arbeiten Kellers. Ein „gesunder Dilettantismus“ sei in der Wissenschaft grundsätzlich „nicht von der Hand zu weisen“. Schließlich könne ein unbefangener Laie einen „intuitiven, sehr wertvollen Gedanken dem exakten Forscher zur Verfügung stellen“.<sup>68</sup> Kellers Schrift *Ueber elektrostatische Zellkräfte und mikroskopischen Elektrizitätsnachweis* werde aber die unter Biolog\*innen „ohnehin bestehenden unrichtigen Auffassungen“ nicht korrigieren, sondern eher noch mehr Verwirrung stiften. Keller lasse „seiner zügellosen Phantasie freien Lauf“, „ohne sich darüber klar zu werden, ob seine Prämissen mit den Erfahrungen der exakten Forscher in Einklang zu bringen sind“. Es sei nur zu befürchten, dass dem Inhalt der Schrift „eine nicht verdiente Aufmerksamkeit“ geschenkt werde.<sup>69</sup> Wilke mahnte, in den exakten Wissenschaften sei es bisher Brauch, „nur solche Ideen den weiteren Kreisen der Fachgenossen zu kommunizieren, welche durch hinreichende experimentelle oder exakte theoretische Studien, wenn auch nicht bewiesen, so doch mindestens begründet“ seien.<sup>70</sup>

Keller war also mehrfach aufgefordert worden, empirische Belege für seine Thesen zu liefern. Trotz seiner Bemühungen war er bis 1918 „jedoch zu keiner annähernd zuverlässigen Methode gelangt“.<sup>71</sup> Er wollte beweisen, dass „in vielen Fällen die Elektrizitätsladungen, nicht die chemischen Zellbausteine die Färbung bewirken“.<sup>72</sup> Die Versuche seien aber zumeist im ersten Anlauf missglückt. In zahlreichen Experimenten habe er auf die Ladung der Zellkerne geachtet, sei aber immer wieder enttäuscht worden angesichts der „schwache[n], schwankende[n] elektrische[n] Polarität bei den vegetativen Zellen“.<sup>73</sup> Gleichzeitig kritisierte Keller die Forderung, „daß jede neue Anschauung, die Veröffentlichung beansprucht, sich vorher experimentelle Belege“ verschaffen müsse. Er hielt die Forderung für eine „eiserne Gewohnheit, die den Zwangs-

---

67 Keller (1918), S. 181–182. Wie Keller arbeitete Hirth nicht als Naturwissenschaftler, sondern als Journalist und Verleger. Auch er interessierte sich für die Übertragung der Elektrizitätslehre auf die Biologie. 1910 publizierte er eine „Programmschrift für Naturforscher und Aerzte“ mit dem Titel *Der elektrochemische Betrieb der Organismen, die Salzlösung als Elektrogenet und der elektrolytische Kreislauf mit dem Gehirn als Zentrale*.

68 Wilke (1912), S. 726.

69 Wilke (1912), S. 727.

70 Wilke (1912), S. 726.

71 Keller (1918), S. 93.

72 Keller (1918), S. 17.

73 Keller (1918), S. 16. Keller erwähnte zudem „jahrelang fortgesetzte vergebliche Versuche, die Wege der elektrischen Reizleitung in Pflanzen aufzudecken“ (S. 17).

charakter eines priesterlichen Rituals angenommen hat“ und sah nicht ein, warum die fehlenden experimentellen Belege die Bedeutung seines Beitrags schmälern sollten.<sup>74</sup>

Keller sah aber ein, dass ihm technische Fähigkeiten und einschlägiges Wissen fehlten.<sup>75</sup> Eine elektrohistologische Methode konnte er 1918 nicht vorweisen – trotz seiner „jahrelangen, immer wieder unterbrochenen Versuche“.<sup>76</sup> Gleich auf der ersten Seite seines Buches drückte er deshalb die Hoffnung aus, seine Studien könnten „in den Händen besser unterrichteter und geschickterer Experimentatoren sich zu einer zuverlässigen Untersuchungsmethode entwickeln“. Der Gedanke, sein Vorhaben von Forschern mit den dazu benötigten Kompetenzen realisieren zu lassen, konkretisierte sich Anfang der 1920er-Jahre, als die Kritik an seinen Versuchen nicht abbriss.<sup>77</sup>

Im Gegensatz zu Keller hatten Fürth und Gicklhorn eine gründliche naturwissenschaftliche Ausbildung durchlaufen. Was aber reizte die beiden daran, den viel kritisierten Keller dabei zu unterstützen, eine elektrohistologische Arbeitsmethode zu entwickeln?

### 6.2.2 Gicklorns histologische Expertise

Während Fürth Anfang der 1920er-Jahre schon als Privatdozent arbeitete, war der zwei Jahre ältere Gicklhorn noch nicht einmal promoviert. Ab 1909 hatte er an der Universität Wien Naturgeschichte, Physik und Chemie studiert und an Molischs Pflanzenphysiologischem Institut gearbeitet, zunächst als Demonstrator und ab 1912 als Assistent.<sup>78</sup> Auf diesem Weg habe er „experimentell pflanzenphysiologische, mikrochemische und bakteriologische Arbeitsmethoden“ von Grund auf erlernt.<sup>79</sup> Bevor Gicklhorn sein Studium abschließen konnte, wurde er 1916 in die österreichisch-ungarische Armee eingezogen. Nach Kriegsende zog er nach Graz, wo er an dem von Linsbauer geleiteten Pflanzenphysiologischen Institut „wissenschaftliches Zeichnen und Reproduktionstechnik“ unter-

<sup>74</sup> Keller (1918), S. 2 schrieb Keller: „Ich bin mir bewußt, daß ich manches Unrichtige und manches Unbewiesene behaupte, aber ich bin dessen ungeachtet ganz sicher, daß in meinen Darlegungen und Experimenten Vieles enthalten ist, was von Bedeutung ist und bisher übersehen wurde.“

<sup>75</sup> Keller (1918), S. 76. Man könne nicht erwarten, dass „jeder Mensch, dessen Hirn spezialisiert ist für das Erfassen neuer Ausblicke, für Zusammenhänge getrennt arbeitender Wissenschaften“, „die Zeit, die Mittel oder das technische Geschick und auch die spezialistische Erziehung [hat], um erfolgreich Experimente unternehmen zu können“.

<sup>76</sup> Keller (1918), S. 1.

<sup>77</sup> Bethe (1920), S. 13 erschien Kellers (1919) Versuchsverfahren „wenig geeignet, zu klaren Resultaten zu führen“.

<sup>78</sup> Anonymus (1911), S. 47 und (1913), S. 48 sowie Gicklhorn, „Curriculum vitae“, 22. Juni 1946, S. 1, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien. Laut Röhrich (1968), S. 12 hatte Gicklhorn bei Richard von Wettstein und Friedrich Vierhapper (Botanik), Karl Grobben und Hans Przibram (Zoologie), Waldemar Goldschmidt (Anatomie), Ernst Lecher (Physik) und Zdenko Skraup (Chemie) studiert.

<sup>79</sup> Gicklhorn, „Ueber meine wissenschaftliche Laufbahn und Arbeit“, S. 2, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

richtete. Daneben forschte er „vorwiegend mikrobiologisch und [zu] Fragen der experimentellen Zellforschung“. In Graz lernte Gicklhorn die „Begründer der Mikrochemie“ Fritz Pregl und Friedrich Emich kennen, bei denen sich einige Jahre später auch Thimann weiterbilden sollte, und gewann „weitere und vertiefte Ausbildung besonders in methodischer Hinsicht“. Nach einer weiteren Zwischenstation in Zagreb zog Gicklhorn 1923 nach Prag, um an der Deutschen Universität sein Studium abzuschließen.<sup>80</sup>

Bald nach seiner Ankunft in Prag lernte Gicklhorn Keller kennen. Dieser war auf der Suche nach einem Mitarbeiter an das Zoologische Institut herangetreten, und Professor Franz Wagner von Kremsthal verwies ihn an Gicklhorn, der Kellers Stellenangebot begeistert annahm.<sup>81</sup> Gicklhorn verfügte über eine Reihe von Fähigkeiten, die für Kellers Vorhaben essenziell waren: Er war ein geübter Histologe, wohingegen Keller seine eigenen histologischen Kenntnisse für zu oberflächlich hielt, um sichere Experimente durchführen zu können.<sup>82</sup> Außerdem besaß Keller „noch lange nicht jene Fertigkeit und Erfahrung in der mikroskopischen Technik“, „die das Arbeiten sehr erleichtert“.<sup>83</sup> Gicklhorn hingegen war an den Pflanzenphysiologischen Instituten in Wien, Graz und Zagreb aufgrund seiner Expertise im Umgang mit dem Mikroskop angestellt worden.<sup>84</sup> Zuletzt war Gicklhorn, ganz anders als Keller, ein begabter Zeichner.<sup>85</sup>

Für Gicklhorn bedeutete die Anstellung bei Keller die Sicherung des Lebensunterhalts. In einem Brief berichtete er Linsbauer, frei von materiellen Sorgen zu sein, da er „mehr als die o. ö. Professorengehalte habe und studentenhaft bescheiden lebe“.<sup>86</sup> Keller stellte ihm ein gut eingerichtetes Labor mit einer vollständigen modernen Fotoausrüstung zur Verfügung, sodass Gicklhorn unter guten Bedingungen forschen konnte.<sup>87</sup> Mit dem Einfluss von Farbstofflösungen auf Pflanzenzellen hatte er sich bereits in Wien befasst.<sup>88</sup> Die Aussicht, mit physikalisch-chemischen Methoden zu arbeiten, dürfte

<sup>80</sup> In Zagreb arbeitete Gicklhorn zunächst als Präparator am Botanisch-physiologischen Institut und dann als Assistent am Institut für Allgemeine Experimentelle Pathologie und Pharmakologie der Medizinischen Fakultät.

<sup>81</sup> Tautz (1980), S. 86, nach Erinnerungen von Gicklorns Witwe Renée.

<sup>82</sup> Keller (1918), S. 10. Keller war zudem farbenblind und klagte, er sei „dadurch sehr irreführenden und zeitraubenden Täuschungen ausgesetzt gewesen“ (S. 100).

<sup>83</sup> Keller (1918), S. 100.

<sup>84</sup> In Graz leitete Gicklhorn etwa die Veranstaltung „mikroskop. Demonstration interessanter Mikroorganismen“, wie das *Neue Grazer Morgenblatt* vom 4. Juli 1920, S. 4, angekündigte.

<sup>85</sup> Er hatte beispielsweise sämtliche Zeichnungen für Molischs *Mikrochemie der Pflanze* angefertigt, wofür ihm Molisch (1913), S. iv dankte. In „Ueber meine wissenschaftliche Laufbahn [...]“ vom 22. Juni 1946, S. 1, erklärte Gicklhorn, er habe schon in der Mittelschule eine „gründliche Vorschulung mit allen technischen Fertigkeiten im Mikroskopieren und Zeichnen, Sezieren, Uebung und Erfahrungen im Bestimmen von Tieren und Pflanzen“ genossen. Dies habe ihm erlaubt, schon im zweiten Studiensemester unter Molisch wissenschaftlich zu arbeiten. PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien. Keller hingegen schrieb in „Alfred Kohn“, S. 2, er habe sehr viel von Kohn gelernt, wenn er „auch niemals sein zeichnerisches Geschick auch nur annähernd erreichte“. Keller Collection, Box 1, Ordner 4, LBI New York.

<sup>86</sup> Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

<sup>87</sup> Tautz (1980), S. 87.

<sup>88</sup> Gicklhorn (1914).

Gicklhorn kaum abgeschreckt haben, denn schon in seiner Wiener Studienzeit hatte er sich „viel mit Chemie und Physik beschäftigt“.<sup>89</sup> In seiner Publikation von 1914 zitierte er neben pflanzenphysiologischen und zoologischen Werken auch biochemische Arbeiten Carl Neubergs, Victor Grafes und Friedrich Czapeks sowie Rudolf Höbers *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe*.<sup>90</sup> Die Ausarbeitung neuer Untersuchungsmethoden muss Gicklhorn als attraktives Forschungsziel erschienen sein, zumal sich Molisch, Pregl und Emich selbst auf dem Gebiet profiliert hatten.<sup>91</sup> Selbst zu Kellers konkretem Vorhaben gab es in Gicklorns Umfeld wohlwollende Stimmen. Sein Freund Friedl Weber schrieb 1921, für die Elektrophysiologie scheine „nunmehr eine verheißungsvolle neue Periode anzubrechen“.<sup>92</sup> Zwar kritisierte auch er, dass in Kellers Arbeiten „das experimentell ermittelte Tatsachenmaterial in einem gewissen Mißverhältnis zu dem kunstvoll aufgetürmten Hypothesengebäude steht“. Kellers Idee, die Methode der Vitalfärbung zu verbessern, fand Weber aber interessant. Traditionellerweise wurden Zellen erst nach der Anfertigung der Gewebeschnitte eingefärbt. Dieses Vorgehen hatte der deutsche Mediziner Paul Ehrlich Mitte der 1880er-Jahre kritisiert: Wollte man etwas über die Eigenschaften lebender Zellen lernen, müsse man die Gewebe „auf der Höhe ihrer Function tingieren, d. h. den Färbungsact in den Organismus selbst verlegen“.<sup>93</sup> Ehrlich war es gelungen, mit Methylenblau das Nervengewebe lebender Frösche, Kaninchen und Krebse einzufärben.<sup>94</sup> Keller wiederum behauptete, die Kathoden und Anoden pflanzlichen Gewebes gefärbt zu haben. Weber fand es deswegen begrüßenswert, „wenn noch von anderer fachmännischer Seite die Bearbeitung dieses Gebietes in Angriff genommen würde“. Er schlug vor, das Projekt in Form einer interdisziplinären Kooperation umzusetzen. Die „vielversprechende bioelektrische Forschungsrichtung [dürfte] sehr gewinnen durch Zusammenarbeiten verschiedener Spezialisten“.<sup>95</sup>

<sup>89</sup> Gicklhorn, „Ueber meine wissenschaftliche Laufbahn und Arbeit“ von 1946, S. 2, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

<sup>90</sup> Gicklhorn (1914), S. 1273.

<sup>91</sup> Pregl erhielt 1923, also im Gründungsjahr der Arbeitsgemeinschaft, den Chemie-Nobelpreis „für die von ihm entwickelte Mikroanalyse organischer Substanzen“. Molisch hatte die Bedeutung histologischer Untersuchungen für die Biologie wiederholt betont. In dem von Gicklhorn illustrierten Werk schrieb Molisch (1913), S. 5: „[A]us der Lokalisation einer Substanz und aus der Anordnung der Teile innerhalb der Zelle oder Gewebe kann man oft auf den Ort der Entstehung des Körpers, auf die Funktion eines Zellbestandteils und manche andere Beziehung der Teile zueinander schließen.“

<sup>92</sup> Weber (1921), S. 254.

<sup>93</sup> Ehrlich (1886), S. 49. Auch bei der Vitalfärbung mussten die Organismen in der Regel getötet werden, um das Färbergebnis mikroskopisch untersuchen zu können. Bei den von Gicklhorn studierten Wasserflöhen war dies allerdings nicht der Fall. Paul Ehrlich war Fritz Weigerts Onkel und Paul Karrers Mentor.

<sup>94</sup> Methylenblau war wie die anderen Stoffe, die sich in den Folgejahren als „Vitalfarben“ bewährten, kein natürliches Pigment wie etwa der Sehpurpur oder die Anthocyane, sondern ein synthetisch hergestellter Farbstoff. Zur Synthese der Farbstoffe Methylenblau, Eosin und Malachitgrün in den 1870er- und 1880er-Jahren durch Heinrich Caro siehe Reinhardt/Travis (2000).

<sup>95</sup> Weber (1921), S. 255. Dem Einzelnen sei es „heute nur mehr selten möglich, sowohl auf biologischem Gebiete sich gleichzeitig die nötige gründliche Vertrautheit mit dem Fachwissen in theoretischer und methodischer Hinsicht anzueignen“.

### 6.2.3 Fürths Faible für physikalische Messverfahren

Schon vor Gicklhorns Ankunft in Prag hatte Keller die Dienste des Physikers Fürth in Anspruch genommen. Fürth arbeitete zu der Zeit als Assistent in der Abteilung für Theoretische Physik an der Deutschen Universität Prag.<sup>96</sup> Er war nicht nur materiell weniger abhängig von Keller als Gicklhorn, er glaubte auch nicht, inhaltlich auf die Ergebnisse biologischer Untersuchungen angewiesen zu sein. Dennoch half er Keller und Gicklhorn dabei, bestimmte physikalische Eigenschaften kolloider Systeme zu untersuchen. Einerseits förderte er gerne den Einsatz physikalischer Methoden in der biologischen Forschung, andererseits war die Untersuchung, die Keller und Gicklhorn vorschwebte, aus physikalischer Sicht interessant, ganz unabhängig davon, ob deren biophysikalisches Projekt gelang oder nicht.

Fürth war ein im theoretischen wie im praktischen Teil des Fachs versierter Physiker. Von 1912 bis 1916 hatte er in Prag Experimentelle und Theoretische Physik sowie Mathematik studiert und Vorlesungen bei Anton Lampa, Gerhard Kowalewski und Philipp Frank gehört. Frank habe sein Interesse an Albert Einsteins Arbeiten zur statistischen Mechanik, insbesondere der brownischen Bewegung, geweckt: „This field fascinated me so much that I soon started research work in it myself.“<sup>97</sup> Als sich im Zuge des Ersten Weltkriegs die Abteilung für Experimentelle Physik fast vollständig leerte, übernahm Fürth Lehraufträge und Laborarbeiten.<sup>98</sup> Als Doktorarbeit legte er im Sommer 1916 eine „Spektralphotometrische Untersuchung der Opaleszenz eines binären Flüssigkeitsgemisches“ vor.<sup>99</sup> Nach der Promotion wurde Fürth Franks Assistent. In einem Brief an Einstein erklärte er, das Physikalische Institut stehe seit Lampas

<sup>96</sup> Seit 1882 gab es in Prag zwei Universitäten; die Česká univerzita Karlo-Ferdinandova und die Deutsche Karl-Ferdinands-Universität. Laut Bečvářová (2015), S. 42 hatte die Wiener Regierung die Deutsche Universität bevorzugt behandelt: „It was given better buildings, larger part of libraries, all seminars and better organized places than the Czech University in Prague“. Gicklhorn, Keller und Fürth gehörten der deutschsprachigen Minderheit in der 1918 neugegründeten Tschechoslowakei an. Keller und Gicklhorn waren beide in Böhmen geboren, der erste in Schlackenwerth, der zweite in Naketendörfles. Fürth war in Prag geboren und aufgewachsen.

<sup>97</sup> Fürth (1980), S. 20. Siehe auch Fürth, zitiert in Blackmore/Itagaki/Tanaka (2001), S. 67: „I remember in particular the courses [Frank] gave on probability theory, statistical mechanics, and kinetic theory, subjects that I found so fascinating that they have occupied my main interests ever since.“

<sup>98</sup> Fürth (1965), S. xiv.

<sup>99</sup> Registerbuch der Doktoranden der Deutschen Karls-Ferdinands-Universität in Prag (1904–1924), S. 348. Sammlung Registerbücher der Deutschen Universität Prag, Inventar-Nr. 3, AKU Prag. Fürths Doktorvater war Anton Lampa. Die in seinem zweiten Hauptfach Mathematik eingereichte Arbeit examinierte Prof. Georg Pick. Buch der Prüfungsprotokolle, Band IV, S. 31, Prüfungskommission für die Gymnasial-Lehre der Deutschen Universität Prag, Signatur 1/4, ebd. Fürth (1965), S. xiv beschrieb, wie er auf sein Promotionsthema kam. Frank habe ihm vorgeschlagen, mit den Instrumenten zu arbeiten, die Einsteins Vorgänger Ferdinand Lippich im Institut zurückgelassen hatte: „Frank himself had no inclination to undertake experimental work but was anxious to put the facilities of his Department to some good use.“ Von dem Phänomen der Opaleszenz, das Fürth in der Folge studierte, hatte er in der Monografie *Atoms* von Jean Perrin (1916) gelesen.



Weggang 1918 unter seiner „Quasileitung“.<sup>100</sup> Weil Frank bevorzugt alleine arbeitete, konnte Fürth seine Forschung frei gestalten: „[H]e gave me every support and complete freedom to do what I liked within the narrow limits of the Department's facilities.“<sup>101</sup> Fürth entwickelte seine Arbeiten zur brownischen Bewegung weiter und wurde 1919 habilitiert.<sup>102</sup>

Einblicke in seine Forschungsziele und methodologischen Vorstellungen bietet sein 1920 erschienenes Büchlein zu den mathematisch-wahrscheinlichkeitstheoretischen Grundlagen der Schwankungstheorie. Die besprochenen Untersuchungen eigneten sich, „auf exakt experimenteller Basis zu einer sicheren Erkenntnis des Mikrokosmos von Materie, Elektrizität und Strahlung zu gelangen“.<sup>103</sup> Fürth interessierte sich für die „neuen Anschauungen“ der Physik, nach denen sich „die Struktur eines Körpers ebenso wie die einer Strahlung durch die Struktur eines elektromagnetischen Feldes beschreiben“ lassen.<sup>104</sup> Der Nachweis der empirischen Adäquanz dieser Beschreibung sei noch zu erbringen. Weil der Mikrokosmos der Moleküle, Atome und Elektronen den menschlichen „Sinnen bis jetzt auf direktem Wege noch nicht zugänglich“ sei, müssten geeignete Beobachtungsmethoden entwickelt werden. „Sache der Experimentierkunst wird es sein“, so Fürth, „durch Verfeinerung der Beobachtungsmethoden das, was bis jetzt vielfach nur als theoretischer Ansatz existiert, auf seine Richtigkeit zu prüfen und so unsere Kenntnis vom Mikrokosmos bis zur Grenze der Möglichkeit zu erweitern.“<sup>105</sup>

Im Herbst 1920 plante Fürth die Entwicklung eines Verfahrens zur Bestimmung des Elementarquantums.<sup>106</sup> Etwa zur selben Zeit bat Keller Fürth, für ihn die Dielektrizitätskonstante biologischer Stoffe zu bestimmen.<sup>107</sup> Schon einige Monate zuvor hatte

100 Fürth an Einstein, 18. Dezember 1920, Akte I. Abt., Rep. 34, Nr. 2, Mappe 13, MPGA, Berlin-Dahlem.

101 Fürth (1965), S. xiv.

102 Fürth (1917) und (1919), sowie Schlapp (1980), S. 55.

103 Fürth (1920b), S. 93.

104 Fürth (1928a), S. 865. Im Gegensatz dazu habe man in der alten materiellen Physik die Struktur eines Körpers über die räumliche Verteilung der Materie angegeben.

105 Fürth (1920b), S. VI und 11. Das Büchlein widmete er „dem Andenken Maryan v. Smoluchowskis“.

106 Vom Kaiser-Wilhelm-Institut für Physik erhoffte er sich finanzielle Unterstützung, um Apparatur, Hochvakuumpumpe, Kühlung für hohes Vakuum, Quarzfaden, Poloniumpräparat und Kondensatoren anschaffen zu können. Siehe Fürth an Einstein, 21. Januar 1921, I. Abt., Rep. 34, Nr. 2, Mappe 13, MPGA Berlin-Dahlem. Nachdem Einstein zunächst an der Durchführbarkeit des Vorhabens gezweifelt hatte, schlugen die Institutsdirektoren am 7. März 1921 vor, die beantragten 2000 Mark zu bewilligen. Einstein (2006), S. 612; (2009), S. 435.

107 Keller (1921b), S. 140, Fußnote 2 erklärte, dass die Messungen der DEK „im physikalischen Institut der deutschen Universität in Prag von Herrn Privatdozent Dr. Reinhold Fürth und Fräulein Nelly Weigner ausgeführt“ wurden und dankte den beiden „verbindlichst“. Möglicherweise kam der Kontakt zwischen Keller und Fürth über Kellers ehemalige Mitarbeiterin Ida Irma Winternitz zustande, deren Bruder Artur mit Fürth befreundet war. Für den Hinweis auf diese Verbindung danke ich Michael Gordin. Unter „Alfred Kohn“, S. 11, schrieb Keller zu seinen wissenschaftlichen Mitarbeiterinnen vor 1918: „Alfred Kohn liess mich in seinem Laboratorium arbeiten, empfahl mir zwei seiner besten Schülerinnen, Ida Winternitz, M.D., und ein anderes histologisch sehr gut ausgewähltes Mädchen als Mitarbeiterinnen, die mir beide in meinen ersten Versuchen sehr viel genützt haben. Frau Winternitz-Marcus [...] arbeitete für mich auch im Phy-

Fürth sich für die Anwendung physikalischer Methoden in der biologischen Forschung eingesetzt. Er sandte einen Artikel an *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie*, der der Frage nachging, ob sich mikroskopisch kleine Wassertierchen „nach denselben Prinzipien“ bewegen, „wie es bei der Brownschen Bewegung geschieht“. Fürth testete in dem Artikel, ob sich die von Smoluchowski und Einstein unabhängig aufgestellte Formel für die Verschiebung bei brownischer Bewegung auf die Eigenbewegung niederer Tiere anwenden lässt.<sup>108</sup> Die Episode zeigt nicht nur, dass Fürth gerne auf die potenzielle Relevanz physikalischer Methoden für biologische Studien hinwies.<sup>109</sup> In ihr ist auch die Struktur seiner späteren Kooperation mit Gicklhorn angelegt. Diese Kooperation beruhte nicht auf der Annahme gegenseitiger Abhängigkeit. Vielmehr richtete Fürth seine empirische physikalische Arbeit so aus, dass sich die Ergebnisse sowohl physikalisch als auch biologisch auswerten ließen; wobei er die biologische Interpretation als Sache der Biolog\*innen betrachtete und die physikalische Auswertung nicht davon abhing, ob die biologische Auswertung gelang.

Blickt man genauer hin, wird nämlich klar: Fürths Artikel zur Beschreibung der Bewegung von Pantoffeltierchen war nicht das Ergebnis einer Studie, die er geplant hatte, um ein biologisches Problem zu lösen. Vielmehr war es ein Nebenprodukt seiner physikalischen Forschung. In einem zweiten, kurz davor an die *Physikalische Zeitschrift* geschickten Artikel hatte er untersucht, wie die von Einstein und Smoluchowski formulierte Gleichung zur Beschreibung der zufälligen brownischen Bewegung unter der Annahme einer Persistenz der Bewegungsrichtung zu modifizieren war.<sup>110</sup> Zur „Illustrierung“ seiner mathematischen Lösung beobachtete er die Bewegung von Pantoffeltierchen. Diese hielt Fürth für „geeignetes Beobachtungsmaterial“, weil sie, anders als einzelne Moleküle, unter dem Mikroskop sichtbar waren. Außerdem

---

siologischen Institut von Tschermak-Seysenegg, der für uns mit eigener Hand ein Kapillar Elektrometer baute.“ Keller Collection, Box 1, Ordner 4, LBI New York. Allerdings ergaben die Experimente nicht die erwarteten Resultate, so Keller (1918), S. 205: „Ich habe beobachtet, daß auch in tierischen Präparaten [...] aufgeschnittene Zellen sich kathodisch färben gegenüber der natürlichen Oberfläche. Meine Mitarbeiterin, Frä. Winternitz, die viel mehr tierische Objekte mit Berlinerblau untersuchte als ich, findet diese Beobachtung nicht zutreffend.“

**108** Fürth (1920c), S. 294. Damit setzte er eine Untersuchung des Physikers Karl Przibram fort, dessen Arbeiten er schon in seinen Publikationen zur brownischen Bewegung zitiert hatte. Gicklhorn hatte in Wien bei dessen Bruder Hans Leo Przibram Zoologie studiert.

**109** Im Jahr darauf diskutiere Fürth (1921) in einem weiteren an Biolog\*innen gerichteten Artikel den Nutzen der Fehlerrechnung für das Studium morphologischer Unregelmäßigkeiten. Statistische Untersuchungen zum Messfehler ließen sich nicht nur „auf eine Schar ähnlicher Individuen“ anwenden, erklärte er. Es sei auch möglich, damit „gewisse morphologische Unregelmäßigkeiten am Einzelindividuum“ zu untersuchen (S. 48). Dies veranschaulichte er am Beispiel der zickzackförmigen Nähte am menschlichen Schädel und den Kutikularnähten von Efeu-Kelchblättern. Diese Beispiele habe er auf den Rat der Pflanzenphysiologen Karl Boresch und Felix Mainx gewählt (S. 49, Fußnote 1). Anhand des vorgestellten statistischen Prinzips lasse sich prüfen, ob eine morphologische „Struktur den Charakter des ‚Zufälligen‘ besitzt oder nicht“ (S. 51).

**110** Fürth (1920d).

seien sie in der Lage, sich für eine bestimmte Zeit in dieselbe Richtung zu bewegen. Damit zeigten sie den zu beschreibenden Bewegungstyp. Tatsächlich ließ sich die Bewegung der Tierchen mit Fürths angepasster Gleichung in Übereinstimmung bringen, nicht aber mit der ursprünglichen Gleichung für völlig ungerichtete Bewegung. Fürths Wahl lebender Organismen als Beobachtungsobjekt wurde von seinen Fachkolleg\*innen akzeptiert. Dass er seine Formel mit empirischen Daten bestätigen konnte, erwähnten sie anerkennend.<sup>111</sup> Fürth selbst argumentierte, die Studie sei für beide Fächer interessant: Man könne „einerseits eine Klasse von Bewegungen [...] studieren, die eine Art Mittelstellung zwischen den völlig ungeordneten und den geordneten einnehmen“. Andererseits gelange man zu neuen und „biologisch nicht uninteressanten Schlüssen quantitativer Art über die Bewegung niederer Lebewesen“.<sup>112</sup> Allerdings fühle er sich als Physiker nicht dazu berufen, die biologische Fragestellung weiterzuverfolgen.

Ganz ähnlich war es mit der physikalischen Studie, die Keller vorschwebte. Keller bat Fürth, die DEK biologischer Stoffe zu untersuchen, etwa des Blutserums, einer typischen kolloidalen Lösung.<sup>113</sup> Eine solche Studie hielt Fürth unabhängig von Kellers Plänen für reizvoll. Er hatte Kolloide bereits als interessante Untersuchungsobjekte für die physikalische Forschung bezeichnet, weil sie sich verhältnismäßig einfach beobachten lassen: „Zum Unterschiede von den molekularen Lösungen kann man ja hier die Bewegung der Einzelteilchen vermittels eines Mikroskopes direkt verfolgen und ihre kinetische Energie usw. bestimmen.“ Darüber hinaus versprach die Untersuchung von Kolloiden Einblicke in das mikroskopische Geschehen.<sup>114</sup> Genauso wie es für die empirische Prüfung seiner Bewegungsformel irrelevant war, ob das sich bewegende Objekt lebte oder nicht, gab es für Fürth keinen Grund, anorganische Kolloide organischen vorzuziehen. Gerade der Vorgang der Koagulation, für den sich Smoluchowski zuletzt interessiert hatte, ließ sich an Eiweißen studieren.<sup>115</sup> Die DEK ihrerseits war eine Größe, die in der Physik wieder vermehrt im Fokus der

111 Siehe etwa Uhlenbeck/Ornstein (1930), S. 826 oder Kappler (1932), S. 547.

112 Fürth (1920c), S. 299.

113 Zsigmondy (1920), S. 4. Freundlich (1924), S. 233 zufolge wurden als „kolloidal“ Entitäten bezeichnet, die in einem Dispersionsmedium fein verteilt, aber nicht gelöst sind und die zu groß sind, um eine Membran zu passieren.

114 Fürth (1920a), S. 343 zufolge bot die Kolloidforschung „äußerst geeignetes Material zur Untersuchung der Frage, wie die makroskopisch als Diffusion zu deutende Erscheinung des Ausgleichs von Konzentrationsunterschieden in einer Lösung auf Grund der Brownschen Bewegung der gelösten Teilchen gedeutet werden kann“.

115 Proteine gerinnen bei Hitze oder Zugabe von Ethanol. Zum Einfluss von Elektrolyten auf den Vorgang der Koagulation hatte neben Freundlich etwa auch Hardy (1900) gearbeitet. Smoluchowski, so schrieb Fürth (1920a), S. 349, habe einen sehr verdienstvollen „ersten weiten Schritt zur theoretisch-mathematischen Behandlung des Vorgangs“ der Koagulation von Kolloiden getan.

Aufmerksamkeit stand.<sup>116</sup> Zu klären war etwa die Beziehung der Dielektrizitätskonstante zur Konstitution von Stoffen.<sup>117</sup> Eine Bemerkung Fürths in einer Publikation von 1923 zeigt außerdem, dass er der DEK der beteiligten Stoffe eine Rolle bei der Koagulation zuschrieb:

Die Erklärung für [den Umstand, dass die an die Glaswand stoßenden Teilchen einer Emulsion an derselben haften bleiben] sieht man heute in der Annahme, daß sich bei Berührung eines festen Körpers mit einer Flüssigkeit an der Berührungsfläche eine elektrische Doppelschicht ausbildet, deren Betrag und Vorzeichen von der Natur der aneinander stoßenden Substanzen abhängig ist; wahrscheinlich spielen im Sinne des sogenannten Ladungsgesetzes von Coehn die Dielektrizitätskonstanten der Substanzen, sowie auch die Art und Menge der in der Flüssigkeit enthaltenen Elektrolytionen mit. [...] Dieser Umstand spielt auch bei dem gegenseitigen Anhaften der Teilchen aneinander, der Koagulation, eine Rolle.<sup>118</sup>

Das Zustandekommen der interdisziplinären Forschergruppe lässt sich wie in den zuvor betrachteten Fällen durch die jeweiligen Ziele, methodologischen Vorstellungen, Ressourcen und Fähigkeiten der involvierten Akteure erklären: Gicklhorn und Fürth brachten die für die Umsetzung von Kellers Vorhaben dringend benötigten Kenntnisse und Fähigkeiten mit, und Kellers Vorhaben war anschlussfähig an ihre Forschungsinteressen. Außerdem konnte die Arbeitsgemeinschaft auf die Unterstützung lokal einflussreicher Forscher zählen. Wie Morgan, Went, Bateson und Hopkins befürworteten und förderten Carl Isidor Cori und Armin Tschermak das Vorhaben, biologische Prozesse mit den Methoden der Physik und Chemie zu studieren.<sup>119</sup>

---

**116** Für zeitgenössische Lehrbucheinträge zur Dielektrizitätskonstante siehe etwa Kohlrausch (1914), S. 649–650 oder Lorentz (1915), S. 315–316. Gicklhorn (1926), S. 125 erklärte dieses neue Interesse an der bereits 1847 von Michael Faraday eingeführten Konstante. Siehe dazu Thomas (1991), S. 60–64 mit Verweis auf Debyes Dipoltheorie. Auch Blüh (1926), S. 226–227 führte die Forschungsaktivität zur DEK auf Debyes Theorie zurück: „Betrachtet man die Ergebnisse der Forschung auf dem Gebiete der Dielektrizitätskonstanten seit dem Erscheinen der Debyeschen kinetischen Theorie der Isolatoren, so erkennt man, daß ein großer Teil der seither verfaßten Arbeiten in engem Zusammenhang mit dieser Theorie steht, soweit sie ihr nicht überhaupt die Entstehung verdanken.“

**117** Schrödinger (1918), S. 226 „Die Bemühungen zielen in erster Linie darauf, die D. K. von Verbindungen aus ihrem Aufbau zu berechnen.“

**118** Fürths Anmerkung Nr. 24 in Smoluchowski (1923), S. 121. Smoluchowskis Theorie der Koagulation der Kolloide besprach Fürth erstmals vier Jahre zuvor, siehe Fürth (1920a), S. 349–352.

**119** Cori war laut Keller „nicht ein blosser Zoologe“, sondern „besass eine breite naturwissenschaftliche Bildung, verstand Chemie und Physik“. Keller, „Rektor Cori“, S. 1, Keller Collection, Box 1, Ordner 4, LBI New York. Tschermak wiederum hatte von 1906 bis 1909 an der Wiener Tierärztlichen Hochschule gleichzeitig die Lehrstühle für Physik und Physiologie bekleidet und davor als Assistent von Julius Bernstein zu elektrischen Fischen geforscht. 1916 lieferte er mit der Monografie *Allgemeine Physiologie* eine „gedankliche Synthese“ von Arbeiten aus der „physikalischen und der physiologischen Chemie sowie der Kolloidchemie“. Diese Fachbereiche seien „für jeden Interessenten allgemeinphysiologischer Fragen unentbehrlich“ (S. iii).

### 6.3 Vitalfärbung als histo-physiologische Methode

Keller war der Ansicht, Biolog\*innen seien auf die Elektrochemie, die Physikalische Chemie und die Kolloidchemie angewiesen, um die „elektrische Konfiguration der Zelle“ herausarbeiten zu können.<sup>120</sup> Wie in Hechts Projekt war die Abhängigkeit der Fachbereiche einseitig. Dass die Prager Forscher das Studium biophysikalischer Prozesse anders als Hecht angingen, zeigt der Blick auf ihre experimentellen Handlungen und feldübergreifenden Annahmen. Keller und seine Mitstreiter waren zwar überzeugt, dass dem biologischen Geschehen physikalische Vorgänge zugrunde liegen, aber sie formulierten und prüften keine konkreten Hypothesen dazu, welche physico-chemischen Vorgänge dies bei welchen physiologischen Phänomenen sein könnten.

Keller vertrat sehr allgemeine und steile Thesen zur Bedeutung elektrischer Vorgänge für biologische Prozesse. Sie motivierten seinen Plan, eine „Elektrohistologie“ zu entwickeln. Er glaubte etwa, dass „jede Zelle eine charakteristische arteigene Ladung“ aufweise, und nahm an, dass diese je nach physiologischem Zustand variere.<sup>121</sup> Verglichen mit anderen Eigenschaften des biologischen Gewebes sei die Verteilung der Elektrizität das „primärste und wichtigste Prinzip“, dirigierten elektrostatische Ströme und Felder doch die „Bewegung der Atome und Atomgruppen“. Chemische Vorgänge seien vermutlich „nur Folge der elektrischen Spannungen und Ströme“.<sup>122</sup> Dasselbe gelte für physiologische Vorgänge wie etwa die Ernährung: „Wir essen elektropositive (kathodische) Substanzen gewisser chemischer Atomgruppen, um ihre Elektroaffinität gegen den negativen Luftsauerstoff auszunützen.“<sup>123</sup> Keller glaubte, dass viele Lebensvorgänge über die Elektrizität miteinander verbunden sind.<sup>124</sup>

Hätten sich Kellers Ausführungen auf derlei Behauptungen beschränkt, hätte er wohl kaum in Fachzeitschriften publizieren oder Forscher wie Gicklhorn und Fürth zur Kooperation bewegen können. Gicklhorn räumte in seinem Brief an Linsbauer ein, Kellers Buch von 1918 enthalte „Unsinn“ neben „grandiosen – im besten Sinne des

120 Keller (1921d), S. 118.

121 Keller (1918), S. 7 und 22. Diese Annahme sei „eine Selbstverständlichkeit“, sie gehöre „zu jenen axiomatischen Grundwahrheiten, die nicht erst durch Versuche bewiesen zu werden brauchen“.

122 Keller (1918), S. 110–111.

123 Keller (1918), S. 22.

124 Keller (1918), S. 55: „Sowohl die motorischen, als [auch] die sensiblen, spinalen und sympathischen Fasern werden durch Ernährung, Kreislauf und Atmung gleichsinnig kathodisch aufgeladen. Das heißt der motorische Nerv sowohl als auch der sensible Nerv erhalten durch die Energetik der Ernährungszellen von der Peripherie aus kathodische Impulse derselben Richtung. Auch in den Kondensatoren des Zentralnervensystems wird den Nervenzellen während der bloßen Assimilation elektrische Energie unablässig aufgeladen, so daß die kugelförmigen und kolbigen Flächen in der Zentralzelle sowohl, als in den Muskelfasern und sensiblen Endorganen fortwährend sich in einem Zustand maximaler kondensatorischer Aufladung befinden. Zwischen den Endplatten schien sich eine Masse zu befinden, die während des Ruhezustandes (besser vielleicht Erholungszustandes) durch die entgegengesetzte Spannung der Kondensator-Beläge aller Ionen entblößt ist und die Entladung einstweilen isolatorisch verhindert.“

Wortes naiven – Ideen“. Das Sondern dieser Ideen werde „viel Mühe machen“, sich aber lohnen.<sup>125</sup> Die für das Projekt der Arbeitsgemeinschaft unmittelbar relevanten Annahmen Kellers waren etwas weniger abenteuerlich.

### 6.3.1 Kolloide als Bausteine biologischer Objekte

Keller stützte sich etwa auf die weit verbreitete Auffassung, dass protoplasmatisches Gewebe aus Kolloiden besteht.<sup>126</sup> Dem deutschen Physiologen Julius Bernstein zufolge bilden Kolloide „einen wesentlichen Bestandteil der lebenden Substanz der Organismen“.<sup>127</sup> Tschermak stimmte dem zu. Der „lebenden Substanz“ müsse „im Durchschnitt ein flüssiger, und zwar schleimiger bis zähflüssiger Aggregatzustand zugeschrieben werden, bei welchem [...] für die wichtigsten organischen Bestandteile kolloide Formart, d. h. mittelfeine granuläre Zerteilung besteht“.<sup>128</sup> Auch der amerikanische Biologe Ralph S. Lillie hielt Kolloide für diejenigen Substanzen, die den Großteil des festen Materials des Protoplasmas ausmachen.<sup>129</sup> Herbert Freundlich, der stellvertretende Direktor des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Physikalische Chemie und Elektrochemie, meinte ebenfalls: „[A]lle Flüssigkeiten, die in den Lebewesen vorhanden sind, sind kolloide Lösungen, fast alle festen Gebilde sind Gele.“<sup>130</sup> Die Kolloidchemie sei deswegen „eine Grundlage für das Verständnis der Lebenserscheinungen“.<sup>131</sup> In diesem Punkt entsprach Kellers Annahme also dem zeitgenössischen Konsens. Auch Fürth ging davon aus, dass „fast alle Teile der Lebewesen [...] aus kolloiden Substanzen in flüssiger Phase“ bestehen.<sup>132</sup>

Keller nahm weiter an, dass die elektrostatische Oberflächenladung der Kolloide „der stärkste Faktor der biochemischen Stofftransporte“ sei.<sup>133</sup> Dass er mit dieser Meinung ziemlich alleine dastand, war ihm nicht entgangen: Gegenwärtig würden „nicht nur Bethe, sondern die große Mehrheit der Forscher, unter ihnen führende Namen wie Jaques [sic] Loeb, Sörensen, Michaelis, neuestens auch Wo. Pauli es vorziehen,

125 Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

126 Keller (1921d), S. 118.

127 Bernstein (1912), S. 197.

128 Tschermak (1916), S. 67.

129 Lillie (1920), S. 526.

130 Freundlich (1924), S. 234. Bereits der französische Physiker Jean-Baptiste Perrin (1904), dessen Arbeiten Fürth studiert hatte, schrieb, die lebende Materie befinde sich in einem kolloidalen Zustand (S. 607).

131 Freundlich (1924), S. 233. Auch Handovsky (1927), S. 1 meinte: „Das Protoplasma ist dadurch charakterisiert, daß es aus Kolloiden aufgebaut ist, aus Eiweißkörpern, Kohlehydraten, Lipoiden. Das erscheint wichtig nicht nur für die Wesenheit der Form der Zellen, sondern auch für die Vorgänge in ihr.“

132 Fürth (1929d), S. 953.

133 Keller (1921b), S. 157.

kolloide Vorgänge konstitutionschemisch und ionenchemisch zu deuten“.<sup>134</sup> Nichtsdestotrotz glaubte Keller, dass deren elektrische Ladung hauptsächlich bestimmt, wie sich Kolloide verhalten, wohin sie wandern und wo sie sich ablagern. Für diese Annahme gab es ansatzweise Anhaltspunkte. So war bekannt, dass die elektrische Ladung von Teilchen deren Verhalten mitbeeinflusst.<sup>135</sup> Laut Bernstein war die Bewegung organischer Kolloide, lebender Zellen, Bakterien oder Einzeller in einem Potenzialgefälle auf deren „elektrische Ladung gegen die Flüssigkeit zurückzuführen“.<sup>136</sup>

Die Arbeitsgemeinschaft operierte nun auf der Basis der folgenden Thesen: Die Aktivität von Kolloiden wird durch ihre elektrische Ladung bestimmt. Biologische Systeme wiederum bestehen hauptsächlich aus Kolloiden. Die abstrakte feldübergreifende Annahme lautete:

- (IV.) Physiologischen Vorgängen liegen Aktivitäten von Kolloiden aufgrund ihrer elektrischen Ladung zugrunde.

Wie in den anderen untersuchten Projekten wurde eine Beziehung zwischen Vorgängen auf der physiologischen und der physico-chemischen Ebene postuliert. Allerdings sind nur die Entitäten (Kolloide), Eigenschaften (elektrische Ladung) und Aktivitäten (Wandern, Anhaften) auf der Mikroebene klarer bestimmt. Die Akteure nahmen an, dass diese für das Geschehen auf der Makroebene – dem Verhalten einer Zelle oder eines Organs – relevant sind. Im Gegensatz zu den anderen Fallstudien wird dieses Verhalten aber nicht weiter spezifiziert.

Den Prager Forschern ging es nicht darum, Annahme (IV.) mit experimentellen Daten zu stützen. Vielmehr folgerten sie aus der Annahme, dass die Biologie Verfahren zur Bestimmung der elektrischen Ladung von Kolloiden in Lebewesen braucht. Eine vielversprechende Methode sei in dieser Hinsicht die Vitalfärbung. Farbstoffpartikel seien klein genug, um ins Innere der Zellen einzudringen und eigneten sich als gut sichtbare elektrisch geladene Probekörper. Über das Färbeargebnis könne man „indirekt“ die elektrische Struktur des biologischen Gewebes bestimmen, ohne es zu schädigen.<sup>137</sup>

---

134 Keller (1920), S. 257. Er glaubte aber, dass „die experimentellen Tatsachen der angewandten Kolloidchemie zusammen mit den Fortschritten der Elektronenphysik in einigen Jahren diese gegenwärtig herrschende Anschauung als einen Irrtum erweisen werden, wodurch sich naturgemäß auch die Methodik ändern wird“.

135 Wolfgang Pauli und seine Schüler hätten etwa gezeigt, dass elektrisch geladene Eiweißteilchen stärker hydratisiert und damit besser geschützt gegen dehydrierende Einflüsse sind als nicht geladene. Handovsky (1923), S. 268.

136 Bernstein (1912), S. 181.

137 Fürth (1929d), S. 953.

Den Färbeporgang fasste Keller als allgemeines Modell für physiologische Vorgänge auf. Schließlich seien die Farbstoffpartikel wie die Bausteine biologischer Systeme Kolloide. Weil sich an ihnen das Verhalten von Kolloiden studieren lasse, böten sie einen Schlüssel zum Verständnis biologischer Vorgänge. In ihrem ersten gemeinsamen Artikel erklärten Gicklhorn und Keller:

Die Tatsache, ob eine Verbindung gefärbt ist oder nicht, [...] ist objektiv biochemisch kein wesentlicher Unterschied. Wir glauben, daß wir, indem wir die Wege des Transportes und der Oxydation von gefärbten und ungefärbten feindispersen bis kolloiden leicht oxydierbaren Verbindungen im lebenden Organismus sichtbar machen, auch Aufschlüsse über Verteilung, Transport und *Oxydation der ungefärbten Nahrungsstoffe* gewinnen können.<sup>138</sup>

### 6.3.2 Kellers gewagte Theorie vom Mechanismus der Färbung

Dass sich über die Vitalfärbung die elektrische Ladung von Biokolloiden erschließen lässt, war zeitgenössisch alles andere als allgemein akzeptiert. Es war vielmehr eine Hypothese Kellers, dass das Ergebnis von Vitalfärbungen hauptsächlich von der elektrischen Ladung des gefärbten Gewebes abhängt.<sup>139</sup> Fürth gab Kellers Theorie des Färbeporgangs 1925 folgendermaßen wieder:

[Die Theorie besagt,] daß die elektive Färbung bestimmter Teile eines biologischen Objektes dadurch zustande kommt, daß diese verschiedenen Teile dem Vorzeichen und der Größe nach verschiedene elektrische Ladungen besitzen und daß die ebenfalls elektrisch geladenen Partikel des Farbstoffes aus der Farbstofflösung an jenen Teilen des Objektes niedergeschlagen und festgehalten werden, deren Ladungssinn dem der Farbstoffpartikel entgegengesetzt ist, während jene Partien, die den gleichen Ladungssinn aufweisen wie die Farbstoffpartikel, den Farbstoff abstoßen und daher nicht gefärbt werden.<sup>140</sup>

Wie plausibel war dieses Schema vom Mechanismus des Färbeporgangs? Zunächst galt als gesichert, dass sich Kolloide in Gegenwart von Elektrolyten in ihren Suspensionsflüssigkeiten elektrisch aufladen und dass kolloide basische Farbstoffe Kationen sind

<sup>138</sup> Gicklhorn/Keller (1924), S. 10. Die Annahme, dass „auch die Lebewesen elektromagnetische Systeme und alle vitalen Vorgänge letzten Endes elektrischen Ursprungs sind“, fand Fürth (1928b), S. 778–779 nahelegend.

<sup>139</sup> Schon 1897 habe er sich in die „Idee verbissen“, dass die „Tinktionen der Histologen in zahlreichen Fällen die verschiedene Verteilung der Elektrizitäten wiedergeben“, schrieb Keller (1918), S. 8.

<sup>140</sup> Fürth (1925), S. 200. Den Leser\*innen des *Prager Tagblatts* vom 20. September 1929, 52.221, S. 3 wurde erklärt: „Kennt man das Vorzeichen der Teilchenladung, d. h. weiß man, ob es positiv oder negativ geladen ist, so kann man auf das Vorzeichen der Ladung jener Stelle im Organismus schließen, wo das Probenpartikel hineilt.“



und kolloide saure Farbstoffe Anionen.<sup>141</sup> Fürth teilte deshalb Kellers Hoffnung, aus Färbefeldern auf die elektrischen Eigenschaften des Substrats schließen zu können:

Zunächst ist es klar, daß nur jene Stellen gefärbt werden können, die Konvergenzstellen von Kraftlinien sind oder auf denen eine wahre elektrische Ladung sitzt, und zwar derart, daß Stellen mit positiver Ladung sich mit negativ geladenen Teilchen färben und umgekehrt. Das optische Bild der Färbung spiegelt also in groben Zügen die elektrische Struktur des Objektes wider.<sup>142</sup>

Bezüglich der Aussagekraft histologischer Färbemuster waren Keller und Fürth deutlich zuversichtlicher (oder naiver) als viele andere Wissenschaftler\*innen der Zeit. Der Anatom Wilhelm von Möllendorff etwa warnte 1923, dass man „aus den Färbungen weder auf die materielle Zusammensetzung gefärbter Substrate schließen [dürfe], noch auf ihre physikalische Struktur, was eben mit der großen Unsicherheit zusammenhängt, der man sich bei jedem derartigen Deutungsversuche gegenübersteht“.<sup>143</sup> Von Möllendorff wies wie viele andere darauf hin, dass eine theoretische Fundierung der Färbetechnik, die solche Schlüsse erlauben würde, fehlte.<sup>144</sup> Kellers Vorstellung, wonach „ihr momentaner elektrischer Zustand“ die Färbereaktion einer Zelle bestimmt, war von Möllendorff zufolge eine von vielen Thesen zum Zustandekommen von Färbemustern.<sup>145</sup> Der fehlende Konsens sei nicht weiter erstaunlich, „wenn man bedenkt, wie wenig Positives wir von den Farbstoffen selbst bislang gewußt haben und, wie wir annehmen dürfen, auch heute noch wissen“.<sup>146</sup> Kellers Vorhaben, die elektrischen Eigenschaften der Farbstoffe zu charakterisieren, dürfte von Möllendorff deshalb begrüßt haben. Die bisherige „Kenntnis der physiko-chemischen Bedingungen“, der Natur der Farbstofflösungen sowie der Natur des Adsorptionsvorganges sei noch sehr lückenhaft. Selbst wenn diese Punkte geklärt seien, müsse der Histologe erst noch herausfinden, „welche Schlüsse er aus der so wechselnden Verteilung und Beschränkung der Farbstoffe auf bestimmte Strukturen innerhalb seines Materiales ziehen darf“.<sup>147</sup> Tschermak riet ebenfalls zur Vorsicht. Obwohl bei der Vitalfärbung „gewisse Zellgranula [...] ein ausgesprochenes Bindungsvermögen für saure Farbstoffe [...] oder für basische“ zeigen, sei „der mikrochemische Schluß auf entsprechende Verschiedenhei-

141 Bernstein (1912), S. 183 und 197. Die Partikel jeder Farbstofflösung besitzen elektrische Ladungen, bestätigte Fürth (1925), S. 200.

142 Fürth (1929d), S. 953.

143 Von Möllendorff (1923), S. 556.

144 Auch Petersen (1922), S. 54 schrieb: „Die Theorie [...] der histologischen Färbungen ist ein sehr umstrittenes Gebiet. Es stehen sich die Theorien der Färbung als einer chemischen Reaktion und als einer Adsorptionserscheinung, Bindung durch Oberflächenkräfte gegenüber. Viele Tatsachen zeigen indes die Abhängigkeit der Färbung von der chemischen Beschaffenheit, nicht nur vom physikalischen Zustand des zu färbenden Objektes und des Farbstoffes.“

145 Keller (1918), S. 88.

146 Von Möllendorff (1923), S. 555.

147 Von Möllendorff (1923), S. 555.

ten der absoluten Reaktion und damit der chemischen Natur der Granula durchaus unzulässig“.<sup>148</sup> Genauso warnte auch Bayliss vor voreiligen Schlüssen aus Färbemustern.<sup>149</sup> Neueste Studien hätten gezeigt, dass Färbemuster durch verschiedene Faktoren beeinflusst werden, etwa durch die Löslichkeit, die elektrische Ladung oder die Diffusionsfähigkeit der Farbstoffe. Von einem Färbemuster auf die elektrischen Eigenschaften des gefärbten Gewebes zu schließen, sei momentan unmöglich.<sup>150</sup>

Keller glaubte jedenfalls, dass die elektrische Ladung „eine Hauptursache der Vitalfärbung mit Farbstoffen“ ist.<sup>151</sup> Um die elektrische Ladung des eingefärbten (und nicht-gefärbten) Gewebes bestimmen zu können, müsse jene der Farbstoffteilchen bekannt sein. Hier komme die DEK ins Spiel. Die elektrische Ladung lasse sich von der DEK der Farbstoffteilchen gegenüber jener des Lösungsmittels ableiten:

[D]ie Farbstoffkolloide [verdanken] wie die meisten anderen Kolloide von nicht sehr starker Basizität oder Azidität ihre Elektrizitätsladung in erster Reihe ihrer Dielektrizitätskonstante gegenüber Wasser [...] (nach der Regel von Coehn), in zweiter Reihe der Elektrolytladung des Dispersionsmittels.<sup>152</sup>

Die Kenntnis der DEK der Farbstoffteilchen sei wichtig, um deren Wanderung im Lebewesen vorhersagen zu können: „Sofern also nicht stärkere chemische Ionenladungen gegenwirken – Basizität oder Azidität des Dispersionsmittels – so lädt sich ein höher dielektrisches Kolloid positiv und wandert zur Anode [sic], ein niedrig dielektrisches umgekehrt.“<sup>153</sup>

Der deutsche Physiologe Albrecht Bethe hatte bereits 1920 Zweifel an der Richtigkeit dieser Überlegung angemeldet: „Daß die Wanderungsrichtung aller Farbstoffe nur von der Reaktion der Flüssigkeit abhängt, wie Keller angibt, kann ich, wenigstens in dem von mir untersuchten Bereich, nicht zugeben.“<sup>154</sup> Loeb wiederum gab zu bedenken, dass Coehns Gesetz für Dielektrika aufgestellt wurde, also für schwach oder nicht leitende Substanzen. Coehn habe nie beabsichtigt, das Gesetz auf wässrige Lösungen und damit auf Leiter anzuwenden. Abgesehen davon habe er Mühe, Kellers Gedankengang zu folgen:

148 Tschermak (1916), S. 108.

149 Bayliss (1915), S. 11. Michaelis (1902), S. 104 fand, anders als von Ehrlich (1886), S. 51 vermutet, keine eindeutigen Korrelationen zwischen der Struktur eines Farbstoffs und seiner Anhaftung. Bayliss (1915), S. 12 fasste zusammen: „[A]lthough methylene blue and other thiazines are specific vital stains for nerve tissue, certain safranin azo-dyes [...] which have no chemical relationship to the former, are also vital nerve stains, while similar compounds of the same safranin series have no such property“.

150 Bayliss (1915), S. 12: „For the present, it suffices to point out the fact that this specific affinity of dyes to particular structures exists, whatever may be its explanation.“

151 Keller (1921b), S. 157.

152 Keller (1919), S. 61.

153 Keller (1921c), S. 193.

154 Bethe (1920), S. 13.

Since we know nothing of the dielectric constants of conductors it is, of course entirely out of the question to furnish an explanation of colloidal phenomena on the basis of such suggestions as [...] Keller has made; leaving aside their entirely amateurish character, I fail to understand how they can account for the fact that osmotic pressure, swelling, etc., vary in a similar way as the electrical charges.<sup>155</sup>

Loeb stürzte sich daran, dass Keller nicht angab, wie die elektrische Ladung von Kolloiden deren Aktivitäten ermöglichte.<sup>156</sup> Der behauptete Zusammenhang von Entitätseigenschaft und -aktivität blieb ungeklärt. Loeb's Korrespondenzpartner gab zu: „I have noticed that Doctor Keller is inclined to be rather vague and all-inclusive in the claims for his ideas.“ Dennoch vermute er einen „kernel of truth“ in Kellers Vorschlägen.<sup>157</sup> Ähnlich reagierte der deutsche Biochemiker Leonor Michaelis auf Kellers Thesen. 1922 griff er Kellers Behauptung auf, wonach „viele kolloide wäßrige Lösungen, insbesondere auch die von Eiweißkörpern, eine merklich kleinere Dissoziationskonstante als reines Wasser haben.“<sup>158</sup> Dass diese „höchst wichtige Frage“ nicht schon lange exakt beantwortet worden sei, liege „nur an den methodischen Schwierigkeiten, in so gut leitenden Flüssigkeiten, wie es wäßrige Lösungen sind, die Dielektrizitätskonstante genau zu bestimmen“.<sup>159</sup> Anders als Loeb lehnte Michaelis Kellers Ideen nicht kategorisch ab. Wie Gicklhorn hielt er es für möglich, dass dieser „neben erheblichen Mißgriffen, auch brauchbare Anregungen gegeben [hat], die aber durchaus noch der Ausarbeitung harren“.<sup>160</sup>

Obwohl Kellers Ideen mitunter konfus schienen, gab es zum Zeitpunkt der Gründung der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft also auch positive Signale zur Durchführung der von Keller geforderten Studien. Michaelis bekundete Interesse an einem einfachen Verfahren zur Bestimmung der DEK wässriger Lösungen. Von Möllendoff hatte die weitere Aufklärung der Natur der Farbstoffe zum Desiderat erklärt. Keller behauptete außerdem, Spiro, Professor für Physiologische Chemie an

155 Loeb an Neuhausen, 6. März 1922, Loeb Papers, Box 10, „Correspondence NE“, LOC Washington. Gicklhorn (1926), S. 137 räumte ein, dass die coehnsche Regel „streng genommen nur bei Abwesenheit von Elektrolyten gilt“.

156 Aktivitäten von Kolloiden waren laut Freundlich (1924), S. 234 Adsorption, die lockere Bindung von Gasen oder gelösten Stoffen an festen Oberflächen und Quellung, die Volumenvergrößerung durch Wasseraufnahme.

157 Neuhausen an Loeb, 9. März 1922, Loeb Papers, Box 10, „Correspondence NE“, LOC Washington.

158 Keller (1921a), S. 62 hatte dargelegt: „Als allgemeine Regel hat sich bereits ergeben, dass die Farbstoffkolloide in wässriger Lösung sich im allgemeinen dem Typus der Eiweißkolloide gemäss verhalten.“

159 Michaelis (1922), S. 17. Er fuhr fort: „Sollten sich die Angaben von Keller bestätigen, so würde das auf die Berechnung von Dissoziationskonstanten und Ionengewichten in eiweißhaltigen Lösungen einen gewissen Einfluß haben.“

160 Michaelis (1922), S. 255.

der Universität Basel, habe ihm zur Gründung der Arbeitsgemeinschaft mit Fürth und Gicklhorn geraten.<sup>161</sup>

## 6.4 Gemeinsames Erschließen und separates Auswerten der Daten

Die Forschungshandlungen der Prager Wissenschaftler waren nicht darauf ausgerichtet, ein konkretes Mechanismus-Schema empirisch zu prüfen. Nur am Rande verfolgten sie die Wirkung gezielter Interventionen auf das Verhalten von Lebewesen. Stattdessen bestimmten sie die physikalischen Eigenschaften von Farbstofflösungen, die in Vitalfärbungen zum Einsatz kommen sollten. Davor hatte Fürth, wie wir gesehen haben, DEK-Messungen für Keller vorgenommen. Diese erste Untersuchung betrachtete Fürth als vielversprechend genug, um auf dem eingeschlagenen Weg fortzufahren. Die Studien, die er „auf Veranlassung von Hrn. Rudolf Keller“ unternommen hatte und die „durch gewisse physiologische Erwägungen angeregt worden waren“, verwertete er in einem eigenen physikalischen Forschungsprojekt.<sup>162</sup>

### 6.4.1 Fürths DEK-Bestimmungen in Kellers Auftrag

Keller und Fürth untersuchten, wie sich Stoffe, die „erfahrungsgemäß die Lebensprozesse im Organismus steigern“, auf die Dielektrizitätskonstante des Blutserums auswirken.<sup>163</sup> Sie testeten die Wirkung der „anregenden“ Stoffe Kampfer, Kaffee und Alkohol.<sup>164</sup> Die ersten beiden Stoffe beeinflussten die DEK des Rinderblutserums entgegen ihrer Erwartung nicht. Geringe Alkoholmengen erhöhten jedoch „in überraschend starker Weise die Dielektrizitätskonstante, die elektrolytische Leitfähigkeit und die chemische Reaktionsfähigkeit des Serums“.<sup>165</sup> Mit der Alkoholkonzentration stieg sowohl die DEK als auch die Leitfähigkeit des Rinderserums bis zu einem Maximum an, um danach stark abzufallen (Abb. 6.5, links).<sup>166</sup>

Zur biologischen Bedeutung dieser Beobachtung äußerten sich die beiden nicht.<sup>167</sup> Stattdessen skizzierten sie eine „physikalische Erklärung des Phänomens“. Sie führ-

---

161 Keller (1932), S. 5.

162 Fürth (1923), S. 63 sowie Fürth/Blüh (1924b), S. 129.

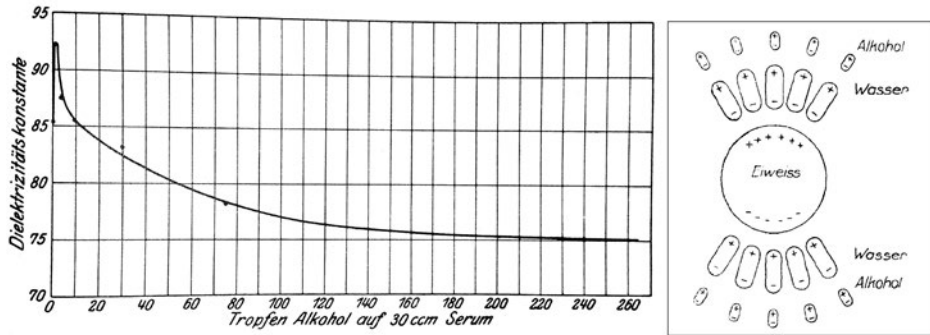
163 Fürth/Keller (1923), S. 192.

164 Fürth (1923).

165 Fürth/Keller (1923), S. 191.

166 Fürth/Blüh (1924b), S. 129.

167 Fürth/Keller (1923), S. 191 schrieben einzig, Aminosäuren seien „sicher starke Dipole“. Am 20. Mai 1924 referierte Fürth in der Biologischen Sektion des Deutschen naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins für Böhmen „Lotos“ über die „Änderung der physikalischen Konstanten des Blutserums durch Alkohol“. Freund (1924), S. 183.



**Abb. 6.5** Links: Abbildung aus Fürth/Keller (1923), S. 189. Die DEK der Lösung nimmt mit zunehmender Alkoholkonzentration zunächst stark zu und fällt danach erst schnell, dann langsamer ab. Rechts: Schematische Darstellung der Anordnung von Alkohol-Dipolen um die das Eiweiß umgebende Wasserhülle, aus Fürth/Blüh (1924b), S. 133.

ten Debyes Dipoltheorie ein und erklärten, dass dieser Theorie zufolge sogenannte dielektrische Phänomene dadurch zustande kommen, dass Dipole – elektrisch neutrale Moleküle, bei denen die Schwerpunkte der positiven und negativen Ladungen nicht zusammenfallen – in ein elektrisches Feld gelangen und sich entsprechend ausrichten.<sup>168</sup>

Fürth entschied sich dafür, die Studie weiterzuführen. Er nahm sich vor, eine „genauere theoretische Fundierung“ des Kurvenverlaufs auf der Grundlage der Dipoltheorie von Debye auszuarbeiten und „eine genauere Theorie der Dielektrizitätskonstanten von Lösungen“ zu formulieren.<sup>169</sup> Kurz darauf präsentierte er in den *Annalen der Physik* eine Erklärung der Messung: Setze man voraus, dass der gelöste Stoff (der Alkohol) über ein größeres Dipolmoment als das Lösungsmittel (das Rinderserum) verfügt, steige mit zunehmender Konzentration des Stoffs auch die DEK der Lösung. Gleichzeitig nehme mit der zunehmenden Konzentration der Lösung auch deren Zähigkeit zu, und zwar exponentiell nach Arrhenius. Dies bewirke eine Verminderung der DEK. Zusammen ergebe sich daraus die beobachtete Kurve; „zunächst ein schnelles und dann langsames Ansteigen der Dielektrizitätskonstanten mit der Konzentration [...], bis zu einem Maximum, worauf dann ein immer steiler werdendes Sinken einsetzt“.<sup>170</sup>

<sup>168</sup> Fürth/Keller (1923), S. 191.

<sup>169</sup> Fürth (1923), S. 63, 75–76.

<sup>170</sup> Fürth (1923), S. 73.

Die DEK-Messungen interessierten Fürth, weil sich daraus „einige Hinweise auf die Konstitution der untersuchten Dielektrika, insbesondere im Hinblick auf die Dipoltheorie von Debye, entnehmen lassen“.<sup>171</sup> Deshalb machte er sich mit Blick auf die zukünftige experimentelle Arbeit einerseits daran, die DEK-Messmethode zu verbessern. Andererseits übernahm er als „Molekulartheoretiker“ die „Aufgabe, auf Grund der atomistischen Konstitutionen der Materie die dielektrischen Eigenschaften der Körper zu erklären“.<sup>172</sup>

#### 6.4.2 Die erfolgreiche physikalische Verwertung der DEK-Messungen

Anfang 1924 präsentierte Fürth eine neue Methode zur Bestimmung der DEK von „flüssigen Leitern beliebig großer Leitfähigkeit“ bei beliebiger Frequenz.<sup>173</sup> Er nutzte die Methode, um mit Blüh den Einfluss des Alkohols auf Rinderserum genauer zu untersuchen. Ziel der beiden war es, „auf Grund der Dipoltheorie eine ungezwungene Erklärung“ für die Veränderung des Serums vorzulegen und „gleichzeitig einen tieferen Einblick in die Konstitution dieses Stoffes und den Prozeß seiner Denaturierung“ zu gewinnen.<sup>174</sup> Um den „besondere[n] Mechanismus der Erscheinung“ aufzuhellen, maßen sie eine Reihe physikalischer Eigenschaften der Mischung: Sie untersuchten, wie sich die Viskosität, die Oberflächenspannung, der Brechungsquotient und das optische Drehvermögen des Blutserums in Abhängigkeit der Alkoholkonzentration veränderte.<sup>175</sup>

Fürth und Blüh begannen ihre Ausführungen mit der Annahme aus der Kolloidchemie, wonach Eiweißmoleküle von einer dicken Wasserhülle umgeben sind. Die Bindung der Wassermoleküle an das Eiweiß lasse sich anhand der Dipoltheorie erklären: Die Messungen von Fürth und Keller hätten bestätigt, dass Eiweißmoleküle starke Dipole sind. Genauso verfüge auch Wasser über ein großes Dipolmoment. Folglich sei das Eiweißmolekül hydratisiert; an seiner Oberfläche werden „massenhaft Wassermoleküle festgehalten“.<sup>176</sup> Auch Alkoholmoleküle seien Dipole mit vergleichsweise großem Dipolmoment und deshalb stark hydratisiert. Gelangt nun Alkohol in das Serum, passiere vermutlich Folgendes: Die Alkoholdipole lagern an die Wasserdipole an

---

171 Fürth (1923), S. 63.

172 Fürth (1929a), S. 326.

173 Fürth (1924), S. 99. Man müsse „bei jeder beliebigen Schwingungszahl arbeiten“ können, wolle man „tiefer in den Mechanismus der Erscheinung eindringen“ (S. 98). Die neue Methode unterschied sich von den herkömmlichen darin, dass nicht die Kapazität eines mit dem Dielektrikum gefüllten Kondensators gemessen wurde. Dies war nämlich bei Leitern – deren statische DEK sich nicht ermitteln lässt – nicht möglich.

174 Fürth/Blüh (1924b), S. 135.

175 Fürth/Blüh (1924b), S. 130.

176 Fürth/Blüh (1924b), S. 132.

(Abb. 6.5, rechts). In der Folge vergrößert sich einerseits die Flüssigkeitshülle um das Eiweißmolekül, wodurch sein gesamtes Dipolmoment wächst. Andererseits wird der „Zusammenhang zwischen den verschiedenen Molekülen des Eiweiß [...] durch das Dazwischendringen des Alkohols zerstört.“<sup>177</sup> Damit gehe eine Abnahme der Viskosität der Lösung einher. Die Leitfähigkeit und die DEK des Serums hingegen würden erhöht. Werden größere Mengen an Alkohol zugegeben, entreißen die Alkoholmoleküle dem Eiweiß das Wasser und zerstören damit dessen „wirksamste[n] Schutz gegen die Koagulation“. Diese Auffassung der Denaturierung werde bestätigt durch die Art und Weise, wie sich der Brechungsquotient der Lösung mit zunehmender Alkoholkonzentration veränderte. Fürth und Blüh hoben hervor, dass ihre „Erklärung den Vorgang auch quantitativ richtig wiedergibt“.<sup>178</sup>

Seine Thesen zur Denaturierung des Serumeiweißes präsentierte Fürth an den Treffen des neu gegründeten Prager Gauvereins der Deutschen Physikalischen Gesellschaft.<sup>179</sup> Blüh verfasste außerdem einen Artikel für die *Physikalische Zeitschrift*, den er als Aktualisierung einer Abhandlung Erwin Schrödingers zur Dielektrizität von 1918 verstand.<sup>180</sup> DEK-Messungen beschäftigten im Laufe der Jahre weitere Mitarbeiter und Schüler Fürths.<sup>181</sup> Auf dem fünften deutschen Physiker- und Mathematikertag fasste Fürth zusammen: Seine Messungen ergaben, „daß die DEK einwertiger Elektrolytlösungen in Wasser mit wachsender Konzentration bis zu einem Minimum bei etwa 0,01 norm. Konzentration abnehmen, dann wieder ansteigen“. Wie erhofft gelang es, einen Zusammenhang zwischen der DEK und der Konstitution der Dielektrika herzustellen:

Die Lage und Tiefe des Minimums hängt von der Natur des Elektrolyten ab. Zwei- und mehrwertige Elektrolyten weisen mehrere Minima auf. Der Verlauf läßt sich einerseits durch die Orientierung der Wasserdipole in der Nähe der Elektrolytionen, andererseits durch das Auftreten von Komplexen erklären.<sup>182</sup>

Für Fürth bedeutete die Entwicklung der DEK-Messmethode viel mehr als eine Dienstleistung für Keller. Aufbauend auf seiner experimentellen Beschäftigung mit der Größe konnte er zu einer physikinternen Debatte beitragen. Seine Publikationen

<sup>177</sup> Fürth/Blüh (1924b), S. 133.

<sup>178</sup> Fürth/Blüh (1924b), S. 134.

<sup>179</sup> Im Prager Gauverein der DPG referierte Fürth am 28. Juni 1922 zu „Dielektrizitätskonstanten von Lösungen und ihre Deutung nach der Dipoltheorie von Debye“. Am 14. November 1923 präsentierte er „Eine neue Methode zur Bestimmung der Dielektrizitätskonstanten guter Leiter“ und am 12. März 1924 sprach er „Über die Dielektrizitätskonstante des Vanadiumpentoxids“. Stöltzner (1995), S. 299.

<sup>180</sup> Blüh (1926), S. 227.

<sup>181</sup> Pechhold (1927) verbesserte die Ellipsoidmethode und 1931 bestätigten Milicka/Slama (1931) experimentell die Richtigkeit von Fürths Berechnungen.

<sup>182</sup> Fürth (1929d), S. 957. Fürth wiederholte, die DEK-Untersuchungen seien auch „vom rein physikalischen Standpunkte“ von Bedeutung, weil „die Kenntnis der DEK verdünnter Elektrolyte uns über die Konstitution derselben die direktesten Aufschlüsse zu geben vermag“ (S. 956).

zu dem Thema schickte er im Sommer 1928 an Debye und berichtete, wie sich seine Studien in der Zwischenzeit entwickelt hatten:

Seither habe ich diese Untersuchungen durch einen anderen Doktoranden [Alois Slama] weiterführen lassen, mit dem Resultat, dass auch andere Salzlösungen ähnliche Kurven ergeben, bei denen aber auch zwei und drei Minima auftreten können. Dies stimmt befriedigend mit den neuen, nach einer ähnlichen Methode erzielten Messungen von Carman/Phys. Rev. 1927 überein.<sup>183</sup>

Fürth hoffte, mit Debye und dessen Mitarbeitern, „die sich mit diesem Thema beschäftigt haben, sowohl über die theoretische, als auch über die experimentelle Seite des Problems genauer sprechen“ zu können.<sup>184</sup> Auch bei einer Tagung des DPG-Gauvereins Thüringen-Sachsen-Schlesien 1931 thematisierte er die DEK von Elektrolytlösungen. Er präsentierte seine Hypothese zur Erklärung der DEK-Änderung bei zunehmender Elektrolytenkonzentration und erläuterte deren Implikationen. Zum Beispiel lasse sich aus der Konzentration, bei der die DEK minimal ist, „leicht berechnen, wieviele Wassermoleküle  $n$  im Mittel an eine Ionenelementarladung geknüpft sind“.<sup>185</sup>

#### 6.4.3 Die Bedeutung der DEK für physiologische Phänomene

Kellers Annahme, „nach der die DEK der Körpersubstanzen biologisch und physiologisch eine hervorragende Rolle spielen“, kam Fürth weiterhin plausibel vor.<sup>186</sup> Seine Messungen zeigten, dass „eine Reihe von Substanzen, die für den Aufbau der Organismen charakteristisch sind“, etwa Blutserum, Blutkörperchen, Muskelsubstanz, pflanzliches Gewebe, sowie Gehirn- und Nervensubstanz, besonders große Dielektrizitätskonstanten aufweisen. Außerdem nehme die DEK dieser Stoffe ab, wenn man sie „physikalischen oder chemischen Veränderungen unterwirft, die auch zum Verlust ihrer physiologischen Wirksamkeit führen“. Es schein, „als ob die dielektrischen Ei-

<sup>183</sup> Fürth an Debye, 7. Juni 1928, NL Peter Debye, Rep. 19, Ordner 245, Reinhold Fürth, Blatt 1, MPG Berlin-Dahlem.

<sup>184</sup> Ebd. Vereinbart wurde schließlich, dass Fürth die Tage vom 17. bis 24. Juni 1928 in Leipzig verbringen wird, um gleichzeitig die „Vorträge von Dirac, Fermi, Hinshelwood, Kossel und London [...] über das Thema: Quantentheorie und Chemie“ hören zu können. Siehe Debye an Fürth vom 9. Juni 1928 sowie Fürths Zusage vom 13. Juni, ebd.

<sup>185</sup> Fürth (1931), S. 185. Die durch ein einwertiges Ion zusammengehaltene Wasserhülle würde zum Beispiel aus  $2 \times 10^3$  bis  $2 \times 10^4$  Wassermolekülen bestehen, rechnete Fürth vor. In diesem Zusammenhang schloss sich Fürth einer These Max Borns an. Born (1920) zufolge bleiben Wassermoleküle in Ruhe und orientieren sich jeweils nach der dem schwingenden Ion entsprechenden momentanen Feldstärke. Die Wasserhülle eines Ions bestand Born zufolge während dessen Bewegung aus immer anderen Wassermolekülen. Alternativ könnte man sich vorstellen, dass die Wasserhülle des Ions als Individuum mit dem Ion mitschwingt.

<sup>186</sup> Fürth/Blüh (1924a), S. 261.



genschaften der Aufbaustoffen des Organismus für den Lebensprozeß von besonderer Wichtigkeit wären“.<sup>187</sup>

Der Biologe sei „auf die Mitarbeit des Physikers bei der Bestimmung der DEK angewiesen“, schrieb Blüh 1926.<sup>188</sup> Gicklhorn stimmte ihm zu: Die Arbeiten von Physikern wie Blüh oder Jacques Errera seien „als verlässliche Führer durch die Methoden und ihre Besonderheiten [...] dem Biologen unentbehrlich“.<sup>189</sup> Allerdings hatte er Mühe, darzulegen, wie die Kenntnis von DEK-Werten zur Aufklärung physiologischer Vorgänge beiträgt. Zwar sei die Bedeutung der DEK für verschiedene Aktivitäten von Kolloiden wie etwa der Quellung, Viskositätsänderung, Gerinnung oder Hydratation inzwischen geklärt.<sup>190</sup> Fürth habe außerdem bewiesen, dass viele „biologisch wichtige Stoffe“ Dipole sind.<sup>191</sup> Man sei jedoch „noch weit davon entfernt, in jedem Fall quantitative Beziehungen zwangsläufig ableiten und einwandfrei nachweisen zu können“.<sup>192</sup> Drei Jahre später schrieb Gicklhorn, Biologen bleibe nichts anderes übrig, als „erst den Ausbau einer physikalischen Theorie der dielektrischen Konstitution der Stoffe abzuwarten“. Verwerten könnten sie das Wissen über die DEK noch nicht.<sup>193</sup>

1931 und 1932 untersuchten Gicklhorn und Waelsch, „ob sich eventuelle Änderungen bestimmter Eigenschaften lebender Zellen oder Gewebe in zwangsläufigen Zusammenhang mit den Konzentrationsänderungen bringen lassen“.<sup>194</sup> Ihre dazu unternommenen Versuche ähneln von allen Experimenten der Prager Gruppe am ehesten den in den vorherigen Kapiteln besprochenen Versuchen zur Klärung der Relation von physico-chemischen und physiologischen Vorgängen. Gicklhorn suchte „an lebenden Versuchsobjekten solche Kriterien“, „welche eine einfach nachweisbare Änderung unter dem Einfluß experimentell variiert Versuchbedingungen erkennen lassen“.<sup>195</sup> Er konzentrierte sich auf die Kontraktion der Chloroplasten der Schraubenalge *Spirogyra setiformis* und Waelsch auf die Lebensdauer von *Daphnia magna*. Diese Versuchsobjekte brachten sie in Salzlösungen unterschiedlicher Konzentration – und damit unterschiedlicher DEK – (Abb. 6.6, links) und achteten auf

187 Fürth (1929d), S. 957.

188 Blüh (1926), S. 261.

189 Gicklhorn (1926), S. 126.

190 Gicklhorn (1926), S. 130.

191 Gicklhorn (1926), S. 139.

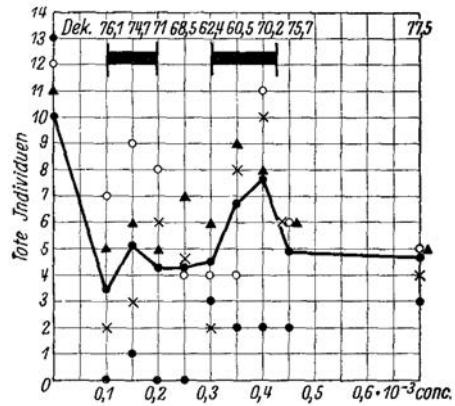
192 Gicklhorn (1929), S. 331.

193 Gicklhorn (1929), S. 332: „Es ist aber heute ausgeschlossen, spezielle Aussagen machen zu können und der Biologe muß sich bei dem derzeitigen Stand der Untersuchungen über die D. E. K. einfach damit begnügen, den Ausbau der methodischen und theoretischen Seite der D. E. K. mit größtem Interesse zu verfolgen.“

194 Waelsch (1933), S. 75. Sie präsentierten ihre Artikel als I. und II. Mitteilung der Reihe „Untersuchungen mit Lösungen verschiedener Dielektrizitätskonstanten und Versuch einer Analyse der physiologischen Wirkung“.

195 Gicklhorn (1933b), S. 63.

Natriumbromid NaBr						
Konz. in ‰	Normalität	Temp. in °C	ξ	ξ:ξ <sub>5</sub>	ε	ε korrigiert
Meßreihe I						
0,00	0,00000	21,0	2,51	1,000	80,0	80,0
0,10	0,00097	20,8	2,39	0,952	76,2	76,1
0,15	0,00140	21,1	2,34	0,932	74,6	74,7
0,20	0,00194	20,4	2,24	0,892	71,4	71,0
0,25	0,00243	21,5	2,14	0,853	68,2	68,5
0,30	0,00291	20,8	1,96	0,781	62,5	62,4
0,35	0,00340	21,5	1,89	0,753	60,2	60,5
0,40	0,00389	21,1	2,20	0,876	70,1	70,2
0,45	0,00437	23,0	2,33	0,928	74,2	75,7
0,70	0,00880	21,5	2,42	0,964	77,1	77,5
1,00	0,00972	21,2	2,44	0,972	77,8	78,0
Meßreihe II						
0,00	0,00000	21,6	0,676	1,000	80,0	80,0
0,10	0,00097	21,2	0,640	0,947	75,8	75,5
0,15	0,00146	21,4	0,627	0,927	74,2	74,1
0,20	0,00194	21,6	0,614	0,908	72,6	72,6
0,25	0,00243	21,4	0,585	0,865	69,2	69,3
0,30	0,00291	21,8	0,534	0,790	63,2	63,3
0,35	0,00340	21,4	0,512	0,757	60,6	60,5
0,40	0,00389	21,8	0,605	0,894	71,6	71,7
0,45	0,00437	21,5	0,639	0,945	75,6	75,5
0,70	0,00880	21,5	0,642	0,950	76,0	75,9
1,00	0,00972	21,5	0,647	0,957	76,6	76,5



**Abb. 6.6** Links: Tabelle aus Milicka/Slama (1931), S. 678 mit Angaben zu DEK ( $\xi$ ) von Natriumbromidlösungen unterschiedlicher Konzentration. Rechts: Absterbefolge von *Daphnia magna* in Lösungen von NaBr aus Waelsch (1933), S. 78. Die durchgezogene Linie entspricht dem Durchschnittswert der vier Versuchsreihen. Oben sind die DEK-Werte der Konzentrationen angegeben.

„konstante Unterschiede im Verhalten der [Versuchsobjekte] in verschiedenen prozentigen Salzlösungen“.<sup>196</sup>

Wie schon in seinen Färbeversuchen legte Gicklhorn Wert darauf, dass die Versuchsobjekte „in vielen Proben sehr gleichmäßig“ reagieren. Bei der anschließenden Analyse der Algen unter dem Mikroskop prüfte er, „1. ob sich ein zeitlicher Unterschied in der Ausbildung der Chloroplastenkontraktion erkennen läßt, und 2. ob das Ausmaß der Chloroplastenkontraktion in verschiedenen konzentrierten Salzlösungen mit verschiedener D. E. K. verschieden ist“.<sup>197</sup> Die Versuche ergaben, dass die Kontraktion am frühesten in der Lösung mit der kleinsten DEK erfolgt. Parallel dazu fand Waelsch, dass die Sterblichkeit der Daphnien in NaBr-Lösungen mit der geringsten DEK am größten ist (Abb. 6.6, rechts).

Dies sind die beiden einzigen Experimente, in denen die Prager Forscher versuchten, den Einfluss physikalischer auf biologische Vorgänge zu prüfen. Gicklhorn war bestrebt, die Erklärungen „zur Deckung“ zu bringen, die Fürth für die „auffälligen Minima von Elektrolytlösungen verschiedener Konzentrationen“ und er selbst für die „beobachtete Chloroplastenkontraktion“ formulierte hatte.<sup>198</sup> Fürth hatte Salzlösun-

<sup>196</sup> Waelsch (1933), S. 83.

<sup>197</sup> Gicklhorn (1933b), S. 63. Während die spiralig gewundenen und bandförmig flachen Chloroplasten normaler Zellen der zylindrischen Zellwand fast anliegen, sind die kontrahierten Bänder oft unter weitgehender Formänderung ins Zellinnere verlagert. Gicklhorn (1933a), S. 572.

<sup>198</sup> Gicklhorn (1933b), S. 67. Gicklhorn bezog sich hier auf die Erklärungen in Fürth (1931) und Gicklhorn (1933a).

gen geringer Konzentration als Systeme beschrieben, bei denen der Elektrolyt vollkommen dissoziiert ist und die Dipole des Wassers durch die elektrischen Felder um die Ionen teilweise gerichtet und angezogen werden. Bei der Konzentration, bei der die DEK minimal ist, würden sich die Wasserhüllen um die einzelnen Ionen gerade berühren. Gicklhorn wiederum nahm an, dass der Chloroplast durch eine Quellungsänderung des Protoplasmas flüssiger wird und sich damit Eigenschaften wie die Viskosität, Adhäsion, Kohäsion und Oberflächenspannung verändern. Die beiden Erklärungen beschrieben die Hydratation bzw. den Quellungszustand des Protoplasmas. Darin trafen sich die zwei „Ansichten, die völlig unabhängig voneinander sind“: Sie hätten also „zumindest in der Beeinflussung des typischen Quellungszustandes des lebenden Protoplasma eine von jenen Wirkungen, welche von der D.E.K. eindeutig abhängen“.<sup>199</sup>

Gicklhorn skizzierte einen Mechanismus der Chloroplastenkontraktion, demzufolge das Ablösen des Chloroplasten von der Zellwand auf der Interaktion von Wassermolekülen mit gelösten Ionen beruht. Anzeichen dafür, dass er diesen Mechanismus weiter zu erhellen versuchte, gibt es keine. Am Ende des Artikels wies er auf die Wissenslücken in Bezug auf das untersuchte System hin: Noch sei unklar, „welches das Lösungsmittel des ‚Protoplasmas‘ bzw. der verschiedenen Plasmakolloide eigentlich ist“.<sup>200</sup> Im Gegensatz zu Gicklhorn versuchte Waelsch gar nicht erst, ein Mechanismus-Schema zu skizzieren. Die „Verknüpfung der beschriebenen Versuchsergebnisse gerade mit der D.E.K.“ sei „noch nicht ausreichend begründet“.<sup>201</sup> Die „spezielle Wirkungsweise“ der DEK lasse sich derzeit nicht näher analysieren und das Phänomen des Absterbens sei „offensichtlich viel zu komplex und sicherlich auch von Faktoren abhängig, die bei meinen Versuchen nicht weiter berücksichtigt wurden“.<sup>202</sup>

#### 6.4.4 Anlass für Gicklhorns Zuversicht: organspezifische Färbung

Seinen ersten Artikel als Mitglied der Arbeitsgemeinschaft publizierte Gicklhorn 1924 zusammen mit Keller. Der Blick auf die Frühphase des Projekts hilft zu verstehen, warum Gicklhorn zunächst an das Potenzial der Vitalfärbung als histo-physiologische Methode glaubte. Wie wir unter 6.1 gesehen haben, war es ihm gelungen, die Organe von *Daphnia magna* einzeln einzufärben. Die Riechstäbchen der Tiere ließen sich zum Beispiel „mit etwa 30 Farbstoffen kathodischen Wanderungssinnes elektiv“ ausfärben (Abb. 6.1c). Daraus folgerten Gicklhorn und Keller, dass das Organ „auffallend stark

<sup>199</sup> Gicklhorn (1933b), S. 69–70.

<sup>200</sup> Gicklhorn (1933b), S. 71.

<sup>201</sup> Waelsch (1933), S. 85.

<sup>202</sup> Waelsch (1933), S. 86.

negativ geladen“ ist.<sup>203</sup> Diesen Schluss ließen sie von Tibor Péterfi „mit seinem Mikro-manipulator [...] elektrometrisch prüfen“. Die direkte Methode zur Bestimmung der elektrischen Ladung der Riechstäbchen habe zum selben Resultat geführt: „In 22 Messungen fand er sie lebend negativ, tot ohne Ladung.“

Aus dem Gelingen der organspezifischen Färbung zog Gicklhorn zwei Schlüsse: Erstens, dass sich die Vitalfärbung als Methode zum Nachweis elektrischer Ladungen eignet, und zweitens, dass physiologische Funktion mit histologischer Färbbarkeit korreliert. Schließlich erfüllten verschiedene Organe zweifelsfrei unterschiedliche Funktionen. Die Versuche zeigten nun, dass sich diese physiologische Differenzierung durch die Wahl bestimmter Farbstofflösungen histologisch nachvollziehen lässt. Gicklhorn und Keller waren begeistert: Die elektive Vitalfärbung zeige, dass „gleichsinnig tätige Zellen oder Organe, [...] gleiche oder ähnliche elektive Färbungen“ ergeben, sofern die „jeweilige Funktion genug spezialisiert“ sei.<sup>204</sup> Sie waren überzeugt, dass sich Zellen oder Organe mit derselben Funktion mit denselben Farbstoffen einfärben lassen. Dieser Schlüsselannahme begegnen wir immer wieder in Gicklhorns Arbeiten, unter anderem auch in seiner Habilitationsschrift. Darin erklärte er, ein Organ oder eine Zelle würde sich einem Farbstoff gegenüber wohl kaum „völlig *passiv*“ verhalten:

Es ist vielmehr sehr wahrscheinlich – und alle Beobachtungen weisen eindeutig darauf hin –, daß die Farbstoffaufnahme, -verteilung und -speicherung und ebenso Veränderungen, welche Farbstoffe erleiden können, in irgendeiner Weise mit den spezifischen Leistungen der gefärbten Organe und Gewebe und ebenso mit deren charakteristischen chemischen und physikalischen Eigenschaften verknüpft sein müssen.<sup>205</sup>

Auf dieser Verknüpfung bauten die weiteren Studien der Arbeitsgemeinschaft auf. Einerseits nutzten Gicklhorn und seine Mitarbeiter die Verknüpfung, um bereits bekannte Organe weiter zu differenzieren. Sie glaubten, über die Vitalfärbung „funktionelle Unterschiede an Organen“ auch dort nachweisen zu können, „wo keine histologische Differenzierung die Annahme funktioneller Differenzen nahelegt“.<sup>206</sup> Gicklhorn und Keller unterschieden etwa in den Nephridialschleifen von *Daphnia* vier funktionell distinkte Abschnitte. Wieder überprüfte Gicklhorn das Färbeergebnis mit elektrometrischen Messungen. Diese zeigten, dass „parallel mit der verschiedenen Funktion der Nierenkanälchen nicht nur eine verschiedene Färbbarkeit derselben, sondern auch ein typisches verschiedenes *elektrisches* Verhalten einhergeht“.<sup>207</sup> Andererseits nutzten Gicklhorn und seine Mitarbeiter die Erfahrungen aus den Färbeversuchen mit *Daph-*

203 Gicklhorn/Keller (1924), S. 4.

204 Gicklhorn/Keller (1926b), S. 546.

205 Gicklhorn (1931b), S. 557. Hervorhebung im Original.

206 Gicklhorn/Keller (1925a), S. 258.

207 *Der Wiener Tag* vom 7. Mai 1935, S. 4. Auch zehn Jahre später berichtete Gicklhorn in seinem Vortrag vor der Wiener Biologischen Gesellschaft noch von den Färbungen, „die Nierenelemente in mehrere Teile [zerlegen], deren *Funktion* verschieden ist“.

nia, um bisher unbekannte Organe zu identifizieren. Aus der Verknüpfung von Funktion und Färbbarkeit zogen sie den Umkehrschluss: „Sind Organe durch gleichsinnige oder ähnliche eindeutig ausfallende Vitalfärbungen ausgezeichnet, so wird man [...] auf gleichsinnige Funktion schließen können.“<sup>208</sup> So färbten Brillantcresylblau, Methylenblau, Neutralrot, Eriocyanin und Vitalneurot das Endsäckchen von *Daphnia magna* Schalendrüse – und ein weiteres Organ (Abb. 6.1d).<sup>209</sup> Dieses Organ identifizierte Gicklhorn als das rudimentäre Endsäckchen der Antennendrüse. „Erst durch sein gleichsinniges Verhalten bei der Vitalfärbung“ habe man dieses Rudiment gefunden und seiner „morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Wertigkeit nach erkannt“.<sup>210</sup>

Gicklhorn ging weiter davon aus, dass die Farbstofflösungen, die in *Daphnia magna* bestimmte Organe einfärbten, die funktionell analogen Organe in anderen Arten hervorheben. Dejdard suchte und fand mit den Stoffen, die *Daphnias* Endsäckchen einfärben, die rudimentäre Antennendrüse in einem Dutzend weiterer Wasserfloharten.<sup>211</sup> Wie sehr sich die Arbeitsgemeinschaft auf die Annahme der speziesübergreifenden Parallelität von Funktion und Färbbarkeit stützte, illustriert Halíks Wassermilbenstudie. Halík konnte die Genitalnäpfe der Tierchen mit denjenigen Stoffen einfärben, die bei *Daphnia* Chemorezeptoren hervorhoben. Die Genitalnäpfe seien „daher höchstwahrscheinlich [...] Organe der Chemorezeption“, argumentierte Halík. Direkte Beweise für diese These könne er nicht vorlegen. Aber die „Analogie mit den *sicheren* Chemorezeptoren der *Daphnia*“ seien so weitgehend, dass „unsere Vermutung sicher eine bloße physiologische Spekulation übertrifft“.<sup>212</sup> Dieselbe Zuversicht finden wir in einem Vortrag Gicklhorns vom Mai 1935. Mit Lichtbildern führte er „den Beweis, daß die Methode der Färbung lebender Organe Rückschlüsse auch für die Funktion der Organe bei höheren Lebewesen erlaubt“.<sup>213</sup> Gleichzeitig verzichtete er weitestgehend darauf, seine Färbeergebnisse biophysikalisch zu interpretieren.

Dass es aber gelungen war, die Organe *Daphnias* einzeln einzufärben, hatten Gicklhorn und Keller 1924 als wichtigen ersten Erfolg ihres Projekts gewertet. Damals sahen sie sich dadurch veranlasst, Fürth zu bitten, die „Kataphorese des Farbstoffs neuerlich in Angriff“ zu nehmen.<sup>214</sup>

208 Gicklhorn/Keller (1926b), S. 546.

209 Gicklhorn/Keller (1925b), S. 166.

210 Gicklhorn (1931b), S. 604.

211 Dejdard (1930), S. 769.

212 Halík (1929), S. 352. Hervorhebung im Original.

213 Der *Wiener Tag* vom 7. Mai 1935, S. 4.

214 Gicklhorn/Keller (1924), S. 8. Fürth (1925), S. 200–201 gab an: „Auf Anregung von Herrn Keller habe ich mir die Aufgabe gestellt, eine Methode zu finden, die diese [mit der elektrischen Kataphorese einhergehenden] Uebelstände nicht aufweist und die gleichzeitig dem biologischen Charakter des Färbeversuchs angepaßt ist.“

#### 6.4.5 Die physikalische Chemie der Farbstoffe

Aus der Kooperation zum Studium der physikalischen Eigenschaften und des Wanderverhaltens von Farbstoffen ging die Artikelreihe „Zur physikalischen Chemie der Farbstoffe“ hervor (siehe 6.1.2). Bezüglich der physikalischen und biologischen Auswertung der physikalischen Messungen wiederholte sich ein uns bereits bekanntes Muster: Wieder fand Fürth, dass die Messungen Kellers Theorie stützten. In allen untersuchten wässrigen und alkoholischen Farbstofflösungen hätte „binnen wenigen Sekunden oder Minuten eindeutig eine der Elektroden sich mit der Farbstofflösung“ angefärbt, während die andere ungefärbt blieb. Dies wertete Fürth als „indirekte[n] Beweis für Kellers Anschauungen zum Mechanismus der Färbung“.<sup>215</sup> Wie bei den DEK-Messungen fand Fürth außerdem einen Weg, die experimentell gewonnenen Daten physikalisch auszuwerten. An dem System könne man die „allmählich erfolgende Umwandlung einer kristalloiden in eine kolloide Lösung [...] in allen Einzelheiten verfolgen“. Die Messungen lieferten „neues Material zu der Frage der Einwirkung von Elektrolytionen auf die Teilchen kolloider organischer Sole“.<sup>216</sup> Auf der Basis der erhobenen Daten skizzierte Fürth 1927 eine Theorie der polaren Adsorption.<sup>217</sup> Die Klärung der „Frage nach dem Mechanismus und den Gesetzmäßigkeiten der Diffusion in Flüssigkeiten“ erweitere die „derzeitige Kenntnis von der molekularen Konstitution der Flüssigkeiten“.<sup>218</sup>

Fürth, der 1929 zum Leiter des Instituts für Experimentelle Physik ernannt wurde, hielt an der Strategie fest, ein Problem gleichzeitig experimentell und theoretisch zu bearbeiten. Das zeigt die folgende Beschreibung seiner Forschung zur Diffusion in Flüssigkeiten von 1932:

Derzeit wird einerseits an der Vervollkommnung der Apparatur gearbeitet, andererseits werden die Messungen auf eine Anzahl von anderen Substanzen, insbesondere auch nichtwässrige Lösungen ausgedehnt, um ein genügend großes und solides experimentelles Material zu sammeln, das geeignet ist, die bisher gemachten theoretischen Ansätze zu prüfen und der weiteren Entwicklung der Theorie der Flüssigkeiten bestimmte Wege zu weisen. Es ist zu hoffen, daß es so in absehbarer Zeit gelingen wird, auch über die molekularen Vorgänge in konzentrierteren Lösungen Näheres zu erfahren.<sup>219</sup>

---

**215** Fürth (1925), S. 204.

**216** Fürth/Ullmann (1927), S. 307. Vgl. 309: „Was nun die theoretischen Folgerungen betrifft, so werden wir wohl nicht fehlgehen, wenn wir die beobachteten Tatsachen so deuten, daß die Teilchen in der unendlich verdünnten Lösung die der Konstitutionsformel entsprechenden Moleküle des Farbstoffes sind, die sich in konzentrierten Lösungen mit wachsender Konzentration immer mehr und mehr polymerisieren.“

**217** Fürth/Ullmann (1927), S. 308.

**218** Fürth (1932), S. 275.

**219** Fürth (1932), S. 279. Bei der Apparatur handelte es sich um den Mikrodifusionsapparat nach Fürth/Zuber (1934). H. Süllmann führte mit diesem Apparat Messungen „speziell im Hinblick auf bestimmte biologische Probleme“ durch.

Auf der biologischen Seite hingegen wurden die Möglichkeiten der neuen Methoden zur Farbstoffcharakterisierung nur ansatzweise ausgeschöpft. Gicklhorn führte seine Färbeversuche an *Daphnia* weiter, unter anderem mit dem Ziel, „Fragen der Physiologie und des feineren Baues der Riechstäbchen“ zu beantworten.<sup>220</sup> Er und Keller hofften, „daß früher oder später die nach physikalisch-chemischen Gesichtspunkten geordneten Vitalfärbungen eine intensivere Auswertung erfahren als es derzeit der Fall“ sei.<sup>221</sup> Färbeergebnisse werde man jedoch erst dann zweifelsfrei auswerten zu können, wenn man die „einzelnen Faktoren der Aufnahme, Verteilung und Speicherung der Farbstoffe ausreichend definieren und beherrschen kann“.<sup>222</sup> Die Auswertung der Messungen scheiterte daran, dass das Phänomen der Adsorption der Farbstoffteilchen an einer bestimmten Entität keine eindeutigen Schlüsse auf die Eigenschaften dieser Entität zuließ. Denn es war unklar, aufgrund welcher Eigenschaften sich Farbstoffteilchen auf die gegebene Weise verhielten.

Zwar schlossen Gicklhorn und Keller vereinzelt von dem Färbemuster auf die elektrische Ladung bestimmter Organe: Die Färbung der *Daphnia*-Riechstäbchen durch Alzarin-Cyanin oder Methylblau deuteten sie etwa als Hinweis auf deren negative Ladung.<sup>223</sup> Allerdings charakterisierten sie dabei die benutzten Farbstoffe nicht nach den von Fürth entwickelten Methoden. 1929 verzichtete Gicklhorns Mitarbeiter Halík „absichtlich“ auf die elektrostatische Interpretation seiner Vitalfärbungen von Wassermilben. Die Arbeit sei „noch nicht ganz fertig“ und Aufgabe weiterer Studien.<sup>224</sup> Die Interpretation lieferte er nie nach.

Die von Fürth geäußerte Hoffnung, „physiologische Veränderungen durch die Veränderungen im Färbungsbilde direkt“ verfolgen zu können, erfüllte eine Studie Pekareks ansatzweise.<sup>225</sup> Pekarek färbte die Nektardrüsen von *Euphorbia gerardiana* und fand, dass sich mit Alkohol-Eisessig oder mit Chlor-Äthyl abgetötete Drüsen anders färbten als unversehrte Drüsen. Im Unterschied zu den unversehrten Drüsen ergebe sich bei den toten „überhaupt keine oder eine allgemeine diffuse Färbung aller Zellwände, Zellkerne und der vorhandenen Inhaltstoffe“. Dies deute darauf hin, dass „man es in den elektiv gefärbten Stellen mit funktionell besonders ausgezeichneten Gebieten zu tun hat“.<sup>226</sup> Der Vergleich aktiver und schon gealterter Drüsen überzeugte Pekarek davon, dass „die den Farbstoff speichernden Zellen die Orte darstellen, wo eigentlich der Honig sezerniert wird“. Es gebe also eine klare „Abhängigkeit des Farbenspeichervermögens vom Alter bzw. von der Funktionstüchtigkeit der Organe“ (Abb. 6.3, rechts). Pekarek gab an, „Lösungen basischer Farbstoffe von bestimmter Konzentra-

220 Gicklhorn/Keller (1926a), S. 244.

221 Gicklhorn/Keller (1926a), S. 245.

222 Gicklhorn/Keller (1926a), S. 245–246.

223 Gicklhorn/Keller (1926a), S. 262. Die Riechstäbchen seien also „alkalisch“.

224 Halík (1929), S. 352.

225 Fürth (1928b), S. 780.

226 Pekarek (1929), S. 283.

tion“ verwendet zu haben.<sup>227</sup> Genauer beschrieb er die verwendeten Farbstoffe nicht. Er zog auch keine Schlüsse über die elektrische Ladung der eingefärbten Strukturen und skizzierte keine Hypothese dazu, welche biophysikalischen Vorgänge dem Ausschleiden von Nektar zugrunde liegen.

#### 6.4.6 Elektrometrie: das Potenzial der Primel

Bei der Entwicklung des Verfahrens zur Messung elektrischer Potentiale waren die Aufgaben nach dem erprobten Muster verteilt. Gicklhorn und Umrath erklärten, die Studien seien wie schon so viele andere durch Keller angeregt worden, „um die Rolle der statischen Elektrizität bei biologischen Vorgängen experimentell zu prüfen“. Fürth habe eine Methode ausgearbeitet, die sie, die Biologen, nun „in bezug auf die Möglichkeiten und Grenzen einer physiologischen Auswertung“ untersuchten.<sup>228</sup> Sie betonten, dass die gemessenen Potentiale „durchwegs mit den auf Grund der Färbung erkannten ‚Anoden‘ und ‚Kathoden‘ im Sinne einer Elektrohistologie“ übereinstimmten.<sup>229</sup> Dies könne man als gegenseitige Bestätigung der entwickelten Methoden werten. Die Messungen des elektrischen Potentials von Armleuchteralgen, so erwähnte Umrath 1929, würden „merkwürdigerweise [...] noch keine gesicherten Aussagen“ zulassen.<sup>230</sup> Auch hier nutzten die Biologen die gewonnenen Daten zur elektrischen Ladung der untersuchten Strukturen nicht, um mutmaßliche physikochemische Vorgänge mit einem bestimmten physiologischen Vorgang in Verbindung zu bringen.

### 6.5 Evaluierung der biophysikalischen Forschung

Die Arbeitsgemeinschaft tat sich schwer damit, Beziehungen zwischen physiologischen und elektrischen Vorgängen nachzuweisen. Das ist nicht erstaunlich: Ihre Forschungshandlungen waren nicht darauf ausgelegt, konkrete feldübergreifende Hypothesen zu prüfen. Untersuchen wir zum Schluss, wie die involvierten Forscher und ihre Fachgenossen aus der Biologie und Physik die Arbeit der Gruppe evaluierten. Letztere scheinen weder eindeutig begeistert gewesen zu sein, noch lehnten sie die Ergebnisse klar ab. Keller seinerseits gab zu, sich in manchen Punkten geirrt zu haben. Das mindere den Wert der Arbeit seiner Gruppe jedoch keinesfalls.

<sup>227</sup> Pekarek (1929), S. 282. Keller (1929b), S. 101 eröffnete derweil: „Ich veranlaßte [...] Pekarek, Nektarien mit negativen und zur Kontrolle auch mit positiven Farbstoffen zu untersuchen.“ Die Ergebnisse einer solchen vergleichenden Studie veröffentlichte Pekarek aber nie.

<sup>228</sup> Gicklhorn/Umrath (1928), S. 228.

<sup>229</sup> Gicklhorn/Umrath (1928), S. 257.

<sup>230</sup> Umrath (1929), S. 262. Mit solchen Messungen waren nicht nur Gicklhorn und Umrath beschäftigt, sondern auch Osterhout/Harris (1928).



Wer ins Weite schaut, irrt leicht und ich weiß bestimmt, daß im Folgenden viel Falsches und Ungenaueres hart bei den Tatsachen steht. [...] Den Sinn eines Programms muß man in dem Ziel suchen, zur Arbeit und zum Widerspruch anzuregen, einen Fortschritt einzuleiten und zu beschleunigen [...].<sup>231</sup>

Diese Darstellung von Keller als Visionär mit verschwommenem Blick finden wir auch in Kommentaren Dritter. Zum Beispiel bezeichnete E. A. Hafner aus der von Spiro geleiteten Physiologisch-chemischen Anstalt Basel Kellers Deutung histologischer Färbungen als „zu einseitig und zu schematisch“. Außerdem werde sie „der ganzen gegenwärtigen Ionenlehre und Aktivitätstheorie wenig gerecht“. Dennoch sei Keller „der erste Biologe gewesen, der die DK. in den Kreis seiner Betrachtungen einbezogen hat“.<sup>232</sup>

In den ersten Jahren ihres Bestehens war das Interesse an den Ergebnissen der Prager Arbeitsgemeinschaft durchaus groß. Der Kolloidchemiker Raphael Liesegang hielt es für denkbar, dass Kellers Studien zur „Elektrizitätsverteilung in der lebenden Zelle und ihre [m] Einfluss auf die Lebendfärbungen von Schnitten“ zukünftig bedeutender werden. Kellers Arbeit verdiene „die Nachprüfung und Weiterbearbeitung durch die Histologen und Physiologen“.<sup>233</sup> Gicklhorn freute sich in seinem Brief an Linsbauer über das positive Echo auf seine Vorträge:

Wenn ich dem Urteil verschiedener Grazer und Wiener Herren trauen darf, habe ich diese gefürchteten Fehler doch vermieden. Die mehr als schmeichelhaften Urteile von Hof. Löwy, Prof. Pfeiffer, Böhnig, Hofr. Schaffer-Wien, Fischel, dem ehemals führenden Valfärber, Prof. Kohner [...] usw. haben mich wohl sehr gefreut.<sup>234</sup>

Auch nach dieser euphorischen Anfangsphase interessierten sich Zeitgenossen für die Ergebnisse der Arbeitsgemeinschaft. Einige reisten nach Prag, um die neuen Arbeitsmethoden zu lernen.<sup>235</sup> Andere folgten Spiros Einladung nach Basel. Dass dieser Kurs „zwecks Einführung der neuen Methoden“ zustande kam, wertete Gicklhorn als „äußeres Zeichen der Anerkennung für die aufgezeigten Erfolge“.<sup>236</sup>

<sup>231</sup> Keller (1932), S. 6–7.

<sup>232</sup> Hafner (1925), S. 579.

<sup>233</sup> Liesegang (1925), S. 447.

<sup>234</sup> Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

<sup>235</sup> Röhrich (1968), S. 16 zufolge erhielt Gicklhorn Besuch von dem Gymnasiallehrer Paul Steinman aus Aarau, dem deutschen Gynäkologen Werner Bickenbach, W. Leber und H. Süllmann aus dem Basler Laboratorium der Universitäts-Augenklinik.

<sup>236</sup> Gicklhorn, „Curriculum vitae“, 22. Juni 1946, S. 1, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

### 6.5.1 Limitierte Ressourcen und eine große Aufgabe

So präsentierte die Arbeitsgruppe im Oktober 1928 im Rahmen eines fünftägigen Kurses ihre Untersuchungsmethoden in Spiros Institut. Kellers Vorstellungen von der Bedeutung elektrischer Vorgänge für biologische Prozesse hatten sich im Vergleich zu den Thesen in der ersten Auflage der *Elektrizität in der Zelle* gewandelt. Das zeigt sein im Vergleich zu 1918 deutlich entschärftes „Glaubensbekenntnis“:

Wir glauben an Ströme in den Zellen, aber wir setzen sie nicht voraus, wir glauben an Ionenreaktionen innerhalb der Zelle, aber wir basieren unsere Aussagen nicht darauf. Ohne eine sichere Anatomie ist eine Physiologie nicht möglich, ohne eine verlässliche mikroskopische Elektromorphologie ruht eine Elektrophysiologie auf sehr unsicherem Grunde. Wir wollen also im gegenwärtigen Stadium der Untersuchung nur annehmen, daß in den Zellen charakteristische elektrostatische Ladungen sich beobachten lassen (manchmal wahrscheinlich auch Ströme), und wir wollen diese Beobachtungen erweitern, sammeln und ordnen.<sup>237</sup>

Kellers Monografie erschien 1925 und 1932 in weiteren Auflagen. Auch sie wurden kritisiert. Der Frankfurter Botaniker Kurt Stern etwa schrieb: „Die Beschreibung der Versuche und die Art der Schlußfolgerung“ in der zweiten Auflage der *Elektrizität in der Zelle* sei „leider in vielen Fällen so wenig eindeutig, daß erst durch eine einwandfreie Nachuntersuchung festgestellt werden könnte, wieviel an den Ergebnissen des Verfassers haltbar“ sei. Stern bekundete Mühe, „das Anregende und Brauchbare“ in dem Buch „von dem vielen Unbrauchbaren zu sondern“. Teilweise kämpfte Keller „gegen Windmühlenflügel“, teilweise „gegen von ihm mißverständene Anschauungen“.<sup>238</sup> Trotz aller Kritik war Keller weiterhin überzeugt, dass die entwickelten Methoden wichtige Entdeckungen ermöglichen werden:

Vielleicht ist es erlaubt, die Voraussagung zu wagen, daß die neuen Methoden angewendet auf die Hauptprobleme der mikroskopischen Anatomie und Physiologie, uns noch einiges Wesentliche zutage fördern werden, wenn es durch Forscher geschieht, die das bisherige experimentelle Material der betreffenden Organe gut übersehen und die über die Einrichtungen größerer Laboratorien verfügen.<sup>239</sup>

Dass solche Entdeckungen noch nicht gelangen, brachte Keller nicht dazu, seine Thesen infrage zu stellen. Für den ausbleibenden Erfolg hatte er eine Erklärung: Die gesetzte Aufgabe sei angesichts der begrenzten Ressourcen seiner Gruppe zu groß.<sup>240</sup>

<sup>237</sup> Keller (1929a), S. 222–223.

<sup>238</sup> Stern (1925), S. 818.

<sup>239</sup> Keller (1929a), S. 234.

<sup>240</sup> Keller (1929a), S. 223: „Kein einzelner und keine Einzelgruppe ist in der Lage, eine mikroskopische Elektromorphologie allein zu schaffen.“

Keller war also weit davon entfernt, sein Programm als gescheitert anzusehen.<sup>241</sup> Die Zahl ihrer Anhänger sei nur deshalb begrenzt, weil die Arbeitsgemeinschaft für einen Aspekt der Biowissenschaften stehe, der in den Fächern Physiologie und Pathologie noch nicht vollständig anerkannt werde.<sup>242</sup>

### 6.5.2 Zweifel an der Auswertung von Färbungen

Wie das Basler Publikum 1928 auf die Vorschläge der Arbeitsgruppe reagierte, können wir dank der in der Zeitschrift *Kolloidchemische Beihefte* abgedruckten Diskussion nachvollziehen. Die Diskussion eröffnete Asher. Er lobte Kellers Gruppe als „vorbildlich“, kritisierte aber das Wort „Elektrostatik“ (der Kurs lief unter dem Titel „Elektrostatik in der Biochemie“) als „unbiologisch“, denn in dem Fach seien „dynamische Vorgänge vor allem wichtig“.<sup>243</sup> Gicklhorn stimmte zu: „Für die funktionell interessierten Biologen, Physiologen und Pharmakologen kommt weniger die Beobachtung eines einzelnen Zustandsbildes in Frage, sondern uns interessieren in erster Linie Zustandsänderungen.“ Diese könne man über die Messung der elektrischen Potenziale aber nicht ermitteln.<sup>244</sup> Einen weiteren Kritikpunkt Ashers ließ Gicklhorn unbeantwortet. Asher stellte den Anspruch der *Vitalfärbung* grundsätzlich infrage. Zellen seien Konglomerate lebender und toter Entitäten. Daraus ergebe sich die Frage: „Wer sagt uns, daß das vital Gefärbte nicht das Tote im Lebenden ist? Kann es sich bei den gefärbten Granula nicht um Entdifferenzierungs-Erscheinungen handeln, die im nicht lebenden Gefüge der sonst lebenden Zelle sind?“<sup>245</sup>

Nach diesen grundsätzlichen Einwänden Ashers wurden die Thesen der Prager Forscher zu physiologischen Funktionen in Zweifel gezogen. Fritz Baltzer, Professor für Zoologie an der Universität Bern und Gottwalt Christian Hirsch, Professor für Zytologie an der Universität Utrecht, merkten an: Die Färbung gebe nur „einen Hinweis für den Sauerstoffgehalt, nicht aber für eine respiratorische Funktion“.<sup>246</sup> Es sei alles andere als klar, dass „aus dem vitalfärberischen Verhalten der einzelnen Organe Schlüsse

241 Die Mediziner Hans Eppinger, Hans Kaunitz und Hans Popper hätten Werke publiziert, die auf den Arbeiten seiner Gruppe aufbauten. Der schwedische Chemiker Ragnar Berg habe seine Theorie akzeptiert und Edward Singer vom College of Physicians and Surgeons der Columbia University seine mikroskopischen Methoden weiter verbessert. Keller/Singer (1939). Der Apotheker Satoru Kuwada habe die Prager Technik vor Ort erlernt und diese zusammen mit Prof. Seki in Japan eingeführt. Keller (1943), S. 8.

242 Keller (1943), S. 8. Seine Unbekanntheit in England erklärte Keller 1943 damit, dass es in Großbritannien keine Lehrstühle für Cytologie, Histologie oder Biophysik gebe.

243 Asher et al. (1929), S. 383.

244 Asher et al. (1929), S. 387.

245 Asher et al. (1929), S. 384.

246 Asher et al. (1929), S. 384. Gicklhorn hatte von der Tatsache, dass in den Kiemensäckchen der Daphnien die Farbverbindung Rongalitweiß zu Methylenblau oxydiert wird, darauf geschlossen, dass diese Kiemensäckchen eine respiratorische Funktion erfüllen.

auf ihre physiologische Bedeutung“ gezogen werden können, mahnte Baltzer. Philipp Ellinger aus Heidelberg gab weiter zu bedenken, dass der Dispersitätsgrad eines Farbstoffs in wässriger Lösung wenig darüber aussage, ob dieser in die Zelle eindringt.<sup>247</sup> Asher, Baltzer, Hirsch und Ellinger zweifelten daran, dass die vorgenommene Charakterisierung der Farbstofflösungen ausreichte, um Färberegebnisse auszuwerten. Das Wissen über die ermittelten Eigenschaften der Farbstoffe in wässriger Lösung reiche nicht, um die elektrische Struktur des lebenden Gewebes zu erschließen – geschweige denn, um physiologische Funktionen zu identifizieren. Die vier waren nicht außergewöhnlich skeptisch. Die Auswertung von Färbemustern galt nach wie vor als schwieriges Unterfangen. So erklärte Osterhout 1927:

The taking up of dyes has been extensively investigated but this method is beset by many pitfalls. To a great extent the coloration of the cell by a dye shows the extent to which the dye can combine with the substances within the cell rather than the permeability. Some cells contain substances which combine with the dye so that it becomes far more concentrated within the cell than in the external solution. [...] A further complication is that a cell may appear to have taken the dye into its interior when in reality only the surface or the cell wall is stained. There are many other difficulties [...] such as toxic action and changes in the dye (including decolorization as it enters the cell).<sup>248</sup>

Der Mediziner Masaji Seki warnte 1936 davor, „für die Färberesultate das Ladungsverhältnis zwischen dem Farbstoff und den Gewebselementen allemal als einen wesentlichen Faktor oder gar als maßgebend anzusehen“.<sup>249</sup> Kellers Annahme, dass die Färbung hauptsächlich das Ergebnis elektrischer Ladungen des Gewebes ist, lehnten viele Zeitgenossen ab. In seinem Review über die Fortschritte der Kolloidchemie des Protoplasmas in den letzten zehn Jahren kam Lepeschkin zu dem klaren Schluss, dass die Methode der Vitalfärbung „nur unsichere Resultate in bezug auf die elektrische Ladung der Zellen und Zellbestandteile zu geben“ vermag. Längst nicht immer würden Ladung und Färbbarkeit übereinstimmende Angaben liefern.<sup>250</sup> Keller scheint diese Einwände zur Kenntnis genommen zu haben. Jedenfalls modifizierte er seine ursprünghliche These zur „Alleinherrschaft des elektrischen Faktors“ zunehmend.<sup>251</sup> In

247 Asher et al. (1929), S. 385. Erstens müsste man diese Eigenschaft des Farbstoffs im Plasma (statt im Wasser) ermitteln. Zweitens sei der Dispersitätsgrad abhängig davon, wie schnell der Stoff ins Gewebe injiziert werde. Es sei daher „notwendig, auch über die Geschwindigkeit der Mischung des Farbstoffes mit der Blutflüssigkeit Aufklärung zu erhalten bzw. Vorsorge zu treffen, daß sie möglichst gleichmäßig erfolgt“.

248 Osterhout (1927), S. 13–14.

249 Seki (1936), S. 187.

250 Lepeschkin (1936), S. 131.

251 Keller (1931), S. 422 meinte beispielsweise: „Die Resultate sind deshalb nicht auf den ersten Hieb eindeutig, weil auch beim Eindringen von Säuren und Basen die Alleinherrschaft des elektrischen Faktors keineswegs in allen Fällen feststeht, vielmehr chemische Komplexbildungen, Teilchengröße-Vergrößerungen und -Verfeinerungen manchmal eine Rolle zu spielen scheinen.“

dem Lehrbuch *Methoden der pathologischen Histologie* von 1948 steht, man wisse über Färbeprozesse noch sehr wenig:

[Ü]ber Wesen und Bedingungen der meisten histologischen Färbungsvorgänge stehen sich die individuellen Meinungen noch ziemlich schroff gegenüber: chemische, physikalische und physikalisch-chemische Hypothesen werden verfochten, ohne daß es bisher gelungen ist, sie zu verallgemeinern.<sup>252</sup>

Weiter sei unklar, wie das Gelingen der selektiven Färbung einzelner Organe zu interpretieren ist: „Auch wenn es gelingt, mittels besonderen Färbeverfahren immer wieder ganz besondere Gewebelemente [...] darzustellen, so muß man stets daran denken, daß man daraus keine histochemischen Schlüsse ziehen kann.“<sup>253</sup>

### 6.5.3 Potenzielle Relevanz der Messungen

Trotz ihres zweifelhaften Nutzens für die biologische Forschung lehnte kaum jemand die von den Prager Forschern entwickelten Messmethoden kategorisch ab. Baltzer etwa fand, die Verfahren könnten „als heuristische Methode große Dienste leisten und auf Funktionen hinweisen, die sich aus dem Bau der Organe nicht erkennen lassen“.<sup>254</sup> Dass die Arbeit der Gruppe trotz aller Kritik rezipiert wurde, lag wohl an der grundsätzlichen Plausibilität der Vorstellung, dass elektrische Vorgänge biologische Prozesse beeinflussen. Fürth hatte wiederholt dargelegt, warum es wahrscheinlich ist, dass elektrische Eigenschaften für das Verständnis biologischer Vorgänge relevant sind. So seien etwa die „Elementarbausteine der Materie, aus denen sich jedes Atom und daher auch jedes Molekül und jeder aus Molekülen bestehende Körper zusammensetzt“, „im wesentlichen elektrischer Natur“.<sup>255</sup> Viele chemische und physikalische Vorgänge ließen sich mit Verweis auf die elektrische Natur der Elementarteilchen erklären. Die moderne Physik lehre, dass sich „alle materiellen Kraftwirkungen, nämlich die Kohäsionskräfte, die chemischen oder Valenzkräfte und schließlich die Kräfte, die die Bestandteile des Atoms zusammenhalten, auf die gewöhnlichen coulombschen Fernkräfte zwischen den geladenen Elementarteilchen“ zurückführen lassen.<sup>256</sup> Dasselbe gelte vermutlich auch für biologische Körper und Vorgänge:

<sup>252</sup> Roulet (1948), S. 118.

<sup>253</sup> Roulet (1948), S. 118.

<sup>254</sup> Asher et al. (1929), S. 285.

<sup>255</sup> Fürth (1929b), S. 235. Analog machten Beutner et al. (1930), S. 2 geltend: „We know from modern electrochemistry that, in general, colloidal particles or membranes must carry electric charges.“

<sup>256</sup> Fürth (1929b), S. 235.

Wenn wir von der Forderung ausgehen, daß die Gesetze der Physik und Chemie auch für belebte Objekte anwendbar sein sollen, dann gelten die oben gemachten Überlegungen auch für sie, und man kommt zu der Behauptung, daß auch die Lebewesen elektromagnetische Systeme und alle vitalen Vorgänge letzten Endes elektrischen Ursprungs sind.<sup>257</sup>

Gicklhorn und Keller betrachteten es als gesichert, dass elektrostatische Ladungen „letzten Endes einen dominierenden Einfluß auf jedes Geschehen im Organismus haben, gleichgültig ob man rein physikalische, chemische oder rein physiologische Fragen behandelt“.<sup>258</sup> Dem Physiologen Spiro leuchtete dieses Argument ein. Den elektrostatischen Kräften müsse „im anorganischen wie im organischen Geschehen eine bisher noch kaum übersehbare, universelle Bedeutung zukommen“.<sup>259</sup> Zwischen elektrischen Erscheinungen und Lebenserscheinungen bestehe eine innige Beziehung.<sup>260</sup> Beutner hätte diese Aussage wohl kaum als übertrieben zurückgewiesen. In einem Artikel von 1930 schrieb er: „[I]t would be a fairly rational and conservative attitude to accept the possibility that electricity is of vital importance in the organism.“ Gleichzeitig mahnte er, „we should try as far as possible to clarify our views as to the true nature and underlying causes of these electric phenomena“.<sup>261</sup> Kellers Auffassung der Färbung als elektrostatischer Prozess war Beutner zufolge unhaltbar. Die wahre Ursache für die differenzielle Färbung seien eher die gegensätzlichen chemischen Affinitäten.<sup>262</sup> Obwohl Kellers Theorie falsch sei, hätten die Studien der Arbeitsgemeinschaft zu interessanten Ergebnissen geführt, meinte Beutner:

[T]his theory, imperfect though it may seem, has been stimulating to further research, since it has led scientific investigators to study experimentally the relation between stainability and potential differences. The result has been [...] that structures staining with a basic dye like methyleneblue are positive against those which fail to stain or stain less.<sup>263</sup>

257 Fürth (1928b), S. 778–779.

258 Keller/Gicklhorn (1928), S. 1190.

259 Spiro (1929), S. 219.

260 Spiro (1929), S. 208.

261 Beutner et al. (1930), S. 2.

262 Über Kellers Vorstellung zum Färbemechanismus schrieb Beutner: „These ideas are hardly correct in a scientific sense.“ Beutner et al. (1930), S. 4: „It seems more likely that staining is determined by chemical affinity rather than by mere electric attraction. However, different chemical affinities of the various tissue structures are the cause of differential staining and at the same time, produce electric potential differences. This is the true underlying cause of the interrelation between potential differences and staining [...].“ Beutners (1920) Abhandlung zu elektrischen Strömen in Organismen hatte die Pflanzenphysiologin Dorothy Haynes (1923), S. 103 übrigens so kritisiert: „Beutner assumes a simplicity and uniformity of structure for the living organism to which no physiologist can give countenance.“

263 Beutner et al. (1930), S. 5.

Ganz ähnlich reagierte die amerikanische Biologin Matilda Moldenhauer Brooks 1933 auf Kellers Beitrag zu der Debatte, ob nur undissoziierte Moleküle in lebendes Proto-plasma eindringen können (wie Osterhout und Marian Irwin-Osterhout behauptet hatten):

Keller's experiments are most interesting and regardless of whether one agrees with his present interpretation of them, they will have to be considered in any attempt to make generalizations. Nevertheless in view of the great complexity of living cells which Keller emphasizes, it seems doubtful whether the evidence at present available is an adequate basis for generalization.<sup>264</sup>

Selbst Stern, der Keller stark kritisiert hatte, glaubte, dass bioelektrischen Potenzialen eine „Bedeutung als Regulatoren des Stoffaustausches zwischen Zelle und Medium“ zukommt.<sup>265</sup> Stern stützte sich dabei nicht zuletzt auf Arbeiten der Prager Arbeitsgemeinschaft:

Es gibt aber doch recht zahlreiche Befunde, die sehr dafür sprechen, daß an der Stoffwanderung von elektrisch geladenen Teilchen im Organismus die elektrischen Potentialdifferenzen die in ihnen auftreten einen wesentlichen Anteil haben. Dafür sprechen vor allem die sehr zahlreichen, von Keller und Mitarbeitern (Gicklhorn, Umrath usw.) erhobenen Befunde über Gleichsinnigkeit von Färbbarkeit mit der Richtung von Potentialdifferenzen.<sup>266</sup>

Schon einige Jahre davor hatte der deutsche Chemiker Heinrich Bechhold gefordert, dass in die Richtung, die unter anderem Keller eingeschlagen hatte, mehr geforscht werden sollte. In seinem Lehrbuch *Die Kolloide in Biologie und Medizin* heißt es: „Merkwürdigerweise sind die Schlüsse, welche man aus der Färbung auf die chemische und physikalische Natur der gefärbten Substanz ziehen kann, nur von Wenigen berücksichtigt.“ Die Fortsetzung dieser „von P. Ehrlich, P. G. Unna, Bethe, v. Möllendorf, Keller und Schulemann inaugurierten Forschungen wäre von höchster Bedeutung“.<sup>267</sup> Noch verfüge man aber über keine Methoden, die elektrischen Eigenschaften und Aktivitäten von Zellbausteinen zu identifizieren: „Von dem eigentlichen Ziel sind wir jedoch noch weit entfernt: ein gefärbtes oder vital gefärbtes Präparat gestattet uns noch keine Rückschlüsse auf die chemische Natur und die physikalische Struktur des gefärbten Substrats.“<sup>268</sup>

<sup>264</sup> Brooks (1933), S. 132.

<sup>265</sup> Stern (1933), S. 342.

<sup>266</sup> Stern (1933), S. 342.

<sup>267</sup> Bechhold (1929), S. 492. Keller hatte Bechhold in dessen Institut für Kolloidforschung in Frankfurt besucht, genauso wie den Anatomen Wilhelm von Möllendorf in dessen Freiburger Labor. Siehe Keller, „Liebe aus Gefälligkeit“, S. 13, Keller Collection, Box 1, Ordner 3, LBI New York.

<sup>268</sup> Bechhold (1929), S. 504. Auch Singer (1952), S. 212 bezeichnete Forschung zum Mechanismus der Färbung als Desiderat: „[An] important reason for the limited histochemical application of staining proce-

Nichtsdestotrotz beeindruckt von den Arbeiten der Prager Gruppe zeigte sich Anfang der 1930er-Jahre ein junger Botaniker namens Frits Went. In seinem Artikel „Eine botanische Polaritätstheorie“ von 1932 zitierte Went Publikationen Pekareks, Fürths und Gicklhorns, zwei Artikel Umraths und drei Arbeiten Kellers. Er spekulierte darüber, „wie durch konstante Potentialdifferenzen in der Pflanze kataphoretisch eine zweipolige Polarität im Stofftransport entstehen kann“.<sup>269</sup> Went interessierte sich ebenfalls für den Vorgang der Wanderung geladener kolloidaler Teilchen oder gelöster Moleküle durch ein elektrisches Feld. Er postulierte ein Potenzialgefälle zwischen der Spitze der Koleoptile, wo der Wuchsstoff produziert wird, und der Basalregion, wo er seine Wirkung entfaltet. Durch dieses Gefälle, so seine These, wird der Wuchsstoff innerhalb des Organs transportiert.<sup>270</sup> Went bediente sich Vitalfarbstoffen, „um eine möglichst große Zahl verschiedener Säuren und Basen auf ihre Transportrichtung in der Pflanze zu untersuchen“. Zu den Publikationen der Prager Arbeitsgruppe schrieb er begeistert:

Elektrische Potentiale, und vor allem die Statik dieser Erscheinungen, werden von diesen Forschern in Pflanze und Tier aufgesucht und in Verbindung gebracht mit den Lebensvorgängen im Organismus. Zur Messung dieser Potentiale bedienen sie sich in erster Linie der Vitalfärbung; zu gleicher Zeit aber werden die dabei erzielten Resultate kontrolliert mit elektrischen Meßapparaten, wobei die schönste Übereinstimmung erzielt wurde.<sup>271</sup>

Dass die Autoren „auf mögliche Fehler der Ausdeutung“ ausdrücklich hinwiesen, begrüßte Went. In den Händen der Prager Forscher sei „die Vitalfärbung von größter Bedeutung geworden, um Potentiale im Organismus aufzudecken“. Went plante, selbst nach einem Potenzialgefälle innerhalb der Haferkoleoptile zu suchen. Vor seiner Abreise von Java nach Pasadena schrieb er, er brauche keine speziellen Instrumente, „perhaps only a very sensible electrometer or potentiometer for measuring potentials in plants. But perhaps I could borrow that from the physical institutes?“<sup>272</sup>

---

dures has been the absence of adequate information on the nature of the staining reaction. A prerequisite of a histochemical analysis of tissue sections with dye is, of course, a working knowledge of the mechanism of the staining reaction.“ „Für ein kausales Verständnis der Vitalfärbungserscheinungen“ – in diesem Punkt stimmte Drawert (1968), S. 14–15 in seinem Lehrbuch zur Vitalfärbung einer Grundannahme der Prager Forscher zu – sei „eine Kenntnis der chemischen und besonders der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Farbstoffe erforderlich.“

<sup>269</sup> Frits Went (1932), S. 553.

<sup>270</sup> Der saure Wuchsstoff bewegte sich innerhalb der Koleoptile so schnell, dass ausgeschlossen wurde, dass er lediglich in die Basalregion diffundierte. Zum polaren Wuchsstofftransport forschten auch Cholodny/Sankewitsch (1937).

<sup>271</sup> Frits Went (1932), S. 534.

<sup>272</sup> Went an Thimann, 13. Oktober 1932, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 2, Ordner 1, HUA Cambridge. Wohl über die Arbeiten Wents stieß Bonner auf die eingangs erwähnten Artikel Kellers und Gicklhorns.



## 6.5.4 Keine Interdependenz, kein Risiko

Wie der Physiker Fürth die gemeinsame Forschung beurteilte, dazu ist wenig bekannt. Zwar war er bereit, an der DPG-Tagung in Prag seine biophysikalische Forschung gemeinsam mit Gicklhorn zu präsentieren. Es sei für ihn als Physiker eine „überaus reizvolle Aufgabe, Methoden zu ersinnen, die zur Erforschung der elektrischen Struktur der lebenden Materie bis in ihre feinsten Teile anwendbar sind“.<sup>273</sup> Allerdings hielt er an der Tagung noch einen zweiten Vortrag zum „Versuch einer quantentheoretischen Berechnung der Massen von Proton und Elektron“.<sup>274</sup> Dieser zweite Vortrag stieß unter seinen Fachkolleg\*innen wohl auf größeres Interesse.<sup>275</sup> Fürths Karriere nützte sein Engagement in der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft wohl nicht wesentlich. Sie schadete ihr aber allem Anschein nach auch nicht: Ab 1931 leitete er das Physikalische Institut und 1937 bis 1938 war er Dekan der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Deutschen Universität.<sup>276</sup> Dass sich anhand der Messmethoden keine physiologischen Probleme lösen ließen, war für Fürth unproblematisch: Er war nicht auf die Ergebnisse biologischer Studien angewiesen, um seine epistemischen Ziele zu erreichen. Dadurch unterschied er sich etwa von Kögl oder Robinson. Von Anfang an hatte er die Aufgabenteilung innerhalb der Gruppe betont und keine Verantwortung für die biologische Seite des Projekts übernommen. Zum Beispiel schrieb er 1923: „Die Ergebnisse scheinen biologisch nicht ohne Interesse zu sein; auf ihre Diskussion muß ich als Nichtfachmann jedoch verzichten und verweise auf die diesbezüglichen Publikationen von Hrn. Keller.“<sup>277</sup>

Gicklhorns Karriere verlief weniger steil als diejenige Fürths. Während seiner Zeit als Leiter der Arbeitsgemeinschaft wurde er promoviert, habilitiert und zum unbesoldeten Professor (a. o.) für Biologie ernannt.<sup>278</sup> Beide Qualifikationsarbeiten

273 Fürth (1929d), S. 952.

274 Fürth (1929c). In dem Vortrag präsentierte er einen Vorschlag zum Konzept des Neutrons, das Wolfgang Pauli „nicht von vornherein unsympathisch“ erschien und im Jahr darauf von Hans Bauer ausgebaut wurde. Vgl. Meyenn (2001), S. XXXVIII.

275 An der Diskussion im Nachgang seines biophysikalischen Vortrags beteiligten sich aber immerhin Physiker wie Arnold Sommerfeld, Walter Schottky oder Rudolf Ladenburg. Siehe dazu Fürth (1929d), S. 957 und die darin abgedruckte Diskussion.

276 Auch in der Wissenschaftsgeschichte wird seine Forschungsaktivität rückblickend positiv betrachtet. So schreibt Stöltzner (1995), S. 295: „Fürth successfully worked as experimentalist and theoretician.“

277 Fürth (1923), S. 63–64. Eine Ausnahme bildet diese Stelle in Fürth/Blüh (1924b), S. 135: „Sehr verlockend“ erscheine ihnen, „die erzielten Resultate zur Deutung der physiologischen Wirkungen des Alkohols auf den Organismus zu verwerten“. Die Zuführung kleiner Mengen Alkohol schade dem Organismus offenbar nicht, sondern wirke „sogar fördernd, während größere Mengen eine zerstörende Wirkung ausüben“.

278 Die *Westböhmisches Tageszeitung* vom 18. Juli 1934 berichtete auf S. 2 von der Ernennung Gicklhorns zum unbesoldeten a. o. Professor. Ende 1936 erfolgte die Beförderung zum besoldeten a. o. Professor. Felix Mainx schrieb dazu an Pringsheim, 30. Dezember 1936: „Bei uns wurde Gicklhorn zum besoldeten ao. Prof. ernannt – als einziger. Wenn wir ihm das auch persönlich von Herzen gönnen, so fragen wir uns doch,

kreisten um die elektive Vitalfärbung.<sup>279</sup> Außerdem erhielt er den Seegenpreis der „Deutschen Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaft und Kunst in der Tschechoslowakei“ für die besten Arbeiten innerhalb eines Zeitraumes von vier Jahren. Und das tschechoslowakische Ministerium für Schulwesen und Volkskultur unterstützte die Forschung seiner Gruppe mit einem Betrag von 30 000 Tschechischen Kronen.<sup>280</sup> Dass Gicklhorn anfänglich enthusiastisch an dem Projekt arbeitete, ist seinem Brief an Linsbauer deutlich anzumerken. Stolz berichtete er davon, dass in Prag „wirklich Schritt für Schritt der simpelsten Probleme wegen erst neue Methoden gesucht, wieder verworfen, modifiziert und schließlich hyperkritisch geprüft“ werden:

[U]nsere Arbeiten (Gickl-Keller) [...] [werden] von Hydra, einem Wurm, einem Krebs, einer Insektenlarve, einer Schnecke piano-pianissimo sich dem Frosch und Salamander nähern [...], und – weiß der Himmel, ob ich das erlebe, – vielleicht einmal beim teuren Kaninchen landen.<sup>281</sup>

Gut zwanzig Jahre später schrieb er: „Alle meine bisherigen Arbeiten haben günstige Aufnahme erfahren, wurden als anregend von anderen Autoren verwertet und ausgebaut und sind mit den wichtigsten Ergebnissen in fachwissenschaftlich einschlägige Lehr- und Handbücher übergegangen.“ Allerdings widmete Gicklhorn sich ab 1935 vorwiegend und seit 1937 ausschließlich historischen Studien.<sup>282</sup> Dass sein Interesse an biophysikalischer Forschung abnahm, hing vermutlich damit zusammen, dass seine und Kellers methodologischen Vorstellungen divergierten. Gicklhorns Ehefrau zufolge zerbrach die Arbeitsgemeinschaft an der Weigerung Kellers, Gicklhorns Forschung weiter zu finanzieren, solange dieser sich nicht Kellers Wünschen beugte. Keller habe auf „die Lösung der vielen ungelösten Rätsel der diversen Krebserkrankungen“ gezielt und „daher auf Experimente mit Mäusen“ gedrängt.<sup>283</sup> Schon 1929 bedauerte er, dass das Laboratorium der Arbeitsgruppe „zu klein und Zeit und Mittel zu beschränkt sind, um an größere Versuchstiere heranzugehen“. Außerdem könne eine Gruppe alleine „geistig nicht ein so weites Gebiet genügend beherrschen“ und „für viele komplizierte Organe des höheren Tieres“ würden ihnen

---

wieso. Auch hier scheint sich der Einfluss Freund's beim Ministerium zu zeigen.“ NL Pringsheim, Cod. Ms. Pringsheim 323, SUB Göttingen.

**279** Der Titel seiner Dissertation lautet „Neue Methoden der elektiven Vitalfärbung zwecks organspezifischer Differenzierung“, Promotionsurkunde vom 3. Juni, 1926, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien. Gicklhorn legte das Haupttrigrosom aus Zoologie und Botanik ab. Mit der Habilitierung für das Fach Biologie an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Deutschen Karlsuniversität Prag wurde Gicklhorn 1929 zum Privatdozenten für Biologie zugelassen.

**280** Ministerium für Schulwesen und Volkskultur an das Dekanat der naturwissenschaftlichen Fakultät der Deutschen Universität in Prag, 28. Dezember 1931, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

**281** Gicklhorn an Linsbauer, 20. Mai 1925, NL Linsbauer, Nr. Ee5/1, IB Graz.

**282** Gicklhorn, „Curriculum vitae“, 22. Juni 1946, S. 1, 1946, PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien.

**283** Tautz (1980), S. 95–96.

„die speziellen Kenntnisse und die speziellen Handwerksgriffe fehlen“.<sup>284</sup> Gicklhorn hingegen habe seine Studien weiterhin „gründlich und systematisch von unten aufbauen“ wollen, zumal sich schon die färberische Handhabung der Wasserflöhe als herausfordernd erwiesen hatte. Weil er und Keller sich nicht auf einen Plan für die weitere Forschung einigen konnten, verließ Gicklhorn die Arbeitsgemeinschaft Ende des Jahres 1935.<sup>285</sup>

---

**284** Keller (1929a), S. 223.

**285** Tautz (1980), S. 95–96.

## 7. Diskussion: Interdisziplinarität in Aktion

In den letzten vier Kapiteln haben wir Projekte kennengelernt, in denen Forscher\*innen Elemente der biologischen und physikalischen Wissenschaften auf neuartige Weise kombinierten. Wir verfolgten im Detail, was die Akteure taten, um sich ihren jeweiligen Forschungszielen zu nähern. Dieses Kapitel diskutiert nun auf einer abstrakteren Ebene, wie im Zuge ihrer Forschungsaktivität unterschiedliche disziplinäre Elemente in konzeptioneller, materieller und sozialer Hinsicht zusammengeführt wurden. Dabei vergleiche ich die Ergebnisse der Fallstudien mit den Erwartungen der *New Mechanists* bezüglich der vollzogenen Forschungshandlungen, der dazu mobilisierten Ressourcen und Fähigkeiten sowie den damit angestrebten Zielen und Normen (Abb. 1.3).

Im Laufe der Diskussion werden die in den ersten beiden Kapiteln entwickelten Fragen zum Zustandekommen und der Umsetzung der interdisziplinären Forschung beantwortet: Wie kamen die betrachteten Nachwuchswissenschaftler\*innen dazu, disziplinenübergreifend zu arbeiten? Wie erschlossen sie die dazu benötigte fachfremde Expertise? Warum beteiligten sich Vertreter\*innen der physikalischen Wissenschaften an der Suche nach biologischen Mechanismen? Und: Welche disziplinären Elemente wurden im Rahmen der interdisziplinären Forschungsaktivität wie verbunden? Gleichzeitig wird evaluiert, inwiefern die Annahmen des *New Mechanism* helfen, die disziplinenübergreifende Forschung zu verstehen.

Dieser letzte Punkt ist umso spannender, weil wir wissen, dass die Biolog\*innen der ersten drei Fallstudien ausdrücklich die einem physiologischen Phänomen zugrunde liegenden biophysikalischen oder biochemischen Vorgänge identifizieren wollten: Hecht zielte auf die Formulierung eines „more or less complete statement of the physicochemical nature of the substances and processes that underlie the photosensory responses of an animal like *Mya*“.<sup>1</sup> Thimann und Went verschrieben sich dem „attempt to unravel the chain of physiological processes which ultimately results in growth“.<sup>2</sup> Und Wheldale Onslow, auf deren Forschung Scott-Moncrieffs Projekt aufbaute, erklärte:

---

1 Hecht (1919a), S. 556.

2 Went/Thimann (1937), S. 118. Die beiden fügten hinzu, dass sie außerdem diejenigen Eigenschaften des Wuchsstoffmoleküls identifizieren wollten, die ihm seine Aktivität verleihen.

„I venture to bring forward an hypothesis which may afford in many respects an explanation, in terms of chemical reactions, of the mechanism underlying the phenomenon of soluble pigment formation.“<sup>3</sup> Das Vokabular des *New Mechanism* bietet sich an, um die Forschungshandlungen dieser Wissenschaftler\*innen zu beschreiben. Die Akteure der ersten drei Fallstudien konstruierten Mechanismus-Schemata und führten Experimente durch, um diese zu testen und zu verfeinern.<sup>4</sup>

Die Unterkapitel 7.1 und 7.2 werten die vier historischen Fallstudien mit Blick auf die zwei Schlüsselhandlungen und -ressourcen der mechanistischen Forschung aus: Das Konstruieren und Testen von Mechanismus-Schemata sowie die mentalen und materiellen *interlocking*-Modelle. In den Projekten Hechts, Scott-Moncrieffs und der Wuchsstoffforscher\*innen erfüllten die postulierten Mechanismus-Schemata die Funktion mentaler *interlocking*-Modelle. Diese waren „heuristically useful in directing research programs in the design of experiments“, indem sie vorgaben, welche Forschungshandlungen durchzuführen und welche Ressourcen und Fähigkeiten dazu notwendig waren.<sup>5</sup> Als materielle *interlocking*-Modelle lassen sich, so mein Vorschlag, die untersuchten biologischen Objekte (etwa *Ciona*, *Avena* oder *Antirrhinum*) auffassen. Unter geeigneten Bedingungen zeigten sie das zu erklärende Verhalten auf regelmäßige Art und Weise. Sie wurden manipuliert und die Auswirkungen der Manipulationen detektiert, um mehr über das physiologische Phänomen und die diesem zugrunde liegenden subzellulären Vorgänge zu erfahren. Die Verfügbarkeit materieller *interlocking*-Modelle war entscheidend für das Gelingen der disziplinenübergreifenden Forschung.

Weniger aussagekräftig sind die Thesen des *New Mechanism*, wenn es darum geht, das *Zustandekommen* der historischen Forschungsprojekte zu erklären. Denn nicht ihr unbändiges Interesse an der Erklärung eines gewissen physiologischen Phänomens brachte die Akteure dazu, bestimmte Mechanismen zu erforschen. Stattdessen priorisierten sie die Umsetzbarkeit des Forschungsvorhabens und achteten darauf, dass die zur Realisierung der biochemischen oder biophysikalischen Experimente benötigten Ressourcen und Fähigkeiten verfügbar waren. Weiter sollten sich die geplanten Forschungshandlungen eignen, um disziplinäre Ziele normgerecht zu erreichen. Dass Forscher\*innen auf die Realisierbarkeit ihrer Pläne achten, ist keine neue Erkenntnis. So schreiben etwa die Wissenschaftssoziologinnen Adele Clarke und Joan Fujimura über die Forschungspraxis der Lebenswissenschaften des 20. Jahrhunderts:

3 Wheldale (1911), S. 133.

4 Anders war das Projekt der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft angelegt. Weder formulierten die Prager Forscher ein Schema eines biologischen Mechanismus, noch zielten ihre Experimente darauf, ein solches zu testen.

5 Craver/Darden (2013), S. 34.

Achieving doability [...] means that investigators simultaneously align or fit their research problems across experimental or other research capacities, laboratory / work site organization and overall direction, and the broader worlds of fiscal, scientific, and extrascientific support and interest.<sup>6</sup>

Dank der Diskussion in 7.1 und 7.2 können wir die Faktoren, die für die Evaluierung der Umsetzbarkeit wichtig waren, in 7.3 genauer benennen. Außerdem wird klar, warum sich Chemiker\*innen an der Erforschung physiologischer Mechanismen beteiligten, obwohl sie nicht auf die Erklärung physiologischer Phänomene zielten: Sie waren auf Ressourcen und Fähigkeiten der Biologie angewiesen, um ihre fachspezifischen Forschungsziele normgerecht zu erreichen.

Unterkapitel 7.4 schließlich beleuchtet die soziale Struktur der vier Forschungsprojekte. Die Fallstudien legen nahe, dass sich die soziale Organisation der disziplinenübergreifenden Suche nach Mechanismen aus der Verschränkung der Ziele und Normen der involvierten Parteien sowie der Verteilung der Ressourcen und Fähigkeiten unter ihnen ergab.

## 7.1 Das Konstruieren fächerübergreifender Mechanismus-Schemata

Die Akteure der ersten drei Fallstudien entwickelten Hypothesen dazu, welche biophysikalischen oder biochemischen Prozesse einem bestimmten physiologischen Phänomen zugrunde liegen könnten. Diese mentalen *interlocking*-Modelle instruierten ihre Forschung: Sie rückten bestimmte Typen von Entitäten und Aktivitäten in den Fokus des Interesses und klärten, welche Ressourcen – und gegebenenfalls welche Kooperationspartner\*innen – nötig waren, um die Modellannahmen zu plausibilisieren. Außerdem lieferten sie Vorlagen, wie die Beiträge der verschiedenen Fächer zu integrieren waren.

### 7.1.1 Strategien der Schema-Konstruktion

Im Zuge ihrer Forschung führten die betrachteten Akteure konzeptionelle Elemente verschiedener Fächer zusammen. Besonders gut verfolgen lässt sich dies an der Konstruktion ihrer Mechanismus-Skizzen. In den Fallstudien haben wir gesehen, wie Biolog\*innen aus anderen Forschungskontexten Annahmen zu den relevanten Eigenschaften chemischer Entitäten und Aktivitäten importierten.<sup>7</sup> Im Laufe der Zeit

---

<sup>6</sup> Clarke/Fujimura (1992), S. 8.

<sup>7</sup> So übernahm Hecht aus der Physikalischen Chemie das Schema einer photochemischen Reaktion, die Wuchsstoffforscher\*innen aus der Hormonforschung jenes der strukturspezifischen Aktivität einer che-

wurden die abstrakten Skizzen mit genaueren Angaben zu den sich in den Zellen abspielenden Ereignissen konkretisiert.<sup>8</sup> Hechts Strategie bestand explizit darin, sein Mechanismus-Schema mit konkreteren Aussagen zu den chemischen Vorgängen in den Lichtsinneszellen zu füllen. Zwei Jahre nach seinen ersten Experimenten mit *Ciona* schrieb er: „It is my purpose, as this work proceeds, to map out in increasingly greater detail the dynamics of this photochemical system, and to test various deductions from it.“<sup>9</sup>

Zur Formulierung ihrer Mechanismus-Schemata verwendeten die Akteure damit Strategien, die wir mit Darden als „schema instantiation“ und „modular subassembly“ bezeichnen können.<sup>10</sup> Hecht pries 1922 das Übernehmen fachfremder Konzepte als vielversprechendes Vorgehen: „A sudden forward movement in one science has often consisted in the application of a principle from a distantly related field.“<sup>11</sup> Auch andere Autoren rieten, nach Parallelen zwischen Vorgängen der belebten und unbelebten Welt zu suchen. Um komplexe physiologische Vorgänge kausal erklären zu können, empfahl zum Beispiel Abderhalden, „Einzelvorgänge für sich zu betrachten und für sie im Reagenzglasversuch eine Analogie zu suchen.“<sup>12</sup> Und Liesegang pries die physikalischen Wissenschaften als Fundgrube „einfacherer Modelle“, die für die Biologie von heuristischem Wert sein können.<sup>13</sup>

Eine weitere Methode der Schema-Konstruktion ist laut Dardens abstrakter Analyse das Skizzieren hypothetischer Rollen, die den Komponenten des gesuchten Mechanismus zukommen.<sup>14</sup> Auch dieses Vorgehen treffen wir bei den betrachteten Akteuren an. So ging Hecht davon aus, dass die optischen Nervenimpulse aus der Einwirkung des Lichtes auf die Rezeptorzellen im Sinnesorgan hervorgehen. Also fokussierte seine

---

mischen Substanz und Wheldale Onslow aus der Organischen Chemie das Schema der Oxidierung von Flavonen. Damit importierten sie eher kleinere Elemente als eine Vielzahl von Entitäten und Aktivitäten umfassende Schemata. Dasselbe hat Nickelsen (2015), S. 8 bereits für die Photosynthese-Forschung festgestellt.

**8** Sie ergänzten die Schemata etwa um Angaben zur Anzahl der Vorläufersubstanzen der lichtempfindlichen Substanz S oder der Struktur der Auxine und Anthocyane.

**9** Hecht (1919a), S. 556.

**10** Darden (2002), S. S359 und S361: „Schema instantiation begins with a highly abstract framework for a mechanism, a schema, which is then rendered less abstract during the process of instantiation.“ Und: „Modular Subassembly [...] involves reasoning about groups of mechanism components. One hypothesizes that mechanism consists of known modules or types of modules.“

**11** Hecht (1922), S. 6. Ganz ähnlich Wiesner (1905), S. 149: „Die befruchtenden Ideen und Methoden kommen häufig genug nicht aus dem Schoße engumschriebener Forschungsgebiete, sie kommen zumeist gewissermaßen von außen, aus anscheinend fremden Bereichen.“

**12** Abderhalden (1921), S. 79–80; siehe auch (1920), S. 4: „Sind auch die Methoden, mit denen ein bestimmter Befund erhoben wird, eigener Art, und steht er zunächst scheinbar ohne jede Analogie da, so ruht der Forschergeist nicht eher, bis die Beziehungen zu Vorgängen in der unbelebten Natur aufgefunden sind.“

**13** Liesegang (1935), S. 27. Der Kolloidchemiker meinte: „Geht man an ein biologisches Problem heran, so ist es meist nützlich, sich vorher einmal in der anorganischen Natur umzusehen, was diese auf dem Gebiet zu leisten vermag.“

**14** Darden (2002), S. S360.

Forschung auf die Wirkung des Lichts auf die empfindlichen Elemente der Lichtsinneszellen.<sup>15</sup> Er zerlegte den Mechanismus der Lichtwahrnehmung konzeptionell und verortete die Funktion, den Lichtreiz in einen Nervenimpuls umzuwandeln, in den Lichtsinneszellen.<sup>16</sup> In diesen Zellen müsse Folgendes passieren:

First, there has to be a sensitive substance which absorbs light and is changed by it into one or more active products. Second, it is necessary to maintain a supply of this photosensitive material; otherwise it would be used up, and the process would come to an end. [...] Third, the active photoproducts of the primary light reaction must do something of which the end result is an impulse from the receptor cell.<sup>17</sup>

Um Mechanismus-Schemata auszufüllen, kann laut Darden weiter die Strategie des „forward/backward chaining“ zum Einsatz kommen. Dabei wird auf der Basis früherer Schritte des Mechanismus über die Entitäten und Aktivitäten spekuliert, die darauf folgen könnten. Oder man bestimmt umgekehrt von späteren Entitäten und Aktivitäten ausgehend diejenigen Komponenten, die diesen vorausgegangen sein könnten.<sup>18</sup> Überlegungen dieser Art leiteten die Wuchsstoffforschung an. Es gebe grundsätzlich zwei Methoden, den Mechanismus der Auxinwirkung aufzuklären, schrieben Thimann und Went 1937 und griffen Emil Fischers Metapher von Schlüssel und Schloss auf, das auch Kögl schon verwendet hatte. Sie bezeichneten das Auxin als den Schlüssel, der ein Schloss öffnet, um Wachstum zu ermöglichen: „it is clear that the opening process may be studied either by analyzing the lock (physiological approach) or by analyzing the key (chemical approach).“<sup>19</sup> Diese Erklärung der historischen Akteure passt zu Dardens Annahme, dass die Strategie des „forward/backward chaining“ genutzt wird, wenn bereits etwas über eine Entität oder Aktivität des Mechanismus bekannt ist.<sup>20</sup> Thimann und Went betonten, dass sie auf eine Reihe von Erkenntnissen zurückgreifen konnten, die eine erfolgreiche Bearbeitung dieses Problems wahrscheinlicher machten als in vergleichbaren Fällen. Zum einen seien die Wirkstoffe relativ einfach, und zum anderen seien ihre Konstitutionen bereits vollständig bekannt. Deshalb hätten sie über deren Aktivität spekulieren können.<sup>21</sup> Aus demselben Grund glaubten auch Wheldale Onslow und Haldane Ende der 1920er-Jahre, dass es sich lohnen könnte, sich erneut mit dem Mechanismus der

---

15 Hecht (1938b), S. 23: „Our own idea has been that no matter what enters in the chain of events, the ultimate place of origin of the impulses which pass along the optic tracts is in the initial action of light on the receptor cells in the sense organ.“

16 Damit nahm er die von Bechtel/Richardson (2010) beschriebene „decomposition“ des Systems und „localization“ einzelner Komponenten vor.

17 Hecht (1938c), S. 158–159.

18 Darden (2002), S. S362 und (2018), S. 262.

19 Went/Thimann (1937), S. 118.

20 Darden (2002), S. S363.

21 Went/Thimann (1937), S. 118.



Anthocyan-Synthese zu beschäftigen: Dank der Arbeiten Willstätters und Robinsons lagen ihnen gut gestützte Hypothesen zur Struktur der Endprodukte dieser Synthese vor.

### 7.1.2 Die Entwicklung einer Methode statt eines Mechanismus-Modells

Kein Mechanismus-Schema formulierten die Mitglieder der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft. Das erklärte Ziel der Gruppe war es, eine Methode zur Ermittlung der elektrischen Ladung von Biokolloiden zu entwickeln, und nicht, den Mechanismus eines bestimmten biologischen Phänomens aufzudecken. Die Forscher fokussierten auf den Vorgang der Vitalfärbung, also den Eintritt von Farbstoffteilchen in Lebewesen und deren Ablagerung im Tier- oder Pflanzenkörper. Dieser Vorgang unterscheidet sich von der Lichtwahrnehmung, der Zellstreckung oder der Anthocyan-Synthese schon dadurch, dass er in der Natur nicht vorkommt.<sup>22</sup> Nichtsdestotrotz war die Gruppe wie die übrigen Akteure daran interessiert, die physico-chemische Basis physiologischer Vorgänge aufzuklären. Ihre Suche nach einer Methode zur Bestimmung der elektrischen Ladung von Biokolloiden war motiviert durch die Hoffnung, dadurch physiologische Vorgänge besser verstehen zu können.<sup>23</sup> Eine konkrete Beziehung zwischen einem biophysikalischen und einem physiologischen Vorgang postulierten sie aber nicht.

### 7.1.3 Handlungsleitende feldübergreifende Annahmen

Physik und Chemie boten also nicht nur technische, sondern auch konzeptionelle Inputs für die Erforschung biophysikalischer und biochemischer Vorgänge. Mit dem Import von Konzepten wurden oft gleichzeitig neue Arbeitsprotokolle übernommen. Als Kögl etwa den Wuchsstoff zum Hormon erklärte, schlug er gleichzeitig ein Verfahren zur Identifizierung dieses Stoffs vor. Dieses Verfahren beruhte auf der Annahme, dass die Zellstreckung durch einen chemischen Stoff und seine spezifischen Eigen-

<sup>22</sup> Die Riechstäbchen von *Daphnia* oder die Nektardrüsen von *Euphorbia* kommen normalerweise nicht mit synthetischen Farbstoffen wie Kongorot oder Methylenblau in Berührung.

<sup>23</sup> Die zu entwickelnde Elektrohystologie werde den Grundstein legen „zu einer ganzen Reihe von Entdeckungen anderer Wissenschaften, der Pflanzenphysiologie ebenso wie der tierischen Physiologie, Pathologie und Biologie“, prophezeite Keller (1918), S. 101. Keller/Gicklhorn (1928), S. 1190 beschrieben den Nutzen der zu entwickelnden „Elektrohystologie“: „Der Wert einer genauen Kenntnis der elektrostatischen Ladungsverteilung in Zellen und Geweben liegt dann nicht bloß darin, daß man eine Fülle sonst zusammenhangloser, biophysikalischer und biochemischer Beobachtungen von einem Prinzip aus behandeln kann, sondern vor allem in der Möglichkeit, die Elektrizität als universelle Naturkraft in ihrem Wirken besser als es bisher gelang, verfolgen zu können und einen tieferen Einblick in die verschiedenen Phasen wichtiger Lebenserscheinungen zu gewinnen.“

schaften ausgelöst wird (feldübergreifende Annahme II.). Weiter mutmaßte Kögl, dass die Aktivität des Stoffs auf seiner molekularen Form beruht (II.a). So fremd Kögls Kooperationspartner\*innen aus der Botanik das Schlüssel-Schloss-Prinzip war, so wenig waren Hechts Kolleg\*innen aus der Zoologie mit den Mess- und Auswertungsverfahren der Physikalischen Chemie vertraut. Hecht glaubte, das Verhalten lichtempfindlicher Organismen als Resultat von im Sinnesorgan ablaufenden chemischen Prozessen interpretieren zu können (I.). Wheldale Onslow nahm an, dass Gene chemische Reaktionen auslösen, im Zuge derer Anthocyane produziert werden (III.). Und Keller war überzeugt, dass physiologischen Vorgängen elektrische Vorgänge zugrunde liegen (IV.). Diese feldübergreifenden Thesen kristallisierten sich nicht erst im Laufe der Beschäftigung der Forscher\*innen mit der Lichtwahrnehmung, der Zellstreckung, der Anthocyan-Synthese oder der Vitalfärbung heraus. Sie waren von Beginn an zentrale handlungsleitende Elemente der disziplinenübergreifenden Forschungsprojekte.

Durch das Formulieren der Hypothesen (I.) bis (IV.) postulierten die Forscher\*innen Beziehungen zwischen den in unterschiedlichen Fächern studierten Entitäten und Aktivitäten. Die Hypothesen führten die Bedeutung jener Ressourcen und Fähigkeiten vor Augen, mit denen sich Wissen über die vermuteten Beziehungen gewinnen ließ: So implizierte (I.), dass in der Physikalischen Chemie etabliertes Wissen über die Kinetik chemischer Reaktionen eine wertvolle Ressource für die Sinnesphysiologie darstellt. Genau so sah sich Kögl aufgrund von (II.) berechtigt, einen Stoff aufgrund seiner physiologischen Wirkung als *den* pflanzlichen Wachstoffsstoff anzusprechen. Weiter informierten die feldübergreifenden Annahmen (I.) bis (III.) die in den Forschungsprojekten vollzogenen Experimente. Sie benannten die Entitäten und Aktivitäten, die die Akteure zu manipulieren versuchten. Und sie ermöglichten es, die Auswirkungen der Interventionen auf das Verhalten der Versuchsobjekte mit Blick auf das mutmaßliche Geschehen auf der Mikroebene zu interpretieren.

## 7.2 Das Evaluieren der Schemata durch Experimente

Zu Beginn der Forschungsvorhaben waren (I.) bis (IV.) Hypothesen, die sich ebenso gut als falsch hätten herausstellen können. Die Akteure fanden indes schon in einem frühen Stadium ihrer Arbeit empirische Hinweise für die Plausibilität der postulierten Beziehungen. Hecht verfügte nach wenigen Wochen in La Jolla über Messungen, die zeigten, dass sich *Cionas* Lichtreaktion durch das Gesetz von Bunsen und Roscoe beschreiben ließ. Hypothese (I.) bot eine einfache Erklärung für diesen Umstand. Fürth und Keller interpretierten ihre Beobachtung von 1923, wonach Alkohol die DEK des Blutserums beeinflusst, als Hinweis auf die Plausibilität der Annahme (IV.). Kögl fand bald Ausgangsstoffe, die sich im *Avena*-Test als aktiv erwiesen. Danach dauerte es kein Jahr, bis Auxin kristallin vorlag. Alles deutete zudem darauf

hin, dass die physiologische Wirkung des Hormons von seiner genauen molekularen Struktur abhing. Damit schien sich (II.a) zu bewahrheiten. Scott-Moncrieff wiederum konnte bereits nach einem Jahr die biochemische Wirkung eines einzelnen Gens identifizieren. Damit wurde Annahme (III.) sowie die Umsetzbarkeit des Projekts rasch plausibilisiert.

### 7.2.1 Experimente als Schema-Tests

Die von den historischen Akteuren entworfenen Schemata umfassten Annahmen zu den relevanten Komponenten des Mechanismus der Lichtwahrnehmung, des Streckungswachstums oder der Anthocyan-Synthese, ihrer Organisation und den zwischen ihnen bestehenden kausalen Beziehungen. Um diese Annahmen zu prüfen, führten die Forscher\*innen Experimente durch. Hecht bezeichnete sein hypotheti-

Akteure	Hecht	Wachstoffsforcher*innen	Scott-Moncrieff et al.	Gicklhorn, Fürth et al.	
Versuchsobjekt	<i>Ciona intestinalis</i> <i>Mya arenaria</i>	<i>Avena sativa</i> (Koleoptile)	<i>Antirrhinum majus</i> und weitere	<i>Daphnia magna</i> und weitere	
System S	Lichtsinneszellen	Zellen in Basalregion	Blütenblattzellen	diverse Organe	
Phänomen $\Psi$	Lichtwahrnehmung	Streckungswachstum	Blütenfarbenausprägung	?	
$\Psi_{in}$	Wirkung des Lichtreizes	Wachstoffsaktivität	Genaktivität	Aktivität von Kolloid	
$\Psi_{out}$	Reizung der Sehnerven	Zellvolumenvergrößerung	Färbung des Zellsafts	Aktivität von Kolloid	
prozessualer Kern	Umwandlung eines Licht- in einen Nervenimpuls	Erhöhung der plastischen Dehnbarkeit der Zellwand	Pigmentbiosynthese	?	
postulierte Entitäten	Substanzentypen S, P, A, L und T	Wachsstoff, H <sub>2</sub> O, Zellwandmicellen	Gene, H <sup>+</sup> , Anthocyane, Co-Pigmente	Farbstoff- und Biokolloide (FK, BK), Lösungsmittel	
postulierte Aktivitäten	photochemische Reaktion, gegenläufige chem. Reaktion, katalysierte chem. Reaktion	Auslösen einer Masterreaktion, u. a. Lockerung des Micellagerüsts	Veränderung des pH-Werts, Bildung und Modifikation von Pigmentstrukturen	Adsorption von FK an Elektroden (im Modellversuch) und an BK (im Vitalfärbversuch)	
Intervention >> interpretiert als	Beleuchten >> Auslösen von S → P + A Erhöhen der Temperatur >> Erhöhen der Geschw. von A + P → S; L → T	Kappen der Koleoptilspitzen >> Wachsstoff Entfernen Auxin Zuführen >> Wachsstoff Zuführen	Kreuzen von Pflanzen >> Neukombinieren von Genen mit bestimmter Wirkung auf die Bildung von Pigmentstrukturen und den Zellsaft-pH	Zuführen von FK, die zu best. Elektrode wanderten > ... Zuführen von FK mit +/- elektr. Ladung	Ändern der Konzentration einer Lösung >> Ändern der DEK der Lösung
Detektion >> interpretiert als	Dauer der Reizreaktion >> Geschwindigkeit der unterliegenden chemischen Reaktionen	Ausmaß des Krümmungswinkels >> Menge des zugeführten Wachsstoffs	im Zellsaft vorliegende Pigmentstrukturen + pH-Wert desselben >> Effekte der Genwirkung	Einfärben bestimmter Geweberegion > ... elektr. Ladung der gefärbten BK	Ändern der Daphniensterblichkeit/ Kontraktion der <i>Spirogyra</i> -Chloroplasten >> ?

**Abb. 7.1** Charakterisierung der von den Akteuren vorgenommenen Experimente über das untersuchte Phänomen, die postulierten Entitäten und Aktivitäten, vorgenommenen Interventionen und detektierten Effekte. Die Interventionen und deren Auswirkung auf das Phänomen interpretierten die Forscher\*innen im Lichte ihrer feldübergreifenden Annahmen.

sches Schema explizit als Ausgangspunkt für seine Versuche: „Such a scheme has been shown to fit the facts of retinal adaptation, and to offer a starting point for quantitative investigations into the mechanism of visual reception.“<sup>24</sup> In ihren Experimenten manipulierten die Wissenschaftler\*innen ihre Versuchsobjekte und registrierten, wie sich dadurch deren Verhalten veränderte.

Die Forscher\*innen arbeiteten mit Versuchsobjekten, die das zu untersuchende physiologische Phänomen zeigten (Abb. 7.1). *Ciona* und *Mya* empfangen Lichtreize, *Avena*-Koleoptilen wuchsen und Zierpflanzen wie etwa *Antirrhinum majus* prägten rote bis blaue Blüten aus. Craver, Glennan und Povics Notation folgend können wir den zu erforschenden prozessualen Kern der Mechanismen beschreiben als die Umwandlung eines Lichtreizes ( $\Psi_{in}$ ) in einen Nervenreiz ( $\Psi_{out}$ ) in den Lichtsinneszellen; die durch die Wuchsstoffaktivität ( $\Psi_{in}$ ) induzierte Volumenvergrößerung ( $\Psi_{out}$ ) von Zellen im Basalteil von Haferkoleoptilen; und die durch die Aktivität von Genen ( $\Psi_{in}$ ) bewirkte Färbung des Zellsafts ( $\Psi_{out}$ ) von Blütenblättern.

Bei der Charakterisierung der zu untersuchenden Phänomene stützten sich die Akteure auf langjährige konzeptionelle und experimentelle Vorarbeiten ihrer jeweiligen Fachgebiete. Hecht begrenzte den Vorgang der Lichtwahrnehmung wie in der objektiven Sinnesphysiologie vorgeschlagen: Die Sinneswahrnehmung ist ein Prozess, der mit der Aufnahme eines Reizes durch das Sinnesorgan beginnt und mit dem Weiterleiten dieses Reizes ans Nervensystem endet. Auch in der Pflanzenphysiologie wurde das Streckungswachstum seit Längerem als Volumenvergrößerung von Zellen aufgefasst, mutmaßlich ausgelöst durch einen oder mehrere chemische Stoffe. Die Wuchsstoffforscher\*innen stützten sich bei der Konzipierung des zu untersuchenden physiologischen Phänomens auf mikroskopisch-anatomische Studien von Koleoptilen und auf jahrzehntelange pflanzenphysiologische Forschung zum Phototropismus.<sup>25</sup> Analog baute Scott-Moncrieff auf den seit den frühen 1900er-Jahren laufenden genetischen Studien von Batesons Gruppe zur Blütenfarbenvererbung auf. Obwohl die Klassische Genetik den physiologischen Vorgang der Merkmalsausprägung ausblendete, war allgemein akzeptiert: Dieser beginnt mit der Aktivität von Genen und endet mit der Produktion der dem Merkmal zugrunde liegenden Entitäten.

Die Forscher\*innen hatten also eine abstrakte Vorstellung von den Input- und Output-Ereignissen, die das zu erforschende Phänomen begrenzen. Auf der Grundlage ihrer Experimente schafften sie es, diese Ereignisse immer genauer als Aktivität von in den Zellen vorkommenden Entitäten zu beschreiben. Um ihre hypothetischen Schemata zu evaluieren, vollzogen sie zwei im *New Mechanism* hervorgehobene Handlungen: Sie versuchten, den im Versuchsobjekt mutmaßlich operierenden Ziel-

<sup>24</sup> Hecht (1920e), S. 1.

<sup>25</sup> Aus den mikroskopischen Studien ging hervor, dass sich die Anzahl der Zellen in diesem Alter der Koleoptilen nicht mehr ändert. Das Wachstum der Koleoptilen beruht also einzig auf der Vergrößerung der bereits vorhandenen Zellen.

mechanismus zu manipulieren und die Auswirkungen der Interventionen zu detektieren. Allerdings drängt es sich nicht auf, die Experimente der betrachteten Akteure als *top-down*- und *bottom-up*-Experimente zu beschreiben. Zunächst ist prinzipiell unklar, wie Forscher\*innen zwischen Interventionen auf Vorgänge auf der Mikro- oder Makroebene unterschieden hätten, und es deutet nichts darauf hin, dass sie glaubten, dies getan zu haben. Weiter war es ihnen in den meisten Fällen nicht möglich, die Eigenschaften von Entitäten und Aktivitäten der Mikroebene zu detektieren, wie es *top-down*-Experimente voraussetzen würden.<sup>26</sup> Und genauso wenig konnten sie sicher sein, Entitäten und Aktivitäten auf der Mikroebene gezielt verändert zu haben. Außerdem prüften sie Konstitutions- und Kausalbeziehungen nicht separat, sondern in denselben Experimenten.<sup>27</sup>

Alternativ schlage ich vor, die Experimente der Akteure als iterative Präzisierung der Intervention auf das Input-Ereignis und der Detektion des Output-Ereignisses des Phänomens zu verstehen. Die beiden Ereignisse siedle ich im Gegensatz zu Craver, Glennan und Povic nicht kategorisch auf der Makroebene an. Stattdessen meine ich, dass die Akteure mit ihren Versuchen darauf zielten, die zunächst abstrakt beschriebenen Ereignisse  $\Psi_{in}$  und  $\Psi_{out}$  durch konkrete biochemische Ereignisse  $\Phi_{in}$  und  $\Phi_{out}$  zu ersetzen. Dabei wurden empirische Daten zu  $\Psi/\Phi_{out}$  genutzt, um Annahmen über  $\Psi/\Phi_{in}$  zu evaluieren. Dadurch konnten die Forscher\*innen  $\Phi_{in}$  immer präziser instanzieren. Dies half wiederum, Annahmen zu  $\Phi_{out}$  zu präzisieren. Außerdem ließen sich die auf der Kausalkette zwischen  $\Phi_{in}$  und  $\Phi_{out}$  liegenden Aktivitäten nun besser identifizieren. Auf den nächsten Seiten werden diese verschiedenen Phasen des Experimentierens vorgestellt.

In einem ersten Schritt wiesen die Forscher\*innen die kausale Relevanz von  $\Psi/\Phi_{in}$  für  $\Psi/\Phi_{out}$  nach. In diesem Zusammenhang bemühten sie sich, alternative Ursachen für  $\Psi/\Phi_{out}$  auszuschließen. Hecht experimentierte in einer Dunkelkammer, um sicher zu sein, dass die Lichtreaktion seiner Versuchstiere nur auf dem von ihm zugefügten Lichtreiz beruhte. Auch die Wuchsstoffforscher\*innen ließen ihre Haferkoleoptilen in einer Dunkelkammer wachsen – in der zusätzlich konstante Lufttemperatur und -feuchtigkeit herrschte. Die JIHI-Genetiker\*innen wiederum verhinderten, dass sich die Pflanzen unkontrolliert bestäubten. So stellten sie sicher, über gut bestätigte Hypothesen zu verfügen, welche Gene in den gezogenen Pflanzen wirkten.

<sup>26</sup> Weder Hecht noch die Wuchsstoffforscher\*innen verfügten über Methoden, um Veränderungen der Mikroebene zu detektieren. Scott-Moncrieff hingegen konnte die Produkte des biochemischen Vorgangs charakterisieren. Hier wiederum gibt es keinen Grund, das Kreuzen als Intervention aufzufassen, die in erster Linie auf Vorgänge auf der Makroebene zielt – was der Fall sein müsste, um den Versuch als *bottom-up*-Experiment aufzufassen.

<sup>27</sup> Sie führten nicht drei verschiedene Typen von Experimenten (*top-down*-, *bottom-up*- und *intralevel*-) durch. Mit Blick auf die Forschungspraxis erklärt schon Kästner (2017), S. 110: „[B]y interventionist manipulation alone it is hardly possible to disambiguate between causal and constitutive dependence relations.“

Die kausale Relevanz von  $\Psi/\Phi_{in}$  für  $\Psi/\Phi_{out}$  etablierten die Forscher\*innen über Differenztests: Sie verglichen biologische Systeme, in denen  $\Psi_{in}/\Phi_{in}$  erfolgte, mit solchen, in denen sich  $\Psi_{in}/\Phi_{in}$  nicht ereignete. Dazu identifizierten oder schufen sie Systeme, bei denen das mutmaßliche  $\Psi_{in}/\Phi_{in}$ -Ereignis (die Wirkung des Lichtreizes, des Wachstoffs oder der für die Pigmentsynthese verantwortlichen Gene) ausblieb. In diesen Systemen erfolgte auch das  $\Psi/\Phi_{in}$ -Ereignis (die Nervenreizung, die Zellstreckung oder die Pigmentproduktion) nicht.<sup>28</sup>

Es stellte jeweils einen bedeutenden Durchbruch dar, wenn es den Forscher\*innen gelang, in diesen Systemen das  $\Psi/\Phi_{out}$ -Ereignis gezielt hervorzurufen. Führte Hecht dunkeladaptierten Tieren eine hinreichende Menge an Lichtenergie zu, zogen diese ihre Siphons zurück. Setzte Went dekapitierten Koleoptilen wachstoffsgetränkte Agarwürfelchen auf, wuchsen diese wieder. Und führten die JIHI-Genetiker\*innen für die Anthocyan-Produktion dominante Gene in eine Linie mit farblosen Blüten ein, bildeten die Nachkommen farbige Blüten aus. Das Eintreten von  $\Psi/\Phi_{out}$  detektierten die Forscher\*innen indirekt. Dass in ihren Lichtrezeptoren Lichtimpulse in Nervenimpulse umgewandelt worden waren, schloss Hecht daraus, dass die Tiere ihre Siphons zurückzogen. Dass die Zellen auf der einen Seite im Basalteil der Haferkoleoptilen ihr Volumen vergrößerten, lasen die Wachstoffs-forscher\*innen aus der Krümmung der Pflänzchen ab. Dass in den Zellen der Blütenblätter Anthocyane synthetisiert worden waren, war an der roten bis blauen Färbung der Blüten erkennbar.<sup>29</sup>

Auch die Instanziierung von  $\Psi/\Phi_{in}$  war in der Anfangsphase der Forschungsprojekte wenig präzise. So konnte Hecht zwar die Dauer und Intensität der Belichtung genau dosieren und so die auf *Cionas* Sinnesorgane einwirkende Lichtenergie variieren. Ob er damit aber wirklich die Zersetzung einer lichtempfindlichen Substanz bewirkte, konnte er nicht direkt überprüfen. Genauso konnte Went den Wachstoffsstoff zwar ausschalten und beliebig dosiert wieder einführen. Aber er war weder sicher, dass es sich bei dem wachstumsauslösenden Prinzip wirklich um eine einzelne Substanz handelte, noch kannte er die genauere physikalische Natur dieser Substanz. Die JIHI-Genetiker\*innen wiederum intervenierten auf den Genotypen der nächsten Generation, indem sie genetisch gut erforschte Linien kreuzten. Die Gene selbst waren aber wie der Wachstoffsstoff aufgrund ihrer mutmaßlichen Wirkung postulierte Entitäten, die sich nicht direkt beobachten ließen.

<sup>28</sup> Seescheiden, auf deren Lichtsinneszellen kein Lichtreiz fiel, zeigten keine Lichtreaktion. Haferkoleoptilen, deren Spitzen (samt Wachstoffsstoff) entfernt worden waren, wuchsen nicht. Und Pflanzen, denen keine für die Produktion von Anthocyanen verantwortlichen Gene vererbt wurden, bildeten keine roten bis blauen Blütenblätter aus.

<sup>29</sup> Hier umspannte das System, in dem die für die Anthocyanproduktion notwendigen Gene zunächst nicht zusammenwirkten, dann aber eingeführt wurden, mehrere Generationen.

Trotz dieser Unsicherheiten kamen die Forscher\*innen zu dem Schluss, dass die experimentelle Erhellung der betreffenden Mechanismen gelingen könnte. Diese Zuversicht kam nicht von ungefähr. Bereits ihre frühen Versuche suggerierten, dass sie Störfaktoren hinreichend kontrollieren konnten. Und ihre Interventions- und Detektionsmethoden schienen präzise genug zu sein, um den Zielmechanismus erforschen zu können. Die Akteure fanden jeweils, dass  $\Psi/\Phi_{in}$  auf theoretisch bedeutsame Weise quantitativ mit  $\Psi/\Phi_{out}$  korreliert. Frits Wents Versuche belegten, dass das Ausmaß des durch den Wuchsstoff ausgelösten Streckungswachstums mit der Menge des zugefügten Wuchsstoffs korrelierte. Scott-Moncrieff fand, dass sich die Struktur von in den Blüten einer Geranienlinie vorkommenden Anthocyane nur in einer einzigen Hinsicht unterschied und dass dieser biochemische Unterschied mit einem postulierten genetischen Unterschied korrelierte. Dies kommentierte sie rückblickend: „[T]hese analyses very soon showed that the biochemical inter-relationship between pairs of allelomorphs was as close and as exact as the genetical.“<sup>30</sup> Und Hechts Methode zur Ermittlung der Sensibilisierungszeit von *Ciona* war präzise genug, um zeigen zu können, dass diese invers mit der Intensität des Lichtreizes korreliert.<sup>31</sup>

Diese Korrelationen gefunden zu haben motivierte die Akteure, das begonnene Projekt weiterzuführen.<sup>32</sup> Die Befunde legten erstens die grundsätzliche Plausibilität ihrer Mechanismus-Schemata nahe.<sup>33</sup> Zweitens vermittelten sie den Akteuren den Eindruck, das Operieren des Zielmechanismus hinreichend im Griff zu haben, um die in Bezug auf  $\Psi/\Phi_{out}$  ermittelten Daten quantitativ auszuwerten. Die Wuchsstoffforscher\*innen schlossen von dem Krümmungswinkel der Haferkoleptilen auf die zugeführte und in den Zellen wirkende Menge an Wuchsstoff. Sie nutzten die Korrelation zwischen dem Ausmaß des Wachstums und der in den Zellen wirkenden Wuchsstoffmenge, um den Wuchsstoff zu isolieren: die in  $\Phi_{in}$  involvierte Entität.

Auch Scott-Moncrieff nutzte die Befunde über  $\Psi/\Phi_{out}$ , um ihre Annahmen über  $\Psi/\Phi_{in}$  zu präzisieren. Sie charakterisierte die im Zellsaft der Blütenblätter ihrer Versuchspflanzen gelösten Anthocyane und Co-Pigmente sowie den pH-Wert des Zellsafts. Das erlaubte ihr, ihre Annahmen über die an  $\Phi_{out}$  beteiligten Entitäten zu präzisieren. Die Endprodukte der in den Blütenzellen ablaufenden, mutmaßlich gesteuerten chemischen Prozesse konnte sie dank Methoden charakterisieren, die in der Organischen

<sup>30</sup> Scott-Moncrieff (1939), S. 278.

<sup>31</sup> Die Akteure wandten eine von Craver/Bechtel (2007), S. 553 beschriebene Strategie an: „[T]o seek out correlations between the presence of some component X or the occurrence of one of its activities  $\Phi$  and the behavior  $\Psi$  of the mechanism as a whole S.“

<sup>32</sup> Waelsch (1933), S. 85 hingegen befasste sich nicht weiter mit dem Phänomen des Absterbens von *Daphnia*, weil es ihm eben nicht gelungen war, dieses mit der DEK in Verbindung zu bringen.

<sup>33</sup> Es sah danach aus, als würde in den Lichtsinneszellen von *Ciona* tatsächlich eine photochemische Reaktion erfolgen, das Streckungswachstum im Basalteil von Haferkoleptilen wirklich von einem (oder mehreren) Wuchsstoff(en) ausgelöst und die Synthese von Anthocyanen durch die Aktivität einzelner Gene bewirkt.

Chemie entwickelt worden waren. Anhand der so erschlossenen Befunde evaluierte Scott-Moncrieff ihre Annahmen zu den Genotypen der getesteten Pflanzen. Auf Unterschiede in den Erbanlagen der Pflanzen hatten ihre Kooperationspartner\*innen aus der Genetik jeweils indirekt geschlossen, aufgrund des Phänotyps der gekreuzten Pflanzen und ihrer Nachkommen. Mit ihren genaueren Informationen zum Phänotyp der Versuchspflanzen konnte Scott-Moncrieff nun auch die Annahmen zu deren Genotyp präzisieren – und damit das Mechanismus-Schema um Angaben zu den an  $\Phi_{in}$  beteiligten Entitäten ergänzen.

Durch erneute Kreuzungsversuche, in denen sie mutmaßlich einzelne Gene und deren Aktivität gezielt instanzieren konnte, prüfte Scott-Moncrieff im Anschluss ihre Thesen zur biochemischen Aktivität dieser Gene. Zeigten die Nachkommen die auf der Grundlage der postulierten Genotypen der gekreuzten Pflanzen erwarteten Merkmale, erhöhte das die Plausibilität der Annahme der Existenz von Genen mit entsprechender Aktivität. Scott-Moncrieff konnte zeigen, dass in den Blütenzellen diejenigen chemischen Entitäten vorlagen, die man erwarten würde, wenn man annahm, dass dort bestimmte Gene auf gewisse Weise gewirkt hatten. Analog dazu konnten auch die Wuchsstoffforscher\*innen  $\Phi_{in}$  gezielt instanzieren, sobald Auxin isoliert vorlag. Sie untersuchten nun, auf welche subzellulären Entitäten der Stoff unmittelbar wirkt. Um die Folgen von  $\Phi_{in}$  zu erhellen, führten sie erneut Differenztests durch. Sie verglichen etwa die Eigenschaften der Zellwände von Koleoptilen, denen sie gereinigtes Auxin zugeführt hatten mit den Eigenschaften von Koleoptilen ohne Auxin.

Auf diese Weise verfeinerten die historischen Akteure ihr Wissen über  $\Psi/\Phi_{in}$  und  $\Psi/\Phi_{out}$  des Pflanzenwachstums und der Anthocyan-Synthese Schritt für Schritt: Je mehr über  $\Psi/\Phi_{out}$  bekannt war, desto genauer konnte  $\Psi/\Phi_{in}$  beschrieben werden. Und je präziser sich  $\Phi_{in}$  instanzieren ließ, desto genauer ließen sich die Eigenschaften von  $\Phi_{out}$  herausarbeiten. Außerdem konnten die Forscher\*innen nach den subzellulären Aktivitäten fahnden, die sich infolge der Instanzierung von  $\Phi_{in}$  verändern.

Während Scott-Moncrieff und die Wuchsstoffforscher\*innen mit der Zeit einzelne Gene oder reines Auxin plausiblerweise gezielt instanzieren konnten, war Hecht nie in der Lage, das Vorkommen von S-Stoffen in den Sinneszellen von *Ciona* und *Mya* direkt nachzuweisen. Er belegte die Plausibilität seines Mechanismus-Schemas auf andere Art. Statt die physikalische Natur der an  $\Phi_{in}$  und  $\Phi_{out}$  beteiligten Entitäten zu klären, fokussierte er auf die Eigenschaften der Aktivitäten  $\Phi$ , die sein Schema als Komponenten des Mechanismus der Lichtwahrnehmung beschrieb. Dabei stützte er sich auf die experimentelle Erforschung nicht-lebender (photo-)chemischer Systeme in der Physikalischen Chemie.<sup>34</sup> Dank dieser wusste er, wie sich intensive Belichtung *in vitro* auf die von ihm postulierten Entitätstypen auswirkt: S-Stoffe werden in ihre

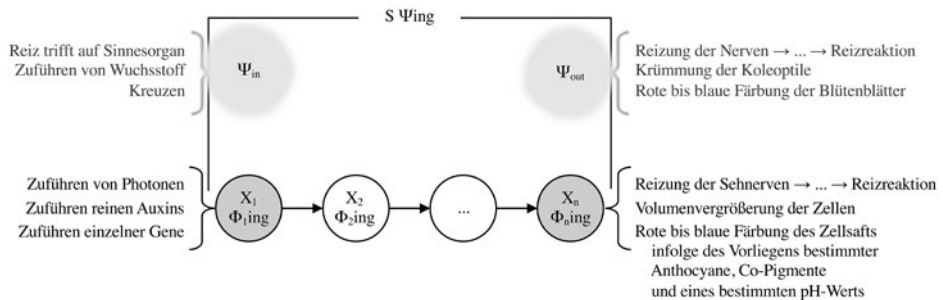
---

34 Wie Licht auf photosensitive Substanzen wirkt, und wie schnell diese Wirkung unter unterschiedlichen Bedingungen (wie der Konzentration der Stoffe oder der Temperatur) erfolgt, war in dem Fach bereits ausführlich erforscht worden.



Ausgangsstoffe zersetzt. Dass sich das Verhältnis von S- und ihren Ausgangssubstanzen in den Zellen tatsächlich auf die von ihm angenommene Weise veränderte, konnte er nicht direkt nachweisen. Aber er konnte seine Annahme indirekt plausibilisieren, etwa über die Bestimmung der Menge an Lichtenergie, die benötigt wurde, um einen Nervenimpuls auszulösen oder über die Ermittlung des Faktors, um den bestimmte Phasen der Lichtreaktion bei um  $10^\circ\text{C}$  erhöhter Temperatur schneller abliefen.

Auch Hechts Versuche gaben also Auskunft darüber, ob der untersuchte Mechanismus unter verschiedenen Experimentalbedingungen so operierte, wie man es aufgrund des hypothetischen Mechanismus-Schemas erwarten würde. Interessanterweise verwiesen auch Gicklhorn und Waelsch auf diesen Typus von Experimenten. Ihnen zufolge studieren Forscher\*innen die Veränderung des Verhaltens lebender Versuchsobjekte unter dem Einfluss variierteter Versuchsbedingungen in der Hoffnung, Belege für einen Zusammenhang zwischen der Verhaltensänderung und der Änderung gewisser physico-chemischer Vorgänge zu finden.<sup>35</sup> Zwar gelang es den beiden nicht, einen solchen Zusammenhang nachzuweisen. Aber sie teilten mit den Akteuren der anderen drei Fallstudien die methodologische Auffassung, dass Mechanismus-Schemata über solche Experimente zu stützen sind.



**Abb. 7.2** Im Laufe der mechanistischen Forschung der betrachteten Akteure wurden anfänglich abstrakte Angaben zum Input- und Outputereignis des Phänomens präzisiert. Zunächst brachten sie den betreffenden Mechanismus durch das Instanzieren von  $\Psi_{in}$  zum Operieren. Dass der Mechanismus tatsächlich lief, erkannten sie daran, dass sie das Eintreten von  $\Psi_{out}$  detektieren konnten. Im Weiteren ermittelten die Forscher\*innen, wie sich Veränderungen von  $\Psi_{in}$  auf  $\Psi_{out}$  auswirkten. Das so erschlossene Wissen nutzten sie, um ihre Annahmen zum Inputereignis zu schärfen. Je gezielter sie wiederum  $\Phi_{in}$  instanzieren konnten, desto genauer konnten sie  $\Phi_{out}$  charakterisieren und die Aktivitäten auf der Kausalkette zwischen  $\Phi_{in}$  und  $\Phi_{out}$  identifizieren. Eigene Darstellung.

Um ihre Mechanismus-Schemata weiter experimentell zu stützen, führten die Forscher\*innen Versuche der folgenden Art durch: Sie sammelten Hinweise darauf, dass

<sup>35</sup> Siehe Gicklhorn (1933b), S. 63 und Waelsch (1933), S. 75.

der Umstand, dass das System das betreffende Verhalten in der unmittelbaren Vergangenheit gezeigt hat, die Verhältnisse im betreffenden System veränderten. Hechts Schema zur Lichtwahrnehmung suggerierte beispielsweise, dass der Umstand, dass *Ciona* gerade Licht wahrgenommen hatte, das Vermögen der in den Sinneszellen vorhandenen P-Stoffe beeinflusst, die Nerven zu reizen. Ist die Konzentration der S-Stoffe infolge eines dauerhaft bestehenden Lichtreizes auf ein Minimum gesunken, ist mehr Lichtenergie nötig, um ausreichend viele P-Stoffe für das Auslösen des Nervenimpulses zu bilden. Genau das schien der Fall zu sein. Jedenfalls war eine deutlich längere Belichtungsdauer nötig, bevor die Tiere ihre Siphons zurückzogen. Hecht schloss auf die Existenz der Entitätstypen S und P in den Sinneszellen von *Ciona*, weil das Lichtverhalten der Tiere dem Verhalten von Systemen entsprach, in denen eine photosensitive Substanz unter Lichteinwirkung in ihre Ausgangsstoffe zerlegt wird. Thimann und Bonner wiederum konnten zeigen, dass der pflanzliche Wuchsstoff im Zuge der Zellstreckung aufgebraucht oder inaktiviert wird: „[U]nder conditions which are favorable to growth, growth substance inactivation is strictly proportional to growth. [...] It is therefore most reasonable to assume that the chemical transformation involved is an essential reaction in the growth process.“<sup>36</sup> Im Fall der Blütenfarbenausprägung zeigte sich der Einfluss transgenerational. Ein (vom Genotyp der Eltern abhängiger) Prozentsatz der Nachkommen von Primeln, in deren Blütenblättern Malvidin-4-Monoside produziert wurden, verfügen ebenfalls über das dominant vererbte Gen „K“. Die Produktion von Malvidin-4-Monosid in einer Pflanze geht also einher mit Ks Aktivität in den Nachkommen dieser Pflanze.

In der Kombination reichten die beschriebenen Experimente aus, um Fachkolleg\*innen von der Plausibilität ihrer Mechanismus-Schemata zu überzeugen – selbst wenn der Nachweis, dass alle im Schema beschriebenen Komponenten in dem betreffenden biologischen System vorkommen, fehlte. Hecht zum Beispiel konnte den Beweis für das Vorkommen der Substanzen S, P und A in den Lichtsinneszellen von *Mya* und *Ciona* nicht erbringen. Aber er konnte den Sehpurpur aus der Froschretina isolieren und zeigen, dass sich dieser unter Lichteinfluss so verhält, wie er es von der postulierten Substanz S erwartete. Chemiker\*innen und Botaniker\*innen akzeptierten Kögls Identifizierung des Wuchsstoffs als Auxin, obwohl dieser nicht aus der Spitze von Haferkoleoptilen isoliert worden war. Die Identität des aus Menschenharn isolierten und in Haferkoleptilen wachstumsfördernd wirkenden Auxins mit dem von der Pflanze selbst produzierten Wuchsstoff schien plausibel angesichts der analogen physiologischen Wirkung der beiden Stoffe.

---

<sup>36</sup> Bonner/Thimann (1935), S. 656. Dass Zellen weniger aktiven Wuchsstoff enthielten, nachdem sie sich vergrößerten, zeigten sie anhand der Tatsache, dass geköpfte Koleoptilen, denen man Zylinder von bereits im Wachstum begriffener Koleoptilen aufsetzte, weniger stark wuchsen.

### 7.2.2 Ohne Phänomen kein Mechanismus

Wir haben bereits in Abschnitt 7.1.2 gesehen, dass das Projekt der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft anders angelegt war als die Forschung der Akteure der ersten drei Fallstudien. Es glich eher dem Vorhaben der Robinsons, einen Schnelltest zur Identifizierung der Struktur der Anthocyane zu entwickeln. Die Robinsons nutzten das unterschiedliche Farbverhalten der einzelnen Anthocyane als Indiz für deren molekulare Struktur. Keller seinerseits hoffte, von der Wanderaktivität von Farbstoffen auf deren elektrische Ladung schließen zu können. Allerdings unterscheiden sich die beiden Testverfahren auf relevante Weise. Die Robinsons ermittelten das Farbverhalten synthetisierter Anthocyane, deren Struktur sie kannten, unter verschiedenen pH-Bedingungen *in vitro*. Nachdem sie die Beziehung zwischen dem vom pH abhängigen Farbverhalten und der Struktur der verschiedenen Anthocyane empirisch bestimmt hatten, konnten sie vom Farbverhalten (ebenfalls unter verschiedenen pH-Bedingungen *in vitro*) der isolierten Anthocyane auf deren Struktur schließen.<sup>37</sup> Die so erschlossenen Daten zu der Struktur der Pigmente halfen, den biochemischen Prozess der Anthocyan-Synthese aufzuklären. Der Schnelltest selbst hing aber nicht von Annahmen über biochemische Vorgänge ab. Verglichen wurde das Farbverhalten von synthetisierten und isolierten Pigmenten unter denselben Bedingungen *in vitro*.

Die Prager Forscher verglichen im Gegensatz dazu das Verhalten von Farbstoffkolloiden im *in vitro*-Modellversuch mit jenem im Vitalfärbeversuch. Ihnen war bewusst, dass die elektrische Ladung der Farbstoffe von einer Vielzahl von Faktoren abhängt, etwa dem Lösungsmittel, der Konzentration der Farbstoffteilchen oder der Stärke des elektrischen Feldes. Dabei konnten sie nicht sicher sein, im Modellversuch die Bedingungen im Lebewesen zu replizieren. Entsprechend konnten sie nicht ohne Weiteres annehmen, dass den Farbstoffteilchen *in vitro* und *in vivo* dieselben Eigenschaften und Aktivitäten zukamen.<sup>38</sup> Weder konnten sie die Stärke der in Zellen oder Organen wirkenden elektrischen Felder messen, noch das Gesamtvolumen und die Eigenschaften des Lösungsmittels. Deshalb stand der angestrebte Schluss von dem Wanderverhalten der Farbstoffe *in vivo* auf die elektrische Ladung der daran haftenden Entitäten auf ungleich wackligeren Beinen als Scott-Moncrieffs Schluss vom Farbverhalten der isolierten Pigmente auf deren Struktur.

Im Vitalfärbeversuch wiederum ermittelten die Prager Forscher die Einfärbbarkeit organischer Strukturen. Pekarek stellte beispielsweise fest, dass sich unversehrte Nektardrüsen besser einfärben lassen als tote. Das Abtöten der Drüsen mit Chlorethan

<sup>37</sup> Dabei gingen sie davon aus, dass sich die Struktur der Pigmente durch das Isolieren aus dem Lebewesen und dem Ändern des pH-Werts des Lösungsmittels nicht verändert.

<sup>38</sup> Vom Verhalten der Teilchen im Modellversuch ließ sich zwar auf deren Ladung im Modellversuch schließen – aber nicht zwingend auf deren Ladung im biologischen Färbeversuch.

ging also mit einer Veränderung der Färbbarkeit einher. Worauf genau er mit der Zugabe von Chlorethan interveniert hatte, darüber spekulierte Pekarek nicht. Wie das Versuchsergebnis biophysikalisch zu deuten war, blieb offen und die Relevanz der elektrischen Struktur der Drüsen für ihre Funktion, Nektar auszuschleiden, ungeklärt. Es war noch nicht einmal klar, ob die Farbstoffkolloide aufgrund ihrer elektrischen Ladung oder aufgrund anderer Eigenschaften an den Nektardrüsen haften. Gicklhorn und seine Mitarbeiter konnten zwar zeigen, dass sich das Färbeergebnis sowohl mit gewissen physikalischen Eigenschaften der verwendeten Farbstofflösung als auch mit dem nicht näher definierten „physiologischen Zustand“ des eingefärbten Substrats ändert – allerdings in zwei separaten Experimenten. Es gab keine Intervention, von der sie erwarteten, dass sie sowohl die elektrische Ladung eines Biokolloids verändert (die laut Keller für biophysikalische Aktivitäten entscheidende Entitätseigenschaft), als auch eine Veränderung des physiologischen Zustands bewirkt.<sup>39</sup>

Im Gegensatz dazu waren die Experimente Hechts, Scott-Moncrieffs und der Wuchsstoffforscher\*innen aufschlussreich, indem das Verhalten der Versuchsobjekte mitunter Antworten auf konkrete, die Schema-Annahmen betreffende Fragen lieferte.<sup>40</sup> Dank der präzisen Charakterisierung des Eintretens von  $\Psi/\Phi_{\text{out}}$  in Abhängigkeit von  $\Psi/\Phi_{\text{in}}$  ließen sich Beziehungen zwischen diesen Ereignissen etablieren. Diese von abstrakten Überlegungen der jüngeren Wissenschaftsphilosophie inspirierte Interpretation ist gut kompatibel mit Äußerungen der historischen Akteure. So erklärte Hecht, die Erforschung der chemischen Basis des Sehens sei nach den 1870er-Jahren ins Stocken geraten, weil die Eigenschaften des Sehens (also von  $\Psi_{\text{out}}$ ) nicht präzise gemessen wurden und es noch keine spektrophotometrischen Methoden gab, um die Eigenschaften des Sehpurpurs (der in  $\Phi_{\text{in}}$  involvierten Entität) zu messen. Folglich habe sich zwischen dem physiologischen Phänomen und dem Sehpurpur keine Verbindung herstellen lassen.<sup>41</sup> Morgan wiederum charakterisierte Experimente als „a study of an event, controlled so as to give a definite and measurable answer to a question – *an answer in terms of specific theoretical ideas*, or better still an answer in terms of better understood relations“.<sup>42</sup> Solche Fragen und Antworten sucht man in Gicklhorn's

39 Gicklhorn's (1933b) und Waelschs (1933) Versuche zum Einfluss der Konzentration der Salzlösung auf die Hydratation von Kolloiden auf der Mikroebene und die Chloroplastenkontraktion in Schraubenalgen bzw. das Absterben von Wasserflöhen auf der Makroebene bilden interessante Ausnahmen. Allerdings wurden diese Versuche nicht weiter verfolgt und ausgebaut.

40 Zum Beispiel: Ändert sich die Dauer der Sensibilisierungsphase von *Mya* mit zunehmender Temperatur so, wie sich die Dauer einer photochemischen Reaktion mit zunehmender Temperatur ändert? Wirkt die zugeführte chemische Substanz wachstumsfördernd? Oder: Führt die Einkreuzung von Gen K in eine für dieses Gen rezessive Linie dazu, dass die Nachkommen Malvidin-4-Monosid statt Pelargonidin-3-Monosid produzieren?

41 Hecht (1938c), S. 157: „[I]t was difficult to see any precise relationship between the properties of vision and of visual purple.“

42 Morgan (1927a), S. 217.

Färbeversuchen vergeblich.<sup>43</sup> Selbst wenn es den Prager Forschern gelungen wäre zu zeigen, dass nur von ihrer elektrischen Ladung abhängt, wie Kolloide miteinander interagieren, wäre unklar geblieben, wie aus der Interaktion von Kolloiden physiologische Phänomene hervorgehen.<sup>44</sup>

### 7.2.3 *Interlocking*-Objekte und ihre Eigenschaften

Dass die übrigen Akteure zentrale *interfield*-Annahmen ihrer Projekte zügig erhärten konnten, lag daran, dass ihnen biologische Objekte zur Verfügung standen, an denen sie die postulierten feldübergreifenden Beziehungen untersuchen konnten. So konnte Scott-Moncrieff von ihren Versuchspflanzen sowohl den mutmaßlichen Genotyp in Bezug auf die Blütenfarbe (also die an  $\Psi/\Phi_{in}$  involvierten Entitäten) als auch die in den Blütenzellen produzierten Pigmente (die an  $\Psi/\Phi_{out}$  involvierten Entitäten). Die Kenntnis der Gene und deren Effekte war notwendig, um einzelnen Genen biochemische Effekte zuordnen zu können.<sup>45</sup> Dass ihre Mentorin Wheldale Onslow das Forschungsvorhaben in den 1910er-Jahren nicht erfolgreich hatte umsetzen können, ist wenig erstaunlich: Die Effekte der Genwirkung, die Pigmentstrukturen, waren noch nicht erschlossen. Sobald aber nach Robinsons Synthese eines Anthocyans gut bestätigtes Wissen über dessen Struktur verfügbar war, lancierten Haldane und Wheldale Onslow Scott-Moncrieffs Projekt. Die gleiche Dynamik sehen wir bei der Forschung zur Lichtwahrnehmung. Sobald die neuen Ergebnisse der Photochemie eine Vorlage boten, um Annahme (I.) empirisch zu erhärten, versuchten sich gleichzeitig mehrere Biologen und Physiker daran. Kögl prüfte unmittelbar nach seiner Ankunft in Utrecht verschiedene Materialien auf ihre Eignung als Rohstoff für die Wuchsstoffanreicherung.<sup>46</sup> Keller schließlich gründete die biologisch-physikalische

<sup>43</sup> Vielleicht schrieb Blüh (1937), S. 541 deshalb: „[W]enn wir auch am erfolgreichen Anfang der biophysikalischen Forschung stehen, so muß doch damit gerechnet werden, daß dort, wo die physikalische Fragestellung nichts nützt, auch auf eine physikalische Antwort nicht gewartet werden kann.“ Auch Pringsheim (1929), S. 949 meinte: „Der Physiker kann nur helfen, wenn eine klare Fragestellung vorliegt, und um diese zu geben, muß der Biologe so weit zu kommen suchen, daß er ungefähr weiß, wie weit man mit den gegebenen Methoden etwa gelangen kann.“

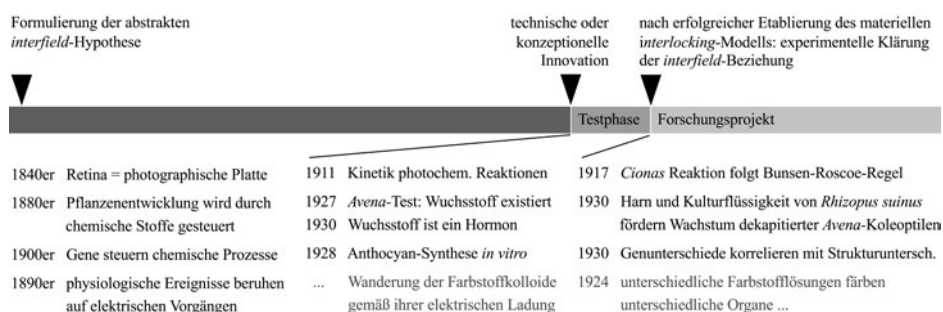
<sup>44</sup> Die Strategie, erst einmal die elektrische Struktur der biologischen Materie herauszuarbeiten und in einem zweiten Schritt zu sehen, was sich daraus ergibt, wirkt im Vergleich zu den gezielten Schema-Tests der anderen drei Forschungsprojekte ineffizient.

<sup>45</sup> Dieser doppelte Zugriff auf die Gene einerseits und deren Produkt andererseits war nach Haldane eine Grundbedingung für Forschung in der physiologischen Genetik. In einem Vortrag von 1956 erklärte er: „It is [...] a postulate of physiological genetics that any difference which is usually determined genetically can also be determined by non-genetical causes. If that were not the case, genetics would be an inscrutable mystery. We could never know the causal path between a gene and a scorable character.“ Audiodatei von Haldanes Rede am John Innes Centre von 1956, 10:44, JICA Norwich.

<sup>46</sup> Zwar hätte eine disziplinenübergreifende Kooperation zur Identifizierung des pflanzlichen Wuchsstoffs theoretisch schon früher beginnen können, zumal der *Avena*-Test schon einige Jahre früher entwickelt wor-

Arbeitsgemeinschaft nach den als vielversprechend wahrgenommenen Versuchen zum Einfluss des Alkohols auf die Dielektrizitätskonstante des Blutserums.

Bei allen vier Fallbeispielen zeigt sich dasselbe Muster: Zwischen der Formulierung der feldübergreifenden Annahme und deren empirischer Prüfung vergingen Jahrzehnte (Abb. 7.3).<sup>47</sup> Dass es möglich geworden war, die seit Längerem postulierten Beziehungen aufgrund der Entwicklung neuer Verfahren (etwa zur Isolierung von Anthocyanen oder dem Nachweis von Wuchsstoffen) oder neuen Wissens (beispielsweise zur Kinetik photochemischer Reaktionen) zu testen, erkannten jeweils innerhalb kurzer Zeit verschiedene Forscher\*innen. Bei der Lichtwahrnehmung waren dies neben Hecht Lasareff und Pütter. Zeitgleich zu Kögl und Thimann versuchte auch Nielsen, den Wuchsstoff zu isolieren. Und parallel zu Wheldale Onslow bemühten sich Sando, Bartlett und Emerson, genetisches und chemisches Wissen zu Anthocyanen zu korrelieren. Sie alle erkannten das Potenzial der Zusammenführung physico-chemischer und biologischer Methoden. Nicht alle schafften es indes, ein erfolgreiches Projekt zu entwickeln.



**Abb. 7.3** Die Entscheidung der Akteure, eine Annahme zu einer feldübergreifenden Beziehung empirisch zu prüfen, erfolgte jeweils lange nachdem die Annahme formuliert worden war und unmittelbar nachdem erste Experimente nahelegten, dass eine solche Beziehung bestehen könnte und dass eine Aufklärung der Beziehung möglich sei. Eigene Darstellung.

Die in den ersten drei Fallstudien porträtierten Forscher\*innen fanden einen Weg, ihre feldübergreifenden Thesen empirisch zu prüfen. Ihre dazu benutzten materiellen *interlocking*-Modelle zeichneten sich durch zwei Merkmale aus: Erstens war den Versuchsobjekten der Akteure gemeinsam, dass sie das zu untersuchende Verhalten

den war. Kögls Vorgänger auf der Professur für Organische Chemie in Utrecht hatte aber nicht zu Hormonen geforscht.

<sup>47</sup> Die Idee, dass dem Sehen ein photochemischer Vorgang zugrunde liegt, war schon in den 1840er-Jahren formuliert worden. Julius Sachs führte in den 1880er-Jahren die Idee ein, dass die Pflanzenentwicklung durch chemische Stoffe gesteuert wird. Dass Gene wirken, indem sie chemische Operationen initiieren, vermuteten Biolog\*innen seit den 1900er-Jahren. Und Keller war seit den 1890er-Jahren von der Bedeutung elektrischer Vorgänge im Organismus überzeugt.

auf regelmäßige und reproduzierbare Weise zeigten. Hecht hatte Wert darauf gelegt, dass *Ciona* gleichmäßig auf gleiche Lichtreize reagierte: „The reaction time of any individual *Ciona* to a given intensity of light shows almost no variations from a constant quantity. [...] the reaction time represents a quantity which may be reproduced under a given set of conditions.“<sup>48</sup> Die Haferkoleoptilen wuchsen ebenfalls regelmäßig und reagierten einheitlich auf die Zugabe von Wuchsstoff – allerdings nur unter kontrollierten klimatischen Bedingungen und erst bei der Betrachtung einer großen Zahl von Individuen.<sup>49</sup> Und auch *Antirrhinum majus* und die anderen an der JIHI untersuchten Zierpflanzen zeigten das zu erklärende Verhalten auf regelmäßige Weise. Wie die Wuchsstoffforscher\*innen untersuchte Scott-Moncricieff eine große Anzahl an Pflanzen, um ihre Thesen über die für die Anthocyan-Produktion verantwortlichen Gene auf eine solide Datenbasis stellen zu können.

Zweitens gewährten die Versuchsobjekte allem Anschein nach direkten Zugriff auf die mutmaßlichen biochemischen Vorgänge: Das Lichtverhalten von *Ciona* beruhte auf dem Geschehen innerhalb eines Typs von Sinneszellen.<sup>50</sup> Auch Koleoptilen galten als besonders einfache Systeme: Die Zellen in deren Basalteil waren einheitlich aufgebaut und Zellteilung oder -differenzierung fand in den drei bis vier Tage alten Koleoptilen nicht mehr statt. Das Wachstum der Koleoptilen ließ sich deswegen plausibel auf die Streckung der Zellen zurückführen.<sup>51</sup> Ebenso schien die Wirkung einzelner Gene für die Blütenfarbenausprägung verantwortlich zu sein. Im Gegensatz dazu sah sich Waelsch außerstande, den Wert der Dielektrizitätskonstante in Bezug auf das Absterben von Wasserflöhen genauer zu bestimmen.

Die Bedeutung der *interlocking*-Objekte für die Realisierung der Projekte unterstreicht die Relevanz des biologischen Phänomens für die betrachtete Art der Forschung. Das Verhalten der Versuchstiere und -pflanzen stellte weit mehr als das zu erklärende Phänomen dar. Über die Veränderung des Verhaltens infolge gezielter Interventionen evaluierten die Forscher\*innen ihre Hypothesen zu den sich im Lebewesen abspielenden biochemischen und biophysikalischen Vorgängen. Zugespitzt lässt sich anhand der betrachteten Beispiele für die physico-chemische Biologie behaupten: Genauso wichtig wie die Entwicklung neuer Konzepte, Techniken und neuen Wissens in den physikalischen Wissenschaften war die Entdeckung einfacher (im besprochenen Sinne), regelmäßiger, kontrollier- und manipulierbarer Phänome-

<sup>48</sup> Hecht (1918b), S. 151.

<sup>49</sup> Das Wachstum einzelner Pflänzchen variierte zu stark, als dass man daraus Schlüsse über die zugeführte Wuchsstoffmenge hätte ziehen können.

<sup>50</sup> Das Lichtwahrnehmungssystem der *Ciona* war vergleichsweise simpel: Die augenlosen Tiere besaßen weder Iris oder Linse noch eine Psyche.

<sup>51</sup> Zudem wurde der Wuchsstoff praktischerweise in der Spitze der Haferkoleoptile gebildet und nicht im Basalteil. Deshalb konnte Went sicher sein, durch das Köpfen der Koleoptilen den Wuchsstoff aus dem System entfernt zu haben.

ne.<sup>52</sup> Das Identifizieren physiologischer Phänomene wurde auch von zeitgenössisch praktizierenden Biologen als zentrale Herausforderung der physico-chemischen Biologie wahrgenommen. So schrieb zum Beispiel der Botaniker Friedrich Czapek, es sei allgemein bekannt, „wie wichtig und wie schwierig es in der Physiologie ist, den richtigen Punkt des zu untersuchenden Fragenkomplexes auszuwählen, in welchem der Hebel der physikalischen Methode zunächst einzusetzen ist“.<sup>53</sup> Dieses Problem verschärfte sich laut Höber dadurch, dass Biolog\*innen ihre Experimente nicht in „freier Willkür“ zusammenstellen können. Stattdessen müssen sie geeignete Organismen finden:

Dies sind auch die Beweggründe, aus denen heraus der Physiologe oft das ganze lebendige Naturreich durchstöbert, ob ihm die gütige Natur nicht aus all ihren mannigfaltigen Formen eine in den Schoß wirft, mit der sie ihr das erstrebte, sonst unausführbare Experiment schon selber vorgemacht hat [...]. Solche Funde beglücken den Physiologen; sie locken ihn über Landesgrenzen und führen ihn über Ozeane zu fremden Forschungsstätten mit einer den Fernerstehenden merkwürdig anmutenden Begierde.<sup>54</sup>

Tatsächlich reiste Hecht nach La Jolla, Woods Hole und Neapel, um mit *Ciona* und *Mya* arbeiten zu können. Scott-Moncrieff wechselte von Cambridge nach Merton, um von den Ressourcen der JIHI Gebrauch zu machen. Und Dolk bestellte gleich nach seiner Ankunft in Pasadena ein ganz bestimmtes Saatgut: Svalöfs Siegeshafer. In *Ciona intestinalis*, *Avena sativa* oder *Antirrhinum majus* hatten die Akteure Organismen gefunden, an denen sie über die beschriebenen Interventionen (beziehungsweise in Scott-Moncrieffs Fall über die Detektionsmethode) einen physico-chemischen „Hebel“ ansetzen konnten. Die Beispiele von Pütter und Lasareff illustrieren, dass ein Hebel – in diesem Fall die Photochemie – wenig nützte, wenn er sich nirgendwo ansetzen ließ. Dasselbe gilt für die Anreicherungsverfahren der Hormonforschung. Die Erarbeitung eines spezifischen physiologischen Tests war ein seltener Glücksfall. Deswegen waren

52 Zu dieser These passt, dass die Arbeitsgemeinschaft Gicklhorn (1926), S. 127 zufolge deshalb keine genaueren Einblicke in die Bedeutung von DEK-Veränderungen in physiologischen Systemen gewann, weil sie keine variierenden Versuche und quantitativen Messungen durchführen konnte. In solchen Versuchen hätte man auffällige Einflüsse und typische Fälle aufdecken und geeignete „Modelle“ etablieren können.

53 Czapek (1915), S. 121. Von 1909 bis 1921 war Czapek Professor für Pflanzenphysiologie an der Deutschen Universität Prag.

54 Höber (1930), S. 17. Lillie (1938), S. 71 forderte in diesem Kontext: „The zoologist should know the wealth of animal life for its suggestiveness and for the opportunities, often unique in specific animal forms, for successful experiment.“ Um geeignete Organismen zu finden, sollte die Physiologie in engem Kontakt zur Zoologie stehen, drängte Hill (1925), S. 302 – „simply from the point of view of expediency, of finding more suitable animals and cells and functions for our study“. Max Delbrück (1949), S. 173 wiederum stellte fest: „A mature physicist, acquainting himself for the first time with the problems of biology, is puzzled by the circumstance that there are no ‚absolute phenomena‘ in biology.“ Biologische Vorgänge seien zeit- und ortsabhängig und „indissolubly tied into the enormously complex organization of a living cell.“



Kögl, Thimann und Köpfler schnell bereit, ihre Forschung auf das Studium pflanzlicher Wachstumsstoffe auszurichten.

### 7.3 Planung disziplinenübergreifender Studien

Die Annahmen des *New Mechanism* helfen, die auf die Erhellung biophysikalischer und biochemischer Vorgänge zielende interdisziplinäre Forschungspraxis besser zu verstehen. Das Zustandekommen disziplinenübergreifender Projekte lässt sich aus diesen Annahmen aber nicht ableiten. Den *New Mechanists* zufolge ist mechanistische Forschung durch den Wunsch motiviert, biologische Phänomene zu *erklären*. Marie Kaiser etwa schreibt, „the choice of the phenomenon is relative to scientists’ explanatory interests“.<sup>55</sup> Und Darden behauptet: „The discovery of a mechanism typically begins with a puzzling phenomenon.“<sup>56</sup> Mit anderen Worten: Man will Phänomen X erklären und macht sich deshalb daran, den Mechanismus für X aufzudecken. Wie die Kooperationen zur Aufklärung von X zustande kommen, bleibt offen.<sup>57</sup>

Im Gegensatz dazu legen die Fallbeispiele nahe, dass von den Ressourcen und Fähigkeiten der Akteure und ihren methodologischen Vorstellungen abhing, wozu sie forschten und mit wem. Nicht ihr besonderes Interesse an einem bestimmten Phänomen brachte die Akteure dazu, die diesem Phänomen zugrunde liegenden Vorgänge zu erforschen. Vielmehr war die Wahl des Explanandums der Wahl des zu untersuchenden Mechanismus nachgeschaltet. Ausschlaggebend für die Entscheidung, einen bestimmten Mechanismus zu erforschen, waren zwei Faktoren. Erstens nahmen die Akteure an, mit der Plausibilisierung des Mechanismus-Schemas zur normentsprechenden Lösung eines für ihr Fach zentralen Problems beitragen zu können. Zweitens glaubten sie, über ein materielles *interlocking*-Modell für diesen Mechanismus inklusive einschlägiger Interventions- und Detektionsmethoden zu verfügen. Die Wahl des Forschungsproblems hing also entscheidend davon ab, ob die Wissenschaftler\*innen glaubten, auf den zu erforschenden Zielmechanismus zugreifen zu können.<sup>58</sup>

<sup>55</sup> Kaiser (2018), S. 127.

<sup>56</sup> Darden (2018), S. 256.

<sup>57</sup> Craver (2005), S. 388 sprach von der „Kooperation“ der Ergebnisse verschiedener Felder: „When the findings of two fields cooperate as constraints on a mechanism, the fields are, perhaps only rather locally, integrated.“ Und Povic/Craver (2018), S. 192 erklären: „Different fields of science collaborate with one another both to bridge across mechanistic levels and to bring their unique perspectives to bear on one and the same thing.“

<sup>58</sup> Die Abweichung von der Darstellung der *New Mechanists* ergibt sich aus dem Perspektivenwechsel von der *Erklärung eines Phänomens* zur *Erforschung eines Mechanismus*. Die *New Mechanists* entwickeln ihre Darstellung der Forschungspraxis vom Resultat der Forschungsaktivität ausgehend – dem Formulieren eines hinreichend korrekten und vollständigen Mechanismus-Schemas für ein biologisches Phänomen. Meine historische Studie hingegen blickt auf die Forschungspraxis aus der Perspektive der Akteure, die ihre Res-

### 7.3.1 Mobilisierte Ressourcen und Fähigkeiten

Um die unter 7.1 und 7.2 beschriebenen Forschungshandlungen ausführen zu können, mobilisierten die Akteure die Ressourcen und Fähigkeiten verschiedener Disziplinen.<sup>59</sup> Diese Ressourcen und Fähigkeiten ermöglichten nicht nur das Studium biologischer Mechanismen. Sie bestimmten auch die Forschungsplanung der Akteure. Für viele von ihnen war die Entscheidung, die Lichtwahrnehmung, das Pflanzenwachstum oder die Anthocyan-Synthese zu studieren, eine direkte Folge ihrer spezifischen Ressourcen und bereits erlangten Fähigkeiten.<sup>60</sup> Die Ausrichtung von Wents und Dolks Forschung war von der Tradition des Instituts bestimmt, in dem sie ausgebildet worden waren. Nach seiner Promotion exportierte Dolk diese Tradition in die USA.<sup>61</sup> Auch Hechts Vorhaben lässt sich als Fortsetzung seiner Doktorarbeit deuten, in deren Rahmen er unter anderem das Lichtwahrnehmungsvermögen von Tunikaten studiert hatte. Robinson entschied sich für die Synthese der Anthocyane, weil ihm bereits die Synthese von Pyrrolringen gelungen war. Wheldale wiederum hatte die Blütenfarbenvererbung in *Antirrhinum majus* über mehrere Jahre untersucht, bevor sie das chemico-genetische Projekt plante.

Bei Kögl, Thimann und Koepfli war das anders. Zwar verfügten sie über die für die Hormonforschung benötigten mikrochemischen Instrumente und das entsprechende Handlungswissen. Der Fokus auf pflanzliche Wuchsstoffe als zu erforschende Entitäten ergab sich indes aufgrund der Fähigkeiten und Ressourcen ihrer Kooperationspartner\*innen aus der Biologie. Thimann gab sein ursprünglich geplantes Projekt auf, um mit Dolk zusammenzuarbeiten. Zur Kooperation mit Thimann und Went entschied sich einige Jahre später wiederum Koepfli. Kögl gab an, sich für die Erforschung des Wuchsstoffs entschieden zu haben, weil seiner Einschätzung nach alle Bedingungen für eine erfolgreiche Isolierung dieses Stoffs erfüllt waren.<sup>62</sup> Genauso war Haldane

---

sourcen und Fähigkeiten möglichst effizient nutzen wollten. Effizient nutzen bedeutet in diesem Kontext, ein möglichst relevantes epistemisches Ziel innerhalb relativ kurzer Zeit normgerecht zu erreichen.

<sup>59</sup> Dank der Methoden, Materialien und Fertigkeiten der Chemiker\*innen konnten biochemische Entitäten charakterisiert werden: Karrer half Wald bei der Identifizierung von Vitamin A in der Retina, Kögl, Thimann und Koepfli erschlossen die chemische Natur der Wuchsstoffe und Robinsons Gruppe bestimmte die Struktur der verschiedenen Anthocyane. Analog dazu entwickelte Fürth Methoden zur Ermittlung verschiedener physikalischer Eigenschaften von Farbstoffkolloiden. Die Methoden, Materialien und Fertigkeiten der Biolog\*innen wiederum wurden benötigt, um das Verhalten biologischer Systeme zu studieren: das Lichtverhalten von Tunikaten und Muscheln, das Streckungswachstum von Haferkoleoptilen und die Blütenfarbenvererbung in Zierpflanzen.

<sup>60</sup> Dasselbe lässt sich bei der Photosyntheseforschung beobachten, wie Nickelsen (2022b), S. 33–34 zeigte.

<sup>61</sup> Die amerikanische Botanik hatte sich laut Went (1974), S. 4 damals kaum für Tropismen interessiert: „The practical New World botanists had very little interest in the tropistic behavior of plants to the extent that the word tropism was not even mentioned in the American textbook on plant physiology most used in the thirties, that of Miller.“

<sup>62</sup> Die Utrechter Botaniker\*innen boten die Expertise, Infrastruktur und das Pflanzenmaterial zur Durchführung des physiologischen Tests. Zudem hatte Kögls Gruppe im Menschenharn ein leicht zu beschaffen-

1929 von der Umsetzbarkeit von Wheldale Onslows Projektvision überzeugt. Unter anderen Vorzeichen hatte sich die Prager Arbeitsgemeinschaft formiert. Keller suchte Experten zur Entwicklung der seiner Meinung nach dringend benötigten Elektrohistologie. Gicklhorn und Fürth boten sich aufgrund ihrer Fähigkeiten und Ressourcen als Mitarbeiter für dieses Projekt an.

### 7.3.2 Interdisziplinäre Studien zur Erfüllung disziplinärer Ziele

Die betrachteten Forscher\*innen bemühten sich, biochemische oder biophysikalische Vorgänge aufzuklären. Bemerkenswerterweise verfolgten sie dabei jeweils *disziplinäre* Anliegen. Sie beteiligten sich an interdisziplinären Projekten in der Hoffnung, sich auf diesem Weg der normgerechten Erfüllung fachspezifischer Ziele zu nähern. So verfolgten die Biologen Hecht, Went und Dolk keine exotischen Ziele peripher zu den Hauptanliegen ihres Fachs, sondern arbeiteten zu klassischen Fragen der Tier- und Pflanzenphysiologie. Die Aufklärung der Lichtwahrnehmung und des Streckungswachstums waren seit Jahrzehnten zentrale Anliegen dieser Fächer, sodass die drei ihnen während ihres Studiums der Zoologie und Botanik zwangsläufig begegnet waren.<sup>63</sup> Zudem war die normative Vorstellung weit verbreitet, dass zur Aufklärung dieser physiologischen Phänomene die ihnen zugrunde liegenden subzellulären Vorgänge darzustellen sind.

Neu war zeitgenössischer Wahrnehmung nach, dass Wege gefunden wurden, diesen Anspruch zu erfüllen. So erklärte Pringsheim 1929 mit Blick auf die Gebiete, in denen unsere Akteure tätig waren: Noch vor zwanzig Jahren habe es so ausgesehen, als ob die Gebiete der „Erblichkeitslehre und experimentellen Morphologie, Enzym- und Protoplasmaforschung, Reizphysiologie usw.“ der „physikalischen Behandlung ganz unzugänglich“ sind. Inzwischen aber sei „die Tendenz unverkennbar und nur der Grad der Annäherung an das ideale Ziel [der exakten physikalischen Lösung biologischer Probleme] verschieden“.<sup>64</sup> Went und Thimann schrieben 1937: „It has even been possible to inquire somewhat into the inner mechanism of the relation between auxins and their substrate.“<sup>65</sup> Damit waren ihrer Meinung nach die Erwartungen an die Forschungsleistung weniger Jahre übertroffen: Dass Aspekte des Mechanismus der

---

des wuchsstoffreiches Ausgangsmaterial gefunden.

<sup>63</sup> Anders war die Situation in Lawrences Fall. Der mit der Ausführung genetischer Versuche betraute Gärtner hatte keine Vorlesungen besucht, in denen die Klärung der Genwirkung gefordert worden wäre. Zwar bezeichneten mit Bateson und Morgan führende Genetiker der Zeit die Kenntnis der Genwirkung als Desiderat. Aber selbst wenn Lawrence studiert hätte, wäre er dem in den 1920er-Jahren wenig diskutierten Problem kaum begegnet. In Prag bestimmte Keller die inhaltliche Ausrichtung der Forschung.

<sup>64</sup> Pringsheim (1929), S. 948.

<sup>65</sup> Went/Thimann (1937), S. 230.

Auxinwirkung aufgedeckt werden konnten, war sensationell, und der Umstand, dass noch viele Fragen offen waren, wenig erstaunlich.

Auch die von den Vertreter\*innen der physikalischen Wissenschaften verfolgten Ziele waren dezidiert disziplinär. Fürth zielte wie viele seiner Kolleg\*innen darauf, das Verhalten elektrisch geladener Teilchen zu beschreiben und die Beziehungen zwischen den verschiedenen physikalischen Eigenschaften kolloidaler Systeme aufzuklären. Kögl, Thimann und Koepfli hatten sich vorgenommen, die chemische Natur eines Hormons zu bestimmen und die Eigenschaften zu identifizieren, die dessen Aktivität ermöglichen. Robinsons Gruppe wiederum zielte auf die Synthese von Anthocyanen und die Entdeckung des Biosyntheseweges dieser Pigmente. Innerhalb der Organischen Chemie waren die Hormonforschung und die Aufklärung von Biosynthesewegen verhältnismäßig neue Anliegen. Dass in der Hormonforschung biologische Systeme studiert werden müssen, war aber unbestritten. Chemiker\*innen waren angewiesen auf Informationen zu biologischen Vorgängen: Denn Hormone waren über ihre physiologische Wirkung definiert und es war allgemein anerkannt, dass sie sich nur darüber identifizieren ließen.<sup>66</sup> Genauso waren Thesen zum Biosyntheseweg durch biologische Evidenz zu stützen. Dies forderte Robinson zwar erst ab Mitte der 1930er-Jahre, dann aber umso vehementer. Zur Erhellung phytosynthetischer Mechanismen müsse man sich mit dem biochemischen System in seiner Komplexität beschäftigen, so Robinson: „It is necessary [...] to proceed from the complex to the simple, rather than *vice versa*.“<sup>67</sup>

Die Forscher\*innen (mit Ausnahme Fürths) verband die Überzeugung: Um ihr epistemisches Ziel normgerecht zu erreichen, mussten sie biophysikalische oder biochemische Vorgänge aufklären.<sup>68</sup> Die normativen Vorstellungen, die sie mit ihren epistemischen Zielen assoziierten, brachten sie dazu, interdisziplinär zu arbeiten. Damit stützen die Fallstudien die These, dass methodologische Normen die Erforderlichkeit interdisziplinärer Forschung begründen.<sup>69</sup> Zur Bedeutung von Normen in Bezug auf

---

<sup>66</sup> Craver/Darden (2013), S. 24 argumentieren allgemein: „Describing an item’s role function [...] depends on the higher-level perspective from which one views the component’s functional role.“

<sup>67</sup> Robinson (1935), S. 736.

<sup>68</sup> Hecht, Dolk, Went und Scott-Moncrieff wollten die chemische Basis physiologischer Phänomene aufdecken. Kögl, Thimann, Koepfli und Robinson interessierten sich für chemische Vorgänge – die Wirkung eines Hormons und die Produktion von Pigmenten – in der Pflanzenzelle. Keller und Gickhorn wiederum interessierten sich für den ihrer Meinung nach physikalischen Vorgang der Farbstoffablagerung an lebendem Substrat, um später einmal Lebensprozesse mit Verweis auf die elektrische Struktur der lebenden Materie erklären zu können.

<sup>69</sup> Siehe dazu Love (2008), S. 878. Die Überzeugung, auf Wissen aus dem jeweils anderen Fachbereich angewiesen zu sein, war keine notwendige Bedingung für das Zustandekommen interdisziplinärer Kollaborationen. Das zeigt das Beispiel Fürths. Für ihn gab es – im Gegensatz zu Thimann, Kögl oder Robinson – keinen inhaltlichen Grund, physikochemische Vorgänge im Lebewesen zu studieren. Trotzdem kooperierte er mit Keller und Gickhorn.

die Forschungspraxis allgemein stellen die Wissenschaftsphilosophen Peter Machamer und Gereon Wolters fest:

[T]he major way values show their importance is how they enter as premises or bases for making decisions or performing actions in the context of doing science and scientific research. That is, if scientists let certain factors affect and guide their intellectual and practical endeavors, then these factors are what they take to be important (for whatever reason). The various beliefs, techniques, and practices that scientists use to make judgments and evaluations are the loci in which values display themselves.<sup>70</sup>

In den letzten vier Kapiteln sind wir einer Reihe von Entscheidungen begegnet, bei denen methodologische Normen wirksam wurden, etwa die Wahl von Mitarbeiter\*innen, Kooperationspartner\*innen und Gastinstituten. Nachwuchsforscher wie Hecht oder Dolk erhielten Stipendien und Stellen, weil ihre Arbeit experimentell und quantitativ war und deshalb von Entscheidungsträgern wie Morgan positiv beurteilt wurde. Derselbe Morgan stand der Idee von Kooperationen zwischen Genetik und Physiologie skeptisch gegenüber, weil sie seiner Meinung nach den Anspruch der Genetik auf Präzision gefährdeten.<sup>71</sup>

Methodologische Normen beeinflussten auch die Wahl inhaltlicher Ziele. Das sehen wir bei Hecht, Kögl und Wheldale Onslow besonders deutlich. So entschied sich Hecht für das Studium der Lichtwahrnehmung, weil sich diese an *Ciona* und *Mya* objektiv und quantitativ erforschen und physikochemisch interpretieren ließ. Kögl machte sich an die chemische Bearbeitung des Wuchsstoffproblems, weil ein physiologischer Test vorlag, der die normgerechte Isolierung es Hormons ermöglichte. Wheldale Onslow wiederum interessierte sich für Anthocyane vor allem deswegen, weil für diese Pigmente chemisches und genetisches Wissen vorlag. Damit waren die Voraussetzungen erfüllt, um die Biosynthese dieser Stoffe und die Rolle einzelner Gene dabei klären zu können.<sup>72</sup> Genauso interessierte sich Robinson mehr für pflanzliche Synthesewege generell als für die Anthocyan-Synthese im Besonderen.<sup>73</sup>

<sup>70</sup> Machamer/Wolters (2004), S. 2.

<sup>71</sup> Morgan (1926a), S. 490: „[T]here is some risk in departing from the exactness that the genetic method insures by embarking on speculations as to the physiological processes *lying behind* the phenomena of genetics.“

<sup>72</sup> Wheldale Onslow (1925), S. v schrieb über die Anthocyane, „it can scarcely be expected that they will have a significance in the least comparable, for instance, to that of chlorophyll“, und Sando (1925), S. 304 meinte: „As far as the writer is aware there are now no anthocyanin preparations which have assumed any commercial importance.“ Das liege hauptsächlich an der Tatsache, dass die Farben anfällig auf Alkalien und Säuren sind und sich beim Waschen verändern oder gar verflüchtigen.

<sup>73</sup> Seit 1917 zielt er auf die Konstruktion von „theories of genetic relationships“ (im chemischen Sinne) zwischen Pflanzenprodukten, erklärte Robinson (1934a), S. 36. Am Kongress in Madrid stellte er „an Hand vergleichender Strukturbetrachtungen [...] Hypothesen über die Biogenese und die gegenseitigen Beziehungen der wichtigsten Pflanzenstoffe, Zucker, Terpene und anderer Stoffe mit Polyisoprenskelett, Fettsäuren, Flavone, Anthocyanine, Aminosäuren und Alkaloide“ vor. Anonymus (1934), S. 357.

Ihre Ansichten, wie bestimmte Ziele zu erreichen sind, hatten Wheldale Onslow, Hecht und Kögl gebildet, bevor sie ihre konkreten Forschungsziele wählten. So gesehen waren methodologische Normen für ihre Arbeit fundamentaler als die verfolgten Ziele. In keinem der Fallbeispiele wurden einmal hochgehaltene Kriterien fallen gelassen. Dass Normen neu übernommen oder stärker betont wurden, kam hingegen vor: Professor Went forderte die Sicherstellung konstanter Versuchsbedingungen besonders nachdrücklich ab dem Zeitpunkt, als er über klimakontrollierte Räume verfügte. Ähnlich betonte Hall die Mangelhaftigkeit der Bestimmung des Blütenfarbenphänotyps mit dem Auge, nachdem er realisiert hatte, dass Scott-Moncrieff die für die Farbe verantwortlichen chemischen Entitäten bestimmen konnte und diese mit genetischen Hypothesen korrelierten. Robinson wiederum forderte ab Mitte der 1930er-Jahre, dass Thesen zu Biosynthesepfaden mit genetischen Daten zu stützen sind. Die Einhaltung bestimmter Normen forderten die Akteure also gerne dann, wenn sie sie selbst erfüllen und so die geringere Fehleranfälligkeit ihres Vorgehens gegenüber dem anderer Forscher\*innen herausstreichen konnten.<sup>74</sup> Neben dem Vermeiden von Fehlern erfüllte das Appellieren an methodologische Normen also auch eine soziale Funktion.

### 7.3.3 Subziele und Normen mechanistischer Forschung

Ihre methodologischen Normen prägten zusammen mit den ihnen zur Verfügung stehenden Ressourcen und Fähigkeiten, welche Ziele die betrachteten Forscher\*innen anstrebten. Ihre Ziele und Normen lassen sich dabei als Ziele und Normen mechanistischer Forschung auffassen. Das Ziel, einen Mechanismus zu finden, grenzen Craver und Darden folgendermaßen von anderen wissenschaftlichen Tätigkeiten ab:

One is not merely seeking an economical equation that describes the phenomenon. One is not seeking merely a set of correlated variables. One is not seeking the function that a given phenomenon serves in some context. Rather one is attempting to construct a mechanism schema that describes how components are organized together to do something.<sup>75</sup>

---

<sup>74</sup> Craver (2007) schreibt Normen die Funktion der Fehlervermeidung zu. Für seine Aufführung der Punkte, in denen man bei der Beschreibung von Mechanismen irren kann, siehe besonders S. 122–139.

<sup>75</sup> Craver/Darden (2013), S. 65.

Herauszufinden, wie ein Phänomen zustande kommt, war Frits Went zufolge das Ziel der Physiologie: „[A]s a physiologist [...] I wanted to know *how* the effect was brought about.“<sup>76</sup> Zu den Normen mechanistischer Forschung schreibt Craver: „The regulative ideal is that constitutive explanations must describe all and only the component entities, activities, properties, and organizational features that are relevant to the multifaceted phenomenon to be explained.“<sup>77</sup> Das aufgestellte Schema soll sowohl das Phänomen als auch die dafür relevanten Komponenten und deren Eigenschaften und Organisation adäquat erfassen.<sup>78</sup> Tatsächlich bemühten sich die betrachteten Akteure, dieses Wissen zu erschließen. Dabei achteten sie auf die Einhaltung von Normen, die Craver in seiner philosophischen Analyse hervorhebt.

So verwendeten die Forscher\*innen viel Energie darauf, das Phänomen möglichst genau und umfassend zu charakterisieren. Hecht wusste Bescheid über die hemmenden und modulierenden Umstände des Phänomens.<sup>79</sup> Diese Bedingungen genau zu kennen könne verhindern, dass das Phänomen falsch oder unvollständig charakterisiert wird, so Craver.<sup>80</sup> Das wiederum sei wichtig, um bewerten zu können, ob das Schema das Phänomen tatsächlich erklären kann.<sup>81</sup> Wie ernst hemmende Umstände genommen wurden, zeigt das Beispiel der Wuchsstoffforschung. Thimann und Wents Mechanismus-Schema enthält eine Reaktion, von der nichts weiter bekannt war, als dass sie durch Cyanwasserstoff und Sauerstoffmangel gehemmt wird.<sup>82</sup>

Weiter zielten die Akteure auf die Bestimmung der physikalischen Natur der Entitäten, von denen sie annahmen, dass sie Komponenten des aufzuklärenden Mechanismus sind. Hecht suchte Belege dafür, dass Sehpurpur die chemische Substanz S in den Stäbchen der Retina ist, die durch Licht in eine lichtunempfindliche Substanz umgewandelt wird. Später lieferte Wald genauere Angaben zur Natur dieses Stoffs und seiner Vorläufersubstanzen. Kögl wiederum wollte die chemische Entität isolieren, die im Basalteil von Koleoptilen Streckungswachstum auslöst. Scott-Moncrieff zielte darauf, die der Blütenfarbe zugrunde liegenden chemischen Entitäten zu identifizieren. Keller schließlich wollte eine Methode entwickeln, mit der sich die elektrische Ladung

<sup>76</sup> Went an Thimann, 31. Oktober 1935, Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 2, HUA Cambridge. Hervorhebung im Original.

<sup>77</sup> Craver (2007), S. 111.

<sup>78</sup> Craver/Darden (2013), S. 7.

<sup>79</sup> Hecht ermittelte nicht nur, wie sich die Reaktionszeit von *Ciona* mit zunehmender Aufenthaltszeit in der Dunkelheit verkürzte. Er wusste auch, unter welchen Umständen die Reaktion ausblieb und er kannte die Bedingungen, unter denen sich die Dauer der Reaktion veränderte, etwa die Wellenlänge des Lichts oder die Temperatur.

<sup>80</sup> Craver (2007), S. 126–128.

<sup>81</sup> Craver (2007), S. 139: „The central criterion of adequacy for a mechanistic explanation is that it should account for the multiple features of the phenomenon, including its precipitating conditions, manifestations, inhibiting conditions, modulating conditions, and nonstandard conditions.“ Siehe auch Craver/Darden (2013), S. 50 und 60.

<sup>82</sup> Went/Thimann (1937), S. 129.

von Biokolloiden erschließen ließ. Entsprechend versuchte seine Gruppe, die elektrischen Eigenschaften gelöster Farbstoffteilchen zu bestimmen. Bei den Auxinen und Anthocyanen lag der Fokus auf einer anderen Eigenschaft, ihrer molekularen Struktur. Diese Eigenschaft ermöglichte die in Bezug auf das zu untersuchende Phänomen relevanten Aktivitäten dieser Stoffe, das Farbverhalten der Anthocyane und das Auslösen der Auxin-Masterreaktion.

Um sicherzustellen, dass die Entitäten des Mechanismus korrekt beschrieben werden, ist laut Craver darauf zu achten, dass die Entitäten ein stabiles Cluster an Eigenschaften aufweisen.<sup>83</sup> Damit weist er auf eine Norm hin, die besonders von den Chemiker\*innen unter den betrachteten Akteuren hochgehalten wurde.<sup>84</sup> Craver fordert weiter, dass die Entitäten robust sein müssen: „They should be detectable with a variety of causally and theoretically independent devices.“<sup>85</sup> In der Tat nutzte Hecht zwei unabhängige Zugriffe auf den Sehpurpur, den indirekten über die Kinetik der photochemischen Reaktion von *Mya* und *Ciona* sowie den direkten über die Isolierung der Substanz aus der Retina von Fröschen. Auch für seine Annahmen zu den der Lichtwahrnehmung zugrunde liegenden Aktivitäten konnte Hecht unabhängige Belege vorlegen.<sup>86</sup> Ihre Annahmen zu den Eigenschaften und Aktivitäten der Auxine und Anthocyane testeten Robinsons Mitarbeiter\*innen, indem sie die aus Pflanzen isolierten mit den synthetisch hergestellten Pigmenten verglichen. Auch die Prager Forscher versuchten, das Kriterium einzuhalten: Die elektrische Ladung des biologischen Gewebes versuchten sie sowohl über elektrometrische Messungen als auch über Färbeversuche zu ermitteln. Drittens sollte es Craver zufolge möglich sein, mit einer für das Phänomen relevanten Entität auf andere relevante Entitäten und Aktivitäten zu intervenieren. Dass die betrachteten Akteure über die Instanziierung von  $\Phi_{in}$  weitere Komponenten des jeweiligen Mechanismus zu identifizieren versuchten, haben wir unter 7.2.1 gesehen.

---

**83** Craver (2007), S. 131 sowie Craver/Darden (2013), S. 97.

**84** Erleben kristallisierte das gereinigte Auxin am Ende des Anreicherungsprozesses mehrmals um, um festzustellen, ob Eigenschaften wie Schmelz- und Siedepunkt konstant blieben. Scott-Moncrieff verglich diverse Eigenschaften der synthetischen und natürlichen Anthocyane, um sicherstellen, dass die *in vitro* hergestellten und aus Blüten isolierten Pigmente tatsächlich dieselben Eigenschaften aufweisen. Hecht zeigte, dass der Sehpurpur von Fröschen und Menschen nicht nur nach derselben Rate ausbleicht, sondern auch ein sehr ähnliches Absorptionsspektrum aufweist.

**85** Craver (2007), S. 132.

**86** Einen ersten Hinweis auf die photochemische Natur der Reaktion lieferte die Tatsache, dass dafür eine konstante Menge an Lichtenergie erforderlich war. Zweitens hatte die Erhöhung der Temperatur um 10 °C keinen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Reaktion. Ebenfalls mit Verweis auf die Geschwindigkeit des Vorgangs hatte Went dafür argumentiert, dass der Wuchsstoff aktiv von der Spitze in den Basalteil der Koleoptile transportiert wird, und nicht etwa passiv diffundiert. Craver/Darden (2013), S. 109: „Different activities have different rates, durations, and energy demands.“



Weiter beschäftigte die Akteure die Aufklärung der Organisation der für das betrachtete Phänomen relevanten Komponenten.<sup>87</sup> Und sie versuchten, den Kausalvorgang aufzudecken, der dem physiologischen Phänomen zugrunde lag. Sie formulierten und testeten Hypothesen wie:

Wirkt eine bestimmte Menge an Lichtenergie auf die Sinneszellen, wird eine photochemische Reaktion ausgelöst, bei der eine lichtempfindliche Substanz S in die nichtempfindlichen Substanzen P und A umgewandelt wird. P und A katalysieren eine weitere chemische Reaktion, deren Produkt T die Sehnerven reizt.

In den Zellen im Basalteil von Haferkoleoptilen lösen Auxine eine Masterreaktion aus, wodurch die Haftpunkte des Mizellgerüsts der Zellwand gelockert werden. Dies führt zusammen mit dem Turgordruck dazu, dass zusätzliches Wasser in die Zelle strömt. Dadurch wird die Zellwand gedehnt und das Zellvolumen vergrößert.

Gene bewirken den Ablauf chemischer Reaktionen, im Zuge derer Anthocyane und Co-Pigmente gebildet oder deren Struktur modifiziert werden. Weitere Gene bestimmen den Säuregehalt des Zellsafts. Der pH-Wert des Zellsafts und die Struktur der darin gelösten Pigmente bestimmt die Farbe des Zellsafts.

Elektrisch geladene Farbstoffkolloide wandern zu gegenteilig geladenen Biokolloiden und lagern sich an deren Oberfläche ab.

Vor dem Hintergrund des Vorhabens, Kausalhypothesen zu prüfen, ist verständlich, dass sich die Akteure um die Kontrolle der Umweltbedingungen und die Präzision ihrer Messungen bemühten (vgl. 7.2.1). Die für das Eintreten von  $\Psi/\Phi_{\text{out}}$  potenziell kausal relevanten Faktoren wurden kontrolliert, um sicherzustellen, dass auf die kausale Relevanz des Faktors, auf den mutmaßlich interveniert wurde, geschlossen werden konnte. Die Exaktheit der Messung und die detaillierte Kenntnis der Stoffe war wichtig, um die Ursachen und Effekte genau bestimmen zu können.

Im zweiten Kapitel haben wir gesehen, dass Morgan den Erfolg der Physik auf das exakte Messen, Fokussieren auf Regularitäten und Experimentieren zurückführte.<sup>88</sup> Auch Höber assoziierte dieses Vorgehen mit der physikalischen Forschung, als er 1930 schrieb:

<sup>87</sup> Heyn etwa untersuchte die temporale Anordnung der in den Zellstreckungsvorgang involvierten Vorgänge. Er prüfte, ob sich die elastische Dehnbarkeit der Zellmembran schon vor oder erst durch die zusätzliche Wasseraufnahme erhöhte. Thimann und Bonner argumentierten aufgrund der Größe und Anzahl der Wachstoffsstoffmoleküle und der Zellulosefasern, dass Erstere nicht direkt in die Zellwand eingebaut werden. Darüber hinaus untersuchte Bonner die räumliche Orientierung der Mizellen in der Zellwand und deren Veränderung während des Wachstums.

<sup>88</sup> Morgan (1927a), S. 217.

[Dem Physiker] strebt der entsprechend eingestellte Physiologe zu und sucht zu dem Zweck nach geeigneten lebendigen Forschungsobjekten, d. h. [...] nach den relativ seltenen Objekten, bei denen die exakte quantitative Durchmessung eines natürlichen oder experimentell hervorgerufenen Vorgangs einen gesetzesmäßigen, womöglich mathematisch formulierbaren Ablauf erkennen läßt [...].<sup>89</sup>

Biolog\*innen sollten bevorzugt „einfache“ Lebewesen studieren, denn bei diesen ließen sich die zu analysierenden physiologischen Prozesse einfacher kontrollieren. Die Arbeiten Hechts, Scott-Moncrieffs und der Wuchsstoffforscher\*innen erfüllten die Ansprüche, die Zeitgenossen wie Morgan oder Höber an gute physiologische Forschung stellten. Hecht freute sich ausdrücklich über die Regelmäßigkeit seiner 1923 in Neapel durchgeführten Versuche: „The experiments are really the most beautiful I have ever done, in their regularity and uniformity.“<sup>90</sup>

Interessanterweise erklärten verschiedene Forscher\*innen, bewusst vereinfachte und damit faktisch falsche Schemata zu präsentieren. So zögerte Hecht 1938, ein konkretes Modell zu präsentieren, weil immer die Gefahr bestehe, dass ein solches Schema zu ernst genommen werde. Tatsächlich diene die konkrete Formulierung der Erläuterung der präsentierten Ideen.<sup>91</sup> Mit großer Wahrscheinlichkeit beschreibe sein Schema die tatsächlichen Vorgänge in den Lichtsinneszellen nicht getreu. Dennoch – oder gerade deswegen – helfe es, die hypothetischen Vorstellungen zum Mechanismus der Lichtwahrnehmung zu vermitteln („de rendre intelligible le mécanisme“) und dessen Implikationen mathematisch zu formulieren.<sup>92</sup> Auch der Botaniker van Overbeek war sich „recht gut bewusst, dass [seine] Modellvorstellung nur schematischen Charakter besitzt, und sehr unvollkommen ist“. Trotzdem glaubte er, „dass mit Hilfe dieser Hypothese der Zusammenhang der Tatsachen verständlicher“ sei.<sup>93</sup> Wheldale Onslow wiederum präsentierte ihre Thesen zur Anthocyan-Produktion mit dem Kommentar:

I look upon my suggestions as tentative and as having value possibly only in so far as they combine together into a general scheme a number of more or less isolated facts. I fully realise that the underlying causes of such a phenomenon are of a complex nature and may in reality demand a very different explanation from that which I am able to offer.<sup>94</sup>

<sup>89</sup> Höber (1930), S. 8.

<sup>90</sup> Hecht an Crozier, 29. Oktober 1923, Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.

<sup>91</sup> Hecht (1938a), S. 69 und 71: „J’hésite toujours avant de faire une représentation concrète du modèle, car un tel schéma est menacé d’être pris trop au sérieux. Mais puisque une formulation concrète sert d’auxiliaire à la compréhension des idées évoquées ici, notre schéma est utile, qui représente un hypothétique modèle de l’opération photoréceptrice.“

<sup>92</sup> Hecht (1938a), S. 71.

<sup>93</sup> Van Overbeek (1933), S. 614.

<sup>94</sup> Wheldale (1911), S. 133.

Die Wissenschaftler\*innen legten Wert darauf, die postulierten Beziehungen so klar wie möglich darzustellen. Die epistemische Anforderung an ein gutes Mechanismus-Schema hinsichtlich der Verständlichkeit („intelligibility“) des Phänomens stand dabei nicht in Konflikt mit dem ontischen Anspruch, wonach das Schema die Kausalstruktur des Zielmechanismus adäquat einfangen soll.<sup>95</sup> Denn je präziser die Thesen zu den postulierten Beziehungen formuliert waren, desto einfacher ließen sie sich testen, argumentierte Hecht:

Je einfacher und je konkreter ein Modell ist, um so klarer kann man über seine Beziehung zum Organismus urteilen und um so direkter sind die Versuche, welche sich in Ausdrücken desselben anstellen lassen. Ihre Abweichungen von beobachteten Tatsachen werden dann klar und sind als der Ausgangspunkt für neue Vorstellungen und neue Versuche verwendbar.<sup>96</sup>

#### 7.4 Die soziale Organisation der disziplinenübergreifenden Projekte

Dieses letzte Unterkapitel beleuchtet die soziale Struktur der interdisziplinären Projekte. Zunächst wird das Konzept der feldübergreifenden Expertise eingeführt. Abschließend argumentiere ich, dass sich die soziale Organisation der Suche nach Mechanismen aus der Verschränkung der Ziele und Normen der involvierten Parteien ergab sowie aus der Verteilung der Ressourcen und Fähigkeiten unter ihnen.

##### 7.4.1 Feldverbindende *interlocking*-Expertise

„Specialists are necessary, and so are integrationists (to coin a word) if science is to realize its high possibilities“, schrieb der Sekretär der American Association for the Advancement of Science 1938.<sup>97</sup> Zur gleichen Zeit forderte der amerikanische Biophysiker Detlev Bronk die Ausbildung von „multifield experts“ – „individuals who can draw upon a wide range of sources, critically and with understanding“.<sup>98</sup> In den betrachteten Projekten stellten Forscher\*innen wie Hecht, Kögl oder Wheldale Onslow konzeptionelle und materielle Verbindungen zwischen verschiedenen Forschungsfeldern her. Sie verfügten über das, was die Wissenschaftsphilosophin Hanne Andersen

<sup>95</sup> Für eine Besprechung der ontischen und epistemischen Normen der mechanistischen Forschung, siehe Kästner/Hauéis (2021) und Halina (2018).

<sup>96</sup> Hecht (1931), S. 289.

<sup>97</sup> Moulton (1938), S. 89.

<sup>98</sup> Bronk (1938), S. 141. Biophysiker\*innen sollten in zwei Disziplinen ausgebildet werden, argumentierte Bronk: „Thus the student develops the capacity to think of biological problems as a physicist, and does not create in his mind artificial barriers between the subdivisions of science which are merely imagined.“

„interlocking expertise“ nennt. Diese Expertise ermögliche es Wissenschaftler\*innen, ihre eigenen Beiträge mit den Beiträgen ihrer Kooperationspartner\*innen zu „verzahnen“.<sup>99</sup> Die Fallbeispiele legen nahe, dass *interlocking-Expertise* im Kontext der Suche nach Mechanismen zwei Kompetenzen umfasst: das Vermögen, ein Schema für einen biologischen Mechanismus zu formulieren, sowie die Fähigkeit, ein Versuchsobjekt zu identifizieren, an dem sich die Hypothese empirisch testen lässt.

Hecht kombinierte die Ressourcen unterschiedlicher Disziplinen im Alleingang.<sup>100</sup> Er war nicht nur über die neueren Entwicklungen der Photochemie im Bilde, sondern erkannte auch das Potenzial dieser Studien für die Sinnesphysiologie. Außerdem war er in der Lage, zoologische Experimente durchzuführen und diese mathematisch auszuwerten. So konnte er biophysikalische Vorgänge selbstständig erforschen und sich damit für eine Professur für Biophysik qualifizieren. Längerfristige Kooperationen mit Vertretern der physikalischen Wissenschaften kamen nicht zustande, weil das relevante Wissen zur Kinetik chemischer Prozesse in der Physikalischen Chemie schon erschlossen war und Photochemiker\*innen sich kaum für photochemische Vorgänge in Lebewesen interessierten. Eine andere Dynamik sehen wir bei Hechts Schüler Wald und den Akteuren der übrigen drei Fallstudien.<sup>101</sup> Hier ergaben sich Kooperationen zwischen Vertreter\*innen der biologischen und physikalischen Wissenschaften. Im letzten Teil dieses Kapitels werde ich zeigen, dass die soziale Organisation interdisziplinärer Forschung von der Verknüpfung der epistemischen Ziele der involvierten Parteien abhing sowie von der Verteilung der Ressourcen und Fähigkeiten, die nötig waren, um die betreffenden Ziele normgerecht zu erreichen.

#### 7.4.2 Zielabhängigkeit als Basis der Kooperation

Vielfältige Gründe bringen Forscher\*innen dazu zu kooperieren, steht in einem Band zu Kollaborationen in den Lebenswissenschaften, darunter finanzielle, soziale und politische Motive sowie der Wunsch, interdisziplinär zu forschen.<sup>102</sup> Während das Beispiel Hechts zeigt, dass man nicht notwendigerweise kooperieren musste, um interdisziplinär zu arbeiten, trifft für die Akteure der drei anderen Fallstudien zu: Ihnen

---

<sup>99</sup> Andersen (2016), S. 4 und (2012).

<sup>100</sup> Der Photochemiker E. C. C. Baly Hecht beschied Hecht in seinem Brief Loeb vom 10. November 1921 „a real understanding of the two sides of the problem, namely the physical and the biological sides“. Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence BA“, LOC Washington.

<sup>101</sup> Mit Wald wollten sowohl der Organiker Paul Karrer als auch der Photochemiker Weigert kooperieren.

<sup>102</sup> Vermeulen/Penders (2010), S. 6: „Escalating costs of the development of large instruments are often put forward as a reason to collaborate. However, specialisation and multi-disciplinary research can also be incentives to collaborate, as well as decreasing costs of travel, communication and increased credibility of research. Additionally, collaboration can be stimulated by funding organisations or it can have political motivations.“

fehlten gewisse Ressourcen und Fähigkeiten, um ihr Forschungsziel normgerecht erreichen zu können. Dies veranlasste sie, sich mit Forscher\*innen anderer Disziplinen zusammenzutun, die über diese Ressourcen und Fähigkeiten verfügten.

Längerfristig verfolgten die kooperierenden Parteien unterschiedliche Ziele.<sup>103</sup> Entscheidend aber war, dass sie ihre epistemischen Ziele als verknüpft wahrnahmen. Die Botaniker\*innen konnten die Zellstreckung nicht untersuchen, ohne über den isolierten Wuchsstoff zu verfügen. Die Chemiker\*innen wiederum konnten diesen Stoff nur mithilfe eines physiologischen Tests isolieren. Zur Aufklärung der Struktur-Aktivitäts-Beziehung brauchte es ebenfalls die Methoden beider Fächer: Chemiker\*innen klärten die Struktur der Auxine auf, während Physiolog\*innen untersuchten, wie sich minimale Unterschiede in der Struktur auf das Verhalten der Pflanzen auswirkten. Auf ähnliche Weise hingen die Annahmen der Genetiker\*innen zum Genotyp von Pflanzen von der Fähigkeit der Biochemikerin ab, die in den Zellen der Blütenblätter produzierten Anthocyane zu identifizieren. Diese Identifizierung gelang dank der Ergebnisse der synthetisch arbeitenden Organiker\*innen. Thesen zur Biosynthese von Anthocyanen wiederum wurden mit genetischen Daten gestützt.

Dass eine derartige Konstellation von Zielen zu kooperativem Verhalten führt, ist nach einer Theorie des Sozialpsychologen Morton Deutsch zu erwarten: Akteure kooperieren, wenn ihre Ziele so verknüpft sind, dass die Wahrscheinlichkeit der einen Partei, ihr Ziel zu erreichen, positiv mit der Wahrscheinlichkeit korreliert, dass die andere Partei ihr Ziel erreicht.<sup>104</sup> Dies war bei den an der Wuchsstoff- und Anthocyanforschung beteiligten Parteien der Fall. Fürths Engagement in der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft hingegen lässt sich auf diese Weise nicht erklären. Gicklorns Studien zur Einfärbbarkeit der Organe von *Daphnia* brachte Fürth seinem Ziel, die elektrische Struktur der Materie zu beschreiben, nicht näher. Dennoch unterstützte er die Forschung des Biologen. Er nutzte die Verfahren und Fähigkeiten, die er für die Arbeitsgemeinschaft entwickelte, in seiner eigenen Forschung. Damit erfüllt das Projekt eine Erwartung Michel Moranges an biophysikalische Forschung: „The system under study must also be considered to raise important physical questions.“<sup>105</sup> Sein Einsatz für die Arbeitsgemeinschaft bedeutete keinen Zusatzaufwand für Fürth.<sup>106</sup>

---

**103** Robinson wollte die Biosynthese der Anthocyane erhellen, während Haldane die Wirkungsweise von Genen klären wollte. Professor Went wollte den Prozess der Zellstreckung verstehen, während Kögl an der Isolierung und Synthese der Wuchsstoffe interessiert war, und daran, die Beziehung von Struktur und Aktivität zu klären.

**104** Deutsch (2006), S. 24.

**105** Morange (2007), S. 111.

**106** Außerdem bot die Arbeit eine Gelegenheit, die im Physikalischen Institut vorhandenen Instrumente zu verwenden. Experimentell arbeiten wollte Fürth ohnehin. Er legte großen Wert darauf, dass theoretische Studien durch experimentelle Arbeit informiert sind.

Dass die entwickelten Methoden von potenziell großem Nutzen für die biologische Forschung waren, war ein schöner Nebeneffekt.<sup>107</sup>

Es war die Aussicht, die eigenen Ressourcen und Fähigkeiten wirkungsvoll einsetzen zu können, die Fürth dazu brachte, sich mit den physikalischen Eigenschaften von Kolloiden zu beschäftigen. Dieselbe Motivation sehen wir auch bei anderen Protagonisten. So entschied sich der ehemalige Chemiestudent Bonner dagegen, zu genetischen Problemen zu arbeiten, weil er glaubte, dass ihm seine Fähigkeiten in diesem Feld wenig nützten.<sup>108</sup> Als sich die Genetik einige Jahre später ihrer Abhängigkeit von der Biochemie bewusst wurde, gewann das Feld auch für Biochemiker\*innen an Attraktivität. Zwei Kollegen Bonners meinten 1946, „one of the reasons why the 1946 model of genetics has some appeal to biochemists is that geneticists have finally realized that they must depend upon biochemistry in order to understand their own subject“.<sup>109</sup> Ebenso ist Weigerts und Karrers Interesse an der Zusammenarbeit mit Wald zu erklären. Sie waren darauf spezialisiert, photosensitive Substanzen beziehungsweise Vitamin-A zu erforschen, und die Kooperation mit Wald bot ihnen Gelegenheit, diese Expertise zu nutzen.<sup>110</sup> Die Beispiele verdeutlichen, dass die Forscher\*innen ihre Fähigkeiten und Ressourcen gewinnbringend einsetzen wollten.

Auch mit Blick auf Konkurrenzverhältnisse innerhalb der Chemie ergab der Zusammenschluss mit Biolog\*innen für Kögl und Robinson Sinn. Kögl konnte sich über die Kooperation mit Wents Gruppe eine Nische erschließen, die weniger umkämpft war als beispielsweise die Forschung zu Sexualhormonen.<sup>111</sup> Mit der Isolierung des Wuchsstoffs widmete er sich einem Problem, das so nur noch in Pasadena bearbeitet wurde. Zu Anthocyanen hingegen forschten Ende der 1920er-Jahre eine Reihe verschiedener Organiker. Robinsons größter Konkurrent war Karrer, dem es dank seiner Mitarbeiterin Widmer leichter fiel als Robinsons Gruppe, die Pigmente aus Pflanzenmaterial zu isolieren. Indem er sich mit Scott-Moncrieff zusammentat, konnte Robinson diesen

<sup>107</sup> Falls es tatsächlich gelänge, physiologische Vorgänge anhand der Ladung von Biokolloiden zu erklären, würde dadurch der Anwendungsbereich und damit die Relevanz der physikalischen Theorien und Verfahren erweitert. Gicklhorn (1927), S. 114 hatte genau darauf hingewiesen: „Die Physik wird damit nicht nur den Bereich ihres Einflusses vergrößern können, sondern auch rückwirkend für ihre speziellen Probleme Anregung und neue Gesichtspunkte gewinnen.“ James/Joas (2015), S. 701 haben am Beispiel der Quantenmechanik der 1920er-Jahre gezeigt: „[A]pplications can also be the means by which scientists convince themselves of the generality or fundamentality of a theory.“

<sup>108</sup> Chedd (1971), S. 700: „He soon decided [...] that his knowledge of chemistry better suited him to a field of biology in which one could pour things from one test tube into another.“

<sup>109</sup> Emersons und Cushings Manuskript, Biology Division, Box 22, Ordner „1946 – Atlantic City: Neurospora Symposium“, Caltech Archives Pasadena. Das Genetik-Symposium fand unter der Schirmherrschaft einer Gesellschaft für Biochemie statt.

<sup>110</sup> Wald eröffnete Weaver in einem Brief vom 17. Februar 1947, er habe vor, die Struktur von Retinen mit Karrer zu untersuchen und merkte an: „This is a kind of chemistry done better in Karrer’s laboratory than anywhere else.“ Wald Papers, HUGFP 143, Box 22, Ordner „Weaver, Warren“, HUA Cambridge.

<sup>111</sup> Butenandt gegenüber erläuterte Kögl am 18. August 1943, er habe sich seine „Probleme stets abseits der Heerstrasse gesucht“. NL Butenandt, Rep. 84, Nr. 3159 „Kögl, Fritz“, Blatt 6, MPG Berlin Dahlem.

Nachteil ausgleichen. Über Scott-Moncrieff erhielt er außerdem Zugriff auf genetische Daten. Damit erschloss er sich eine Ressource, über die kein anderer Chemiker verfügte, der zu Anthocyanen forschte.

Indem sie kooperierten, konnten Forscher\*innen verschiedener Disziplinen ihre Kompetenzen im besten Fall im doppelten Sinne ausweiten. Einerseits wuchs der Handlungsspielraum der Gruppe durch die insgesamt erweiterte Expertise. So war der Genetiker Lawrence ab 1930 Teil einer Gruppe, die die von den Pflanzen produzierten Anthocyane identifizieren konnte. Andererseits vergrößerte sich der Gegenstandsbereich und der Personenkreis, für den die eigene Expertise relevant war. Seit Lawrence mit Scott-Moncrieff kooperierte, wurden seine genetischen Studien auch in der Organischen und Theoretischen Chemie zitiert.<sup>112</sup>

#### 7.4.3 Varianten kooperativer Konstellationen

Dank des in den historischen Fallstudien herausgearbeiteten Wissens über ihre Ziele, Normen, Ressourcen und Fähigkeiten wird nicht nur verständlich, *dass* die betrachteten Akteure kooperierten. Wir können auch Details zur Dynamik dieser Kooperationen besser nachvollziehen. Solange die Akteure glaubten, die Forschungshandlungen der jeweils anderen Partei würden sie ihrem eigenen Ziel näherbringen, unterstützten sie diese. Dieses Verhalten ist laut Deutsch die logische Folge der Zielabhängigkeit: „As the other’s capabilities are strengthened, you are strengthened; they are of value to you as well as to the other. Similarly, the other is enhanced from your enhancement and benefits from your growing capabilities and power.“<sup>113</sup> So ist zu erklären, warum im Keller des botanischen Laboratoriums in Utrecht über ein Jahr lang dutzende Botaniker\*innen physiologische Tests für Kögl’s Gruppe durchführten. Dieser enorme Einsatz zeigt, wie sehr sie auf den Erfolg der chemischen Studien angewiesen waren. Die Qualität ihrer weiteren Forschung hing davon ab, ob sie mit reinen Wuchsstofflösungen experimentieren und auf der Basis von Wissen über die Eigenschaften des Wuchsstoffs über dessen Aktivitäten spekulieren konnten. Da sie selbst nicht in der Lage waren, den Wuchsstoff zu isolieren, war das Beste, was sie tun konnten, Kögl’s Gruppe bei deren Arbeit zu unterstützen.<sup>114</sup> Kögl bedankte sich für die Arbeit der Botaniker\*innen unter anderem damit, dass er ihnen die Hälfte des innerhalb von vier

<sup>112</sup> Genauso wurde Fürth nach 1923 in der Biologie, etwa von den Botanikern Dolk (1930), S. 124 und F. W. Went (1932), S. 555 rezipiert. Maienschein (1993), S. 167 beschreibt diesen Effekt der Kollaboration: „Individuals from different disciplines [...] come together for a project which then is regarded by a larger group as both important and legitimate.“

<sup>113</sup> Deutsch (2006), S. 27.

<sup>114</sup> Sie akzeptierten außerdem Kögl’s Vorstellung, wie der Stoff zu isolieren ist. Zollman (2018), S. 65: „Collaborations require agreement about the strategies for tackling the problem.“

Jahren erbeuteten Auxins überließ.<sup>115</sup> Er tat dies nicht nur aus Dankbarkeit. Er hatte ein Interesse daran, dass die Botaniker\*innen die Wirkungsweise der Auxine in der Pflanzenzelle so genau wie möglich bestimmten. Als sich allerdings abzeichnete, dass die Verhältnisse komplizierter waren als erwartet und die Aufklärung der Struktur-Aktivitäts-Beziehung viel Zeit in Anspruch nehmen würde, wandte sich Kögl der Isolierung anderer Naturstoffe zu. Schließlich hatte er sein ursprüngliches Ziel, den pflanzlichen Wuchsstoff zu isolieren, erreicht. Koepfli, Thimann und Went hingegen setzten ihre Kooperation zur Aufklärung der Struktur-Aktivitäts-Beziehung fort.

Robinsons Interesse an der Zusammenarbeit mit Biolog\*innen nahm ab Mitte der 1930er-Jahre nicht ab, sondern deutlich zu. Im Gegensatz zur Wuchsstoffforschung waren die Handlungen der einzelnen disziplinären Gruppen in Scott-Moncrieffs Projekt zunächst weniger eng verzahnt. Die Biochemikerin, die JIHI-Genetiker\*innen und die Chemiker\*innen um Robinson arbeiteten nicht Hand-in-Hand wie die Wuchsstoffforscher\*innen.<sup>116</sup> Das lag an der andersartigen Struktur des Problems.<sup>117</sup> Der Forschungsalltag der Genetiker\*innen und Chemiker\*innen änderte sich durch die Kooperation mit Scott-Moncrieff kaum und die beiden Fachgruppen tauschten sich nicht direkt aus.<sup>118</sup> Um 1930 wählte sich weder die Genetik von der Organischen Chemie abhängig noch umgekehrt. Robinson misstraute den Methoden der Genetiker\*innen und der JIHI-Direktor Hall sah keinen Bedarf für chemische Methoden der Phänotypisierung.<sup>119</sup> Scott-Moncrieff hätte wohl Schwierigkeiten gehabt, alle Beteiligten auf ein gemeinsames Vorgehen einzuschwören.<sup>120</sup> Sie konnte aber die Ergebnisse der verschiedenen Parteien alleine zusammenführen. Als sich im Laufe der Jahre zeigte, dass genetische Unterschiede tatsächlich mit biochemischen Unterschieden korrelierten, wurden Hall und Robinson vom Potenzial der Methodenkombination

115 Das berichteten Kögl/Erxleben (1934), S. 51.

116 Kooperieren Akteure in einem geteilten Arbeitsumfeld – wie etwa Haagen Smit und die Botaniker\*innen – sprechen Nickelsen/Krämer (2016), S. 121 von Kollaboration. Für eine andere Abgrenzung der Arbeitsmodi siehe Shrum (2010), S. 257.

117 Hier ging es nicht darum, die Aktivität von Entitäten, die von der einen Gruppe isoliert wurden, an Versuchsobjekten der anderen Gruppe zu studieren. Vielmehr verglich Scott-Moncrieff das in zwei unterschiedlichen Fächern unabhängig entwickelte Wissen zum Genotyp einer Pflanze und den von dieser Pflanze gebildeten Pigmenten. Dies ist ein Beispiel für eine von Andersen (2016), S. 6 beschriebene Situation: „[I]f the various contributions merely need to be juxtaposed there may be less mutual dependence between collaborators and only need for interlocking expertise on some isolated points.“

118 Gelegentlich nahm Scott-Moncrieff Pflanzen und Pigmente von Merton mit nach Oxford, um diese genauer zu analysieren und um die Isolate mit den synthetischen Anthocyanen zu vergleichen. In Merton hielt sie sich in der Anfangsphase des Projekts nur sporadisch auf. Ansässig war sie zunächst nach wie vor in Cambridge.

119 Robinson/Robinson (1931) hatten den Schnelltest nicht für Scott-Moncrieff entwickelt, sondern zur Ermittlung der Verbreitung der verschiedenen Anthocyane im Pflanzenreich.

120 Eng zusammenarbeitende Forscher\*innen müssen sich laut Maienschein (1993), S. 183 über Zuständigkeiten und erwartete Resultate verständigen. In der Anfangsphase ihres Anthocyan-Projekts reichte es im Gegensatz dazu, dass Scott-Moncrieff wusste, was sie von der Forschung der beiden Fächer erwartete.



überzeugt. Nun setzten sich die beiden dafür ein, dass die interdisziplinäre Zusammenarbeit fortgeführt wurde.

In der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft war die Zielabhängigkeit einseitig: Die Biologen waren auf die Techniken der Physik angewiesen. Gemeinsam einigten sich die Forscher darauf, welche Messmethoden entwickelt werden sollten. Wie die Biologen die physikalischen Messungen auswerteten, interessierte Fürth wenig. Der Erfolg seiner Forschung hing nicht davon ab, ob Gicklhorn sein Ziel erreichte. Solange sich die Messungen physikalisch auswerten ließen, lohnte sich die Bearbeitung der physikalischen Seite des Projekts für ihn.

Zusammenfassend können wir festhalten: Wie weit die Akteure gingen, um die Forschung ihrer Kooperationspartner\*innen zu unterstützen, misst sich daran, wie sehr sie von diesen abhingen. War die Abhängigkeit gegenseitig, ergaben sich besonders stabile Kooperationen wie zwischen Kögls und Wents Gruppe in der ersten Hälfte oder zwischen Robinson und den JIHI-Genetiker\*innen in der zweiten Hälfte der 1930er-Jahre. Eine mehrjährige Zusammenarbeit ergab sich aber auch zwischen Fürth und Gicklhorn, deren Ziele nicht interdependent waren. Hier richtete Fürth seine empirische Forschung so aus, dass sein Engagement in dem Projekt keinen Mehraufwand bedeutete.

Glaubten die Forscher\*innen, aufeinander angewiesen zu sein, kooperierten sie auf Augenhöhe.<sup>121</sup> Kögl bezeichnete die Leistungen der Chemiker\*innen und Biolog\*innen als gleichwertig. Man könne nicht entscheiden, ob die Reindarstellung und Synthese der Naturstoffe oder die Aufklärung ihrer Wirkmechanismen wichtiger sei. Er schlug deshalb vor: „Wenn [...] keine der in Frage kommenden Wissenschaften ohne die andere auskommt, dann sollte man, unter Betonung der verschiedenartigen Aufgaben, jedem Fach das gleiche Verdienst zusprechen.“<sup>122</sup> Ganz ähnlich argumentierte der amerikanische Zoologe Frank Lillie 1938: „It would be footless to inquire into the relative importance of research on the physico-chemical and the biological levels, for both are necessary, and all physico-chemical analyses must be referred back to the organism as test-object or indicator.“<sup>123</sup>

Dieser Befund steht im Widerspruch zu Abir-Ams Analyse der Beziehung der biologischen und physikalischen Wissenschaften in der Zwischenkriegszeit. Sie sieht kaum Kollaborationen in der Biophysik und Biochemie der 1930er-Jahre, bei denen Forscher\*innen aus der Biologie auf Augenhöhe mit solchen aus der Chemie oder Physik agierten. Eher sei die Biologie durch die anderen beiden Fächer kolonisiert worden. Biolog\*innen seien auf die Ressourcen der Physik und Chemie angewiesen

<sup>121</sup> Morange (2007), S. 111 meinte mit Blick auf die Kooperation von Physik und Biologie in den 1930er-Jahren, „a fruitful interdisciplinarity demands full equality between partners“. Diese Annahme stützen unsere Fallbeispiele.

<sup>122</sup> Kögl (1931), S. 83–84.

<sup>123</sup> Lillie (1938), S. 67.

gewesen, aber nicht umgekehrt.<sup>124</sup> Vertreter\*innen der physikalischen Wissenschaften hätten die Wissensproduktion kontrolliert, weil sie über die relevanten Ressourcen und Fähigkeiten verfügten:

[T]he likelihood that a genuine collaboration would develop between the physical scientists (who controlled the production of results because of their exclusive mastery of skills – the bottleneck in any technology transfer) and biologists (who possessed only the problems) was very small indeed.<sup>125</sup>

Die Analyse, dass Physiker\*innen über Techniken und Biolog\*innen über Probleme verfügten, finden wir auch bei Kohler.<sup>126</sup> Die in dieser Arbeit besprochenen Projekte vermitteln ein ganz anderes Bild: Zwar waren die Ressourcen der Physik und Chemie entscheidend für den Erfolg der Forschungsvorhaben, doch zeigen die Beispiele La-sareffs und der Prager Arbeitsgemeinschaft, dass sie allein nicht ausreichten, um physico-chemische Vorgänge in Lebewesen zu studieren. Das Erreichen dieses Ziels hing ebenso kritisch davon ab, dass geeignete *interlocking*-Objekte gefunden wurden. In allen betrachteten Fällen waren es Biolog\*innen, die diese Objekte fanden. Kohlers und Abir-Ams Darstellungen müssen also um den Hinweis ergänzt werden, dass biophysikalische oder biochemische Forschung ohne Identifizierung biologischer Phänomene, an denen die Techniken und Konzepte der physikalischen Wissenschaften ansetzen konnten, wenig aussichtsreich war. Forscher wie Bronk waren sich der Bedeutung biologischer Expertise für die biophysikalische Forschung bewusst: „Without that [biological] knowledge and the point of view which it engenders, even the best trained physicist will be unable to formulate, direct and interpret biophysical problems.“<sup>127</sup>

Kögl, Thimann, Scott-Moncrieff oder Robinson sind weniger als Kolonisor\*innen oder unabhängige Problemlöser\*innen zu sehen. Ihre Kooperationen mit Biolog\*innen lassen sich besser durch folgende Darstellung Bechtels und Hamiltons beschreiben:

[W]hen research teams include scientists from both lower-level and higher-level disciplines, the relationship is not one in which the lower-level scientist provides general theories and the higher-level scientist derives the consequences. Rather, all recognize they must discover new information and that what the lower-level scientist often has to offer are techniques that can help reveal how the component parts are behaving in the more complex environment.<sup>128</sup>

124 Abir-Am (1982), S. 350: „[The] dependence on skills associated with physical science led to a ‚colonialization‘ of the ‚underdeveloped‘ area, biology. Their higher prestige ensured that the physicists involved rarely developed an interest in the specific problems of the recipient discipline.“

125 Abir-Am (1982), S. 368.

126 Kohler (1991), S. 305 sprach von „cooperative research projects, in which physical scientists provided technical services, and biochemists or biologists the problems“.

127 Bronk (1938), S. 141. Bronk selbst hatte Physiologie und Physik studiert.

128 Bechtel/Hamilton (2007), S. 398.

Selbst der Prager Arbeitsgemeinschaft galt die Physik nicht als das Fach, das Lösungen für die Probleme bereithält. Obwohl physikalische Ressourcen für seine Forschung unverzichtbar waren, betonte Gicklhorn, in biophysikalischen Forschungsprojekten müsse „nicht der Physiker, sondern der Biologe die Führung behalten“. Ihm obliege es, „die Forderungen zu klären, welchen eine physikalische Methode entsprechen muß, um biologisch auswertbare Resultate zu liefern“. Die Expertise der Biolog\*innen bestehe in der Kenntnis der „besonderen Arbeitsbedingungen“ und der „Ziele und Grenzen jeder biologisch auswertbaren Studie“, die „gegenüber einer physikalischen Arbeit ganz anders geartet“ seien.<sup>129</sup>

---

129 Gicklhorn (1932), S. 384.

## 8. Die Folgen der interdisziplinären Forschung

„No better guide can be found to the future than a review of what has happened in the past“, schrieb Arthur Compton in dem 1938 erschienenen Artikel „Physics and the Future“.<sup>1</sup> Wie beeinflusste die hier analysierte disziplinenübergreifende Forschung diejenige der Nachkriegszeit? Diese Frage steht im Zentrum dieses Schlusskapitels. Unterschiedliche Trends des institutionellen Wandels verfolgen wir einerseits anhand der Karrieren der Akteure der Fallstudien. Andererseits bietet eine *Science*-Artikelserie von 1938 Einblicke in das Selbstverständnis der betreffenden Fachbereiche gegen Ende der Zwischenkriegszeit.<sup>2</sup> Die Karriereverläufe wie die Artikel weisen darauf hin, dass sich die Erforschung biochemischer Vorgänge zu einem zentralen Anliegen sowohl der Organischen Chemie als auch der Biologie entwickelt hatte. Forscher\*innen mit chemischer Expertise erhielten Stellen in biologischen Instituten, während in der Organischen Chemie und Biochemie die Nachfrage nach biologischer Expertise stieg. Weniger eng war der Austausch zwischen Physik und Biologie. Die Analyse biophysikalischer Vorgänge wurde nicht zu den drängenden Problemen der Physik gezählt. Aber es herrschte Einigkeit darüber, dass physikalische Methoden für die Erforschung von Lebensvorgängen von Bedeutung sind.

Für viele der betrachteten Forscher\*innen bedeutete der Zweite Weltkrieg eine Zäsur. An Leib und Leben bedroht durch Adolf Hitlers Politik waren die jüdischen Forscher Fürth, Blüh und Keller. Alle drei flohen nach dem Einmarsch der Wehrmacht in Prag Mitte März 1939 ins Vereinigte Königreich.<sup>3</sup> Ihr ehemaliger Kollege Pekarek

---

1 Compton (1938), S. 115.

2 Zusammen mit dem oben erwähnten Artikel bilden die Beiträge „Chemistry and the Future“, „Botany of the Future“ und „Zoological Sciences in the Future“ ein Gegenstück zu der in Kapitel 2 betrachteten *Nature*-Jubiläumsausgabe.

3 Laut Kisch (1960), S. 17 gelangte Keller über Schweden nach Großbritannien und emigrierte 1944 in die USA. Blüh, der mit seiner Frau im April 1939 fliehen konnte, forschte zunächst an der University of Birmingham, finanziert durch die Society for the Protection of Science and Learning. Während des Krieges unterrichtete er an der Royal Grammar School Worcester. Rechcigl (2016). Fürth arbeitete nach seiner Flucht bei Max Born in Edinburgh, zunächst als Dewar Research Fellow und ab 1942 als Lecturer.

wurde in die Wehrmacht eingezogen und gilt seit 1943 als vermisst.<sup>4</sup> Heyn, der ab 1935 auf Java arbeitete, verbrachte die Zeit der japanischen Besatzung in einem Gefangenenlager.<sup>5</sup> Viele der übrigen Akteure der Fallstudien richteten ihre Arbeit während der Kriegsjahre neu aus, für andere änderte sich der Forschungsalltag kaum.<sup>6</sup> Nach Kriegsende wieder in die Forschung zurückzufinden, fiel Thimann schwer. Einem befreundeten Biophysiker vertraute er 1947 an: „The struggle to get back into the swing of experimentation and research planning was somewhat greater than I had anticipated and it is only this year that I really feel that work is going again properly.“<sup>7</sup>

Anhand der Forschungspläne unserer Protagonisten für die Zeit nach 1945 wird im zweiten Teil des Kapitels die Auswirkung der untersuchten disziplinenübergreifenden Forschung auf inhaltlicher Ebene skizziert. Die Pläne offenbarten, dass die Ergebnisse ihrer Arbeit der Zwischenkriegszeit zu Ressourcen ihrer Forschung der Nachkriegszeit wurden: Was sie oder ihre Kolleg\*innen über die Verbindungen gelernt hatten, die zwischen den in unterschiedlichen Fächern studierten Vorgängen bestehen, lieferte die methodische und konzeptionelle Grundlage für ihre zukünftige Forschung.

Im dritten und letzten Teil werden die gewonnenen Erkenntnisse zur Erforschung biophysikalischer und biochemischer Vorgänge in der Zwischenkriegszeit zusammengefasst und die Suche nach Mechanismen physiologischer Phänomene als Vorhaben charakterisiert, das sich auf die Ressourcen der biologischen und physikalischen Wissenschaften gleichermaßen stützt.

4 Härtl (1978), S. 397.

5 Siehe Heyns Personalkarte in den Akten des International Education Board, Fellowships, Gruppe 10.2, FA 426, Box 13, RAC North Tarrytown.

6 Koepfli zufolge veränderte sich die organisch-chemische Forschung in Großbritannien für sechs Jahre radikal: Alle Anstrengungen wurden auf die durch den Krieg entstandenen Bedürfnisse gelenkt. „Report on Organic Chemistry in Great Britain“, 23. September 1948, S. 19, Koepfli Papers, Box 2, Ordner „5 Reprints“, Caltech Archives Pasadena. Bonner und Went prüften während der Kriegsjahre das Potenzial von Guayule (*Parthenium argentatum*) für die Kautschukproduktion. Salisbury (1998), S. 19. Hecht war Mitglied des Army-Navy-Office of Scientific Research and Development Vision Committee sowie des NRC Council Committee on Visual Problems und forschte zur Nachtsicht. Wald (1948a), S. 6–7. Er gab Tipps zum Sehen im Dunkeln, etwa bei Stromausfällen, zur Vermeidung eines Vitamin A-Mangels und zum Lesen und Nähen in verdunkelten Räumen. Hecht (1942b). Am 28. September 1943 schrieb Hecht an Wald: „Even those of us who are ostensibly doing war work feel much the same discrepancy between what the physicists are doing and what we accomplish. This is not a biologist’s war. It is not even a visual physiologist’s war. I often envy the geneticists who very early made up their minds to carry on with their research as if nothing else was happening. With us there is neither the satisfaction of great accomplishment in a military sense, nor the pleasure of basic research.“ Wald Papers, Box 8, Ordner „Hecht, 1939–1947“, HUA Cambridge.

7 Thimann an Bronk, 28. Oktober 1947, Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 6, Ordner „Nat’l Research Council“, ebd.

## 8.1 Institutionelle Trends: Biochemische Forschung unter vielen Dächern

Zwischen den Fächern Organische Chemie, Biochemie und Biologie entwickelten sich bis Ende der 1930er-Jahre starke Allianzen. Vertieft wurden die Beziehungen durch die Erfahrung, dass sich chemische Methoden gewinnbringend zur Erforschung biologischer Prozesse einsetzen ließen, und umgekehrt biologische Studien halfen, biochemische Vorgänge zu erhellen. Anders nahmen Zeitgenossen das Verhältnis zwischen Biologie und Physik wahr. Die Biologie galt als Fach, das physikalische Techniken verwendete, aber nicht als eines, das unverzichtbare Ressourcen für die physikalische Forschung bereitstellte.

### 8.1.1 Physikalische Instrumente für die Biologie

Die Anzahl der Biophysiker weltweit war Mitte der 1920er-Jahre noch sehr überschaubar. So verbuchte es Hecht im Sommer 1926 als lustigen Zufall, zwei weitere Biophysiker getroffen zu haben.<sup>8</sup> Die Episode passt zu Kays Charakterisierung des Fachs als „Spätzünder“, das sich im Vergleich zur Biochemie verzögert etabliert habe.<sup>9</sup> Fürth beobachtete zwar, dass die biologischen Wissenschaften von den Begriffen und der Methodik der Physik „in immer steigendem Maße Gebrauch“ machten, insbesondere die „Spezialwissenschaften Biophysik, Biochemie und Physiologie“.<sup>10</sup> Von den Mitgliedern der Prager Arbeitsgemeinschaft übernahm zunächst aber niemand eine Stelle als Biophysiker. Pekarek, Umrath und Dejdar arbeiteten in der Pflanzenphysiologie und Hydrobiologie.<sup>11</sup> Fürth wiederum stellte sein Können und Wissen zwar gerne in

<sup>8</sup> Hecht schrieb Crozier am 22. Juni 1926 aus Kopenhagen: „By a curious chance [William] Duane was visiting the institute and he and I (brother Biophysicists) were toted around together! We had lunch at [Hans Marius] Hansen's (the new Prof. of Biophysics at Copenhagen – funny, isn't it?).“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S. 1923–1927“, HUA Cambridge. Einige Monate später erzählte Hecht Crozier an einem „Sunday evening“ von einem Abendempfang des Faculty Club, bei dem die neuen Professoren vorgestellt wurden: „[T]here was much speculation and many questions as to the nature of Biophysics. (The joke surely is on me: how I used to curse the title Biophysics at Harvard, and now I have to practice it!)“ Ebd.

<sup>9</sup> Kay (1989a), S. 13.

<sup>10</sup> Fürth (1936), S. 1. Sein ehemaliger Schüler Blüh (1937), S. 536 würdigte die Biophysik als „Wissenschaftsgebiet mit einer eigenen Technik“. Rashevsky (1934), S. 178 hatte schon etwas früher festgestellt: „Biophysics becomes of greater and greater importance every day.“ Rashevsky gehörte zu den vielen internationalen Besuchern in Franks Institut in Prag. Blackmore/Itagaki/Tanaka (2001), S. 67.

<sup>11</sup> Dejdar leitete ab 1937 das hydrochemische Kontrolllabor der Staatlichen Fischereiverwaltung in der Region Třeboň und wurde 1941 zum Dozenten für Hydrobiologie an der deutschen Universität in Prag ernannt. Pokorný (2015), S. 182; Anonymus (1941), S. 80. Pekarek kehrte 1931 nach Graz zurück, wo er im Jahr darauf Privatdozent für Anatomie und Physiologie der Pflanzen und 1940 Professor für dieses Fach wurde. Härtl (1978), S. 397. Umrath arbeitete in Graz als Privatgelehrter an reizphysiologischen Themen, sowohl an Pflanzen als auch an Tieren. Härtl/Heran (1986).

den Dienst biophysikalischer Forschung, verstand sich aber als Physiker und arbeitete zeitlebens an physikalischen Instituten.<sup>12</sup> Allerdings hatte er 1929 geholfen, bei der wichtigsten physikalischen Fachgesellschaft im deutschsprachigen Raum eine Plattform für die Biophysik zu schaffen.<sup>13</sup> Sein Vorredner Pringsheim deutete das Zustandekommen der Session als „erfreuliches Zeichen dafür“, dass zukünftig „biologische Entdeckungen ein Interesse bei den Physikern“ entfachen könnten, ähnlich wie es in der Chemie bereits der Fall sei. Die vorgestellten Arbeiten seien „der Beginn einer notwendigen Spezialisierung und Zusammenarbeit zu einem klar ernannten Ziele“.<sup>14</sup> 1937 nahm Hecht an einer Veranstaltung in Philadelphia teil, die als erstes großes Symposium für Biophysik angekündigt wurde.<sup>15</sup> Im Jahr darauf zählte die Rockefeller Foundation die Biophysik zu den besonders vielversprechenden Forschungsfeldern.<sup>16</sup>

In den USA war das Fach 1945 außer an der Columbia University an den Universitäten von Michigan, Chicago, Wisconsin, Rochester, Pennsylvania, am Caltech, der Carnegie Institution, dem Rockefeller Institut und in Cold Spring Harbor vertreten. Die Institutionalisierung der Biophysik in Nordamerika verfolgten die Mitarbeiter des Biochemie-Departements der Universität Cambridge aufmerksam. Das lokale „committee on the future of biophysics“ stellte fest: „The application of physical methods towards the solution of biological problems has become of increasing significance during the past 30 years and has led in America to the establishment of a number of highly fruitful Departments of Biophysics.“<sup>17</sup> Anders sei die Lage in Großbritannien. Hier gebe es zwar biophysikalische Forschung, aber nicht in eigens dafür bestimmten Instituten.<sup>18</sup> Ähnlich arbeitete Frey-Wyssling als Professor für Allgemeine Botanik und

12 Born (2014), S. 289 schrieb über Fürth: „I knew him from German and Austrian physics congresses and respected him as a scholar of high rank. He had worked mainly in the field of statistical mechanics“. Ab 1947 war Fürth als Reader in Theoretischer Physik am Birkbeck College der University of London angestellt. Dort blieb er bis zu seiner Pensionierung im Jahr 1961. Fürth (1980), S. 19. An der kristallografischen Forschung des Institutsleiters John Desmond Bernal war Fürth nicht beteiligt, so MacKay (2015), S. 113: „After the war, Bernal assembled his team for crystallographic research and left the actual physics to the care of his staff, particularly to Werner Ehrenberg and Reinhold Fürth.“ Am 17. Februar 1950 berichtete der *Wiener Kurier*, S. 3, Fürth habe „den Ruf nach Wien [an die Lehrkanzel des II. Physikalischen Instituts] ohne Angabe von Gründen abgelehnt“.

13 Stöltzner (1995), S. 295.

14 Pringsheim (1929), S. 950.

15 Barton (1938), S. 91. Veranstaltet wurde das Symposium vom American Institute of Physics und der Foundation for Medical Physics der Universität Pennsylvania.

16 In dem Bericht „Some Promising Fields for Foundation Activity, Compiled by Officers of The Rockefeller Foundation“ vom 21. Oktober 1938 steht auf S. 3: Die Anwendung der experimentellen Techniken und analytischen Verfahren der Physik in der Biologie und Medizin stehe noch am Anfang, habe in letzter Zeit aber stark zugenommen. Rockefeller Foundation records, Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 1, Ordner 8, RAC North Tarrytown.

17 D. Keilin, G. E. Briggs, M. Dixon und J. Gray, „Report of the committee on the future of biophysics“, 31. Dezember 1945, BCHEM, Box 4, Ordner 14, CUL Cambridge.

18 Biophysikalische Projekte verfolgten in physiologischen und physikalischen Instituten etwa A. V. Hill, E. D. Adrian, Max Perutz und J. D. Bernal. Laut den Cambridge-Biochemikern wurde in allen biologischen

Pflanzenphysiologie an der ETH Zürich biophysikalisch.<sup>19</sup> René Wurmser leitete die Abteilung für biologische Physik am Institut Biologie Physico-Chimique in Paris und in Utrecht entstand 1941 ein „Laboratorium voor biofysisch onderzoek“.<sup>20</sup> Lasareffs Moskauer Institut für Biophysik wiederum wurde 1931 aus politischen Gründen aufgelöst.<sup>21</sup> Die Gründung eines Departements für Biophysik habe Vor- und Nachteile, sinnierte das Komitee. Ein solches Departement könnte einerseits die Kontinuität einschlägiger Expertise und Infrastruktur sicherstellen. Andererseits könne es die biophysikalische Forschungsaktivität der Universität schwächen, wenn man biophysikalisch arbeitende Forscher\*innen aus ihren Abteilungen abzieht und an einem Ort vereint.<sup>22</sup> Trotz dieser Bedenken verbreitete sich die Biophysik im Großbritannien der Nachkriegszeit rasant.<sup>23</sup>

---

Abteilungen in Cambridge biophysikalisch gearbeitet. Hill wiederum leitete seit 1926 das Biophysics Laboratory am University College, London. Dieses wurde aber erst 1951 zu einem eigenständigen Departement ausgebaut. McComas (2011), S. 239.

19 Bonner plante 1934, einige Monate in Frey-Wysslings botanischem Institut zu arbeiten – „to become a biophysicist“. Bonners Bericht zu seinem Austauschjahr in Europa 1934/35, undatiert, S. 2, Bonner Papers, Box 20, Ordner 30, Caltech Archives Pasadena.

20 „Stukken betreffende het ambtelijk personeel van het Laboratorium voor biofysisch onderzoek, 1941–1952“, 59: Rijksuniversiteit Utrecht, College van Curatoren, Inventar 1450, Block 3285, Stück 1450, HUA Utrecht. Das Laboratorium wurde von Albert Jan Kluyver und Leonard Salomon Ornstein geführt und von der Rockefeller Foundation finanziert.

21 Lasareff wurde im Januar 1931 in der Zeitschrift *Bolschewik* als Saboteur in der Wissenschaft bezeichnet und zwei Monate später verhaftet. Ivanitskii (2019), S. 715. Auf Anordnung des Volkskommissariats für Gesundheit wurde sein Institut geschlossen und sämtliche Mitarbeiter\*innen entlassen. Lasareff wurde vorgeworfen, seine Auslandsreisen und internationalen Briefkontakte für Spionagezwecke genutzt zu haben. Zu den Hintergründen der Verhaftung mutmaßte Ivanitskii: „[H]e seems to have overestimated the safety of his position and overstepped the bounds of free-thinking allowable in Soviet Russia. [...] Lazarev made several careless statements in his speeches and presentations.“ Hecht erfuhr von Lasareffs Verhaftung über Wurmser. Ein Mitglied der Deutschen Botschaft in Paris bestätigte den Bericht. Hecht schrieb an Crozier am 16. Juli 1931: „My informant here says that there is nothing that can be done.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht S. 1923–1927“, HUA Cambridge. Der Informant wusste außerdem, dass Lasareffs Frau nach dessen Verhaftung Suizid begangen hatte. Sechs Monate nach seiner Verhaftung wurde Lasareff freigesprochen. Nach weiteren Monaten im Exil in Swerdlowsk kehrte er im Februar 1932 nach Moskau zurück. Sein Ruf war nachhaltig geschädigt und seine Forschung zu synästhetischen Phänomenen – er untersuchte in den 1930er-Jahren unter anderem den Einfluss des Singens auf das Sehen – wurde in der sowjetischen Presse als Pseudowissenschaft verschrien. 1942 starb Lasareff. In Swerdlowsk errichtete Nicolai Timoféeff-Ressovsky 1955 nach seiner Entlassung aus dem Gulag ein biophysikalisches Labor. Sloan/Fogel (2011), S. 9.

22 Laut dem Bericht von Keilin et al. vom 31. Dezember 1945 könnte ein eigenständiges Departement die Biophysik stützen: „1) By acting as a centre through which biologists could keep in more effective contact with new physical techniques likely to be of value for the solution of biological problems. 2) By maintaining continuity in biophysical research especially in fields which do not form an integral part of the activity of other biological departments. 3) By housing and maintaining special types of apparatus and providing facilities for their use to members of other departments. 4) By providing more extensive facilities for long range problems than are likely to be available in departments where biophysical work may form only a secondary part of departmental activity. 5) By providing specialized post-graduate teaching.“ BCHEM, Box 4, Ordner 14, CUL Cambridge.

23 Gratzer (2011), S. 2.



Der Kreis von Physiker\*innen, die sich für Fragestellungen der Biologie interessierten, war Ende der 1930er-Jahre nach wie vor klein.<sup>24</sup> Aktuelle Probleme des Fachs betrafen laut dem Artikel „Physics and the Future“ die Nuklearphysik und kosmische Strahlungen.<sup>25</sup> Die Analyse biophysikalischer Vorgänge gehörte nicht zu den zentralen Anliegen des Fachs. Am Rande wurde erwähnt, dass in der Physik Methoden und Instrumente für die biologische Forschung entwickelt werden.<sup>26</sup> Vor diesem Hintergrund öffneten die Herausgeber der *Review of Scientific Instruments* 1942 ihre Zeitschrift für biophysikalische Beiträge.<sup>27</sup> Der Transfer von Techniken aus der Physik in die Biologie war laut Weaver charakteristisch für die Biophysik.<sup>28</sup> Andere kritisierten diesen Fokus auf Instrumente als zu einseitig. Fürths Bekannter Nicolas Rashevsky etwa betonte, dass die Physik der Biologie auch ihre analytische Methode anbiete, die Mathematik.<sup>29</sup>

Das Wesen der Biophysik blieb auch in den Jahrzehnten danach umstritten. Die Gründung zahlreicher biophysikalischer Institute nach 1945 führte nicht zur Bildung eines klar umrissenen Fachs mit einem kohärenten Programm.<sup>30</sup> „[B]iophysics is a many-sided discipline“, steht im Vorwort der siebten Ausgabe der Zeitschrift *Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry*. Die Editoren der Zeitschrift entschieden sich dafür, „Biophysik“ liberal auszulegen und auch biochemische Beiträge anzunehmen.<sup>31</sup> Selbst die 1958 gegründete internationale Biophysical Society verzichtete auf eine klare Begrenzung des Fachs. In der Beitrittsanfrage an Bonner hieß es, die Gesellschaft stehe

<sup>24</sup> Dazu gehörten Max Delbrück, Erwin Schrödinger (1944) und Pascual Jordan (1943), S. 69, der vielversprechende Anfänge einer „engen Verknüpfung von Physik und Biologie“ beobachtete. Zu Jordans biophysikalischem Programm siehe Beyler (2007) und zu Delbrücks Beitrag zum „Dreimännerwerk“ Sloan/Fogel (2011).

<sup>25</sup> Compton (1938), S. 121.

<sup>26</sup> Als Beispiele nannte Compton (1938), S. 118 und 120 „the biologist’s micromanipulator for dissecting individual cells“ und die Röntgentechnologie, „an artificial method of producing mutations, changing species at will“. Wie diese Technologie in der Pflanzenzüchtung zur Anwendung kam, erzählt Curry (2015).

<sup>27</sup> Anonymus (1942), S. 436. So könnten Physiker\*innen auf Probleme aufmerksam gemacht werden, die ihnen bis dahin unbekannt waren.

<sup>28</sup> In Weavers „Progress Report: Natural Sciences Program in Experimental Biology“ vom 16. Mai 1936, steht auf S. 8: „Whenever electrical or optical or other physical methods form the principal techniques used in attacking a biological problem the research may [...] be classified as biophysics.“ Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

<sup>29</sup> Rashevsky (1934), S. 178: „[I]n this ultramodern union of the two sciences only the empirical part of physics has been joined to biology.“ Den Einwand, dass biologische Phänomene komplexer sind als physikalische und sich deshalb nicht mathematisch analysieren lassen, ließ Rashevsky nicht gelten. Auch physikalische Phänomene seien komplex: „And yet it is just the mathematical method of approach that enables us to see through that complexity.“ Zu Rashevskys Programm der mathematischen Biologie siehe Shmailov (2016).

<sup>30</sup> Kay (1989a), S. 14: „[B]iophysics remained an eclectic field that did not mature into a bona fide discipline until well into the 1950s.“

<sup>31</sup> Butler/Katz (1957), S. vii. Autor des ersten Beitrags des Bandes war Hechts Schüler Harry Grundfest.

allen offen, die physikalische Aspekte biologischer Probleme untersuchen.<sup>32</sup> Breit gefächert war auch der disziplinäre Hintergrund derjenigen, die an nordamerikanischen Universitäten der Nachkriegszeit Biophysik unterrichteten. Zu ihnen gehörte der promovierte Physiker Blüh genauso wie der Zoologe Hecht oder, ab 1963, der Botaniker Heyn.<sup>33</sup> Thimann hatte Heyns Bewerbungen mit Empfehlungsschreiben unterstützt, in denen er die Techniken aufzählte, die dieser beherrschte (Elektronen- und Fluoreszenzmikroskopie, Röntgendiffraktions- und Kernspinresonanzanalysen). Weiter betonte Thimann, Heyn sei es in außergewöhnlichem Maße gelungen, Interessen der Biologie mit Methoden der Physik zu verbinden.<sup>34</sup>

### 8.1.2 Zur Biologie hin orientierte Chemie

Im Gegensatz zur Biophysik wuchs die Biochemie in der Zwischenkriegszeit enorm: Hatte die britische Biochemical Society im Jahr 1920 noch einhundert Mitglieder gezählt, waren es 1944 über eintausend.<sup>35</sup> Das Fach, das früher als Seitenzweig der Physiologie gegolten habe, sei mittlerweile eine eigene Disziplin, schrieben die Cambridge-Biochemiker.<sup>36</sup>

<sup>32</sup> W. Sleator Jr. an Bonner, 16. Dezember 1963: „Among our members are nuclear physicists, physical chemists, physical biologists, biological physicists, geneticists, plant and animal physiologists, electrical, chemical and mechanical engineers, opticians, psychologists, medical specialists, information theorists and applied mathematicians.“ Bonner Papers, Box 23, Ordner 20, Caltech Archives Pasadena. Dass das Wesen des Fachs notorisch ungeklärt war, schien die Gründer der Gesellschaft amüsiert zu haben. 1957 luden sie („after considerable rumbling, some minor explosions, and not a little bickering“) zu einer Konferenz „[to find] out if there was such a thing as biophysics and, if so, what sort of thing this biophysics might be“, so Quastler/Morowitz (1959), S. 2.

<sup>33</sup> Laut Ferrer-Roca (2019), S. 687–688 unterrichtete Blüh ab 1946 an der University of British Columbia in Vancouver Physik für Studierende der Medizin und Biologie und entwickelte Biophysik-Kurse. 1961 wurde er als Professor für Physik an der Vanderbilt University in Nashville angestellt, um die Biophysik zu stärken. Blüh (1967), S. 34 nannte die Biophysik als sein erstes Interessensgebiet, gefolgt von „physics teaching“ und „history of science“. Heyn erhielt 1963 eine Stelle in Molecular Biophysics an der Louisiana State University. <sup>34</sup> Thimann an J. K. Carlton, 26. März 1963, HUG 127.7, Box 5, Ordner „Heyn, A. N. J.“, HUA Cambridge. Schon 1959 hatte Thimann Heyn für einen Biophysik-Posten der University of Florida vorgeschlagen. Davor hatte Heyn ab 1946 als Professor für Botanik an der Universität von Batavia gearbeitet. Siehe die Karteikarte zu Heyn in: Rockefeller Foundation records, Fellowships, Gruppe 10.2, FA 426, Box 13, RAC North Tarrytown. 1966 erschien im *Journal of Cell Biology* ein Artikel Heyns zur mikrokristallinen Struktur negativ eingefärbter Zellulosefasern. Frey-Wyssling freute sich in seinem Brief vom 10. Juli 1966 darüber, dass es Heyn „gelungen ist, die Zuverlässigkeit der röntgenometrischen Kristallitgrößen-Bestimmung durch direkte Abbildung so eindrücklich darzulegen“. Pauling schrieb Heyn am 5. Oktober 1966: „Your results are striking. The gap is closed now between the X-ray diffraction of dimensions and the electron microscopy region.“ Thimann Papers, HUG 127.7, Box 5, Ordner „Heyn, A. N. J.“, HUA Cambridge.

<sup>35</sup> Plimmer (1949), S. 10–11.

<sup>36</sup> Bericht „Post-war needs of the department of biochemistry“, 10. Januar 1944, BCHEM, Box 4, Ordner 2, CUL Cambridge. Kay (1989a), S. 9 bestätigt: „[Biochemistry] quickly surpassed physiology in status and resources.“ In Deutschland hingegen hat sich diese Emanzipierung noch nicht vollzogen, meinte Carl F. Cori (der Sohn von Carl Isidor Cori) 1932. Weavers Mitarbeiter Lambert notierte in seinem Tagebuch (S. 139) zu seinem Gespräch mit Cori vom 23. September 1932: „C. emphasizes the weakness of the subject

Dennoch fiel es ihnen schwer, das Fach zu definieren.<sup>37</sup> Schwierig sei diese Aufgabe vor allem, weil die Biochemie das Verbindungsglied zwischen vielen spezialisierten Wissensfeldern sei. Das zeige sich schon an der Vielfalt der Kollaborationspartner\*innen: „Biochemists to-day are actively collaborating with physiologists, physical chemists and organic chemists, as well as with those whose prime interest is in the biological sciences, medicine or agriculture.“<sup>38</sup> Mit Scott-Moncrieff, Thimann, Kögl, Haagen Smit, Koepfli, Karrer, den Robinsons, Todd, Sturgess und Price haben wir tatsächlich eine Reihe von Chemiker\*innen kennengelernt, die die Kooperation mit Biolog\*innen suchten.

Zwischen den Fächern Chemie und Biochemie scheint sich ein engeres Verhältnis entwickelt zu haben als zwischen Physik und Biophysik. Diesen Eindruck bestätigt Harold Ureys Artikel „Chemistry and the Future“, in dem die Entstehung der Biochemie zu den drei maßgeblichen Entwicklungen innerhalb der Chemie seit 1900 gezählt wird – zusammen mit der Entstehung der chemischen Industrie und dem Verständnis der Struktur von Atomen und Molekülen sowie der Anwendung dieses Wissens auf das Verständnis chemischer Reaktionen. Die Biochemie beschäftige sich mit der Isolierung und Synthese von in Lebewesen vorkommenden Verbindungen sowie mit deren physiologischen Wirkungen und Anwendungen in Medizin und Hygiene.<sup>39</sup> Seit 1918 geradezu spektakulär entwickelt habe sich die Naturstoffchemie. Vitamine, Hormone und Enzyme seien entdeckt und isoliert, und Proteine kristallisiert worden. Dieses Feld werde sich auch in den nächsten Jahren deutlich weiterentwickeln.<sup>40</sup> Das glaubte auch Weaver. Er drängte 1938 darauf, das in den USA noch ungenügend vertretene Feld zu stärken: „[T]he organic chemistry of natural substances (that is to say, organic chemistry as oriented toward biology and medicine rather than toward industry) deserves and needs very considerable aid.“<sup>41</sup> Schon vier Jahre zuvor bezeichnete er die Naturstoffchemie als „branch of chemistry [that] is fundamental to all biology, and

---

in Germany where development is opposed by physiologists who want to keep Biochemistry within the domain of Physiology.“ Lambert Papers, Gruppe 12, Officer’s Diaries, FA 118, Box 255, RAC North Tarrytown.  
**37** Scherzhaft hatte Bacharach (1938), S. 76 vorgeschlagen: „Biochemistry [...] is that blend of biology and chemistry, in whatever proportions, that is practised jointly and severally by Sir Frederick Gowland Hopkins and any or all of those who have been directly or indirectly influenced by him.“

**38** Bericht „Post-war needs“, 10. Januar 1944, BCHEM, Box 4, Ordner 2, CUL Cambridge. Vielleicht versuchte Weaver das Fach deshalb nicht in Abgrenzung zu anderen Disziplinen zu definieren, sondern über die darin untersuchten Entitäten: „Biochemistry, – the chemistry of plant and animal life, – is primarily concerned with the constitution and metabolism of the proteins, the fats and fatty acids, the carbohydrates, the minerals; with the chemical aspects of enzyme, vitamin, and endocrine studies; with body pigments and with respiratory gases; and with the chemical aspects of nerve, brain, and muscle activity.“ Weaver, „Progress Report: Natural Sciences Program in Experimental Biology“, 16. Mai 1936, S. 8, Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

**39** Urey (1938), S. 136. Die drei Entwicklungen decken sich mit den von Kuhn (1928) in seiner Antrittsvorlesung „Die Chemie der Gegenwart und die Biologie der Zukunft“ beschriebenen drei Wegen der Chemie.

**40** Urey (1938), S. 137.

**41** Bericht „Some Promising Fields for Foundation Activity“, 21. Oktober 1938, S. 3, Rockefeller Foundation records, Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 1, Ordner 8, RAC North Tarrytown.

[...] which is definitely lagging, especially in the United States“.<sup>42</sup> In der Folge förderte die Rockefeller Foundation die bio-organische Chemie am Caltech und ermöglichte Haagen Smits Anstellung an der Biologieabteilung.

Biochemische Forschung galt unter Chemiker\*innen weder als zweitklassig, noch lassen sich Aversionen gegen das Etikett „Biochemie“ ausmachen. Kögl etwa leitete eine biochemische Arbeitsgruppe und Todd publizierte bis 1944 über zwanzig Artikel im *Biochemical Journal*.<sup>43</sup> Die Grundlage seiner Karriere, davon war Todd überzeugt, bildeten seine Anthocyan-Studien.<sup>44</sup> Nach seiner Zeit in Oxford forschte er zu Vitamin B<sub>1</sub>.<sup>45</sup> 1944 übernahm er die Professur für Organische Chemie an der Universität Cambridge. Dass er biochemische Vorgänge erforscht hatte, disqualifizierte ihn keinesfalls für diesen Posten. Koepfli zufolge wurden die relevanten Probleme der Organischen Chemie mehr denn je an der Grenze zur Biologie und zur Physikalischen Chemie verortet.<sup>46</sup> Organiker\*innen würden eher für ihre fehlende statt für zu ausgeprägte Nähe zur Biologie kritisiert. Viele der jüngeren Organiker\*innen Großbritanniens hätten diesbezüglich Vorbehalte gegenüber der klassischen Naturstoffchemie. Die jüngere

---

42 Undatierter Bericht, S. 10, eingeordnet nach Weavers „The Program in Vital Processes“, 24. Oktober 1934. Dort heißt es weiter: „The great emphasis on physical chemistry during the past few decades has attracted the keenest minds away from other branches of chemistry, and there are almost no live and growing centers in organic work.“ Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

43 Weavers Assistent Frank Blair Hanson informierte den Präsidenten des Kuratoriums der Universität Utrecht, Baron B.J.L. de Geer am 26. Januar 1939: „[I]t has been found possible to extend support to the University of Utrecht for [Kögl's] researches in the biochemistry of growth substances.“ 59; Rijksuniversiteit Utrecht, College van curatoren, Block 3550, Stück 3350, HUA Utrecht. Zu Todds Publikationen siehe Anonymus (1944), S. 310.

44 Todds autobiografische Notiz: „The anthocyanin work, although it was essentially R. R.'s field and I his junior collaborator, was the first piece of research of major importance with which I was concerned and it undoubtedly helped to establish me as a research worker.“ Zitiert auf S. 8 von Robinsons Manuskript für das erste Kapitel „Extensions of Synthesis of Anthocyanins“ des unveröffentlichten zweiten Bandes seiner Autobiografie *Memoirs of a Minor Prophet*. Robinson Papers, Ordner A. 30 [In dem Ordner liegen mehrere Versionen des Manuskripts, hier zitiert ist die zuletzt eingehaftete Version], RSA London.

45 Zunächst untersuchte Todd an der Universität Edinburgh die chemische Struktur von Vitamin B<sub>1</sub>. Mit der physiologischen Wirkung dieses Vitamins beschäftigte er sich 1936 am Lister Institute. 1937 nahm er eine Stelle als Reader in Biochemistry an der University of London an. 1938 forschte er für sechs Monate als Gastprofessor am Caltech. Koepfli berichtete Thimann am 30. März 1938: „As you may know, Alexander Todd, one of Robinson's men, has been here during this month to look us over and to have us look him over. We all like him tremendously and I hope that things will work out along the line of his coming here permanently.“ Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 6, Ordner „I-K“, HUA Cambridge. Hodes (1985), S. 16 zufolge hatte das Caltech Todd die Leitung des Chemie-Departements angeboten. Todd aber folgte dem Ruf als Professor für Chemie und Direktor der chemischen Laboratorien der Universität Manchester. 1942 wurde er in die Royal Society aufgenommen. Anonymus (1944), S. 310.

46 Koepfli, „Report on Organic Chemistry in Great Britain“, 23. September 1948, S. 20: „[I]f organic research of today is to be really significant it must be directed towards a better understanding of either biological processes or the mechanism of chemical reactions.“ Koepfli Papers, Box 2, Ordner „5 Reprints“, Caltech Archives Pasadena.

Generation fordere denn auch, dass die Biologie im Chemiestudium präsenter wird.<sup>47</sup> Koepflis Darstellung nach suchten britische Chemiker\*innen, gerade auch die ambitionierten unter ihnen, den Anschluss an die biologische Forschung. „The principal new trend“, schloss er seinen Bericht, „is the cooperative effort of the physical, organic and bio-chemist in borderline fields.“

In Amerika war das ähnlich.<sup>48</sup> Pauling meinte 1946: „The field of application of modern structural chemistry which seems to me to have the greatest promise for the future is that of the explanation of the physiological activity of chemical substances.“<sup>49</sup> Zusammen mit Morgans Nachfolger Beadle machte er sich daran, die biochemische Forschung am Caltech weiter auszubauen. Die Rockefeller Foundation unterstützte das Vorhaben mit 1 500 000 Dollar.<sup>50</sup> Alles in allem sei er sehr optimistisch, schrieb Beadle Thimann 1946, denn „the opportunities here for the kind of chemical biology in which we are interested seems to me to be very great.“<sup>51</sup> Die Harvard-Biologen Thimann, Crozier und Wald bemühten sich ihrerseits zusammen mit Kollegen aus der Chemie und Medizin um die Stärkung der biologisch-chemischen Forschung.<sup>52</sup>

In einem biochemischen Institut arbeitete übrigens auch Keller nach dem Krieg. Der inzwischen über 70jährige leitete ein privat finanziertes Forschungslabor der 1947 gegründeten Madison Foundation for Biochemical Research in New York mit drei Mitarbeiter\*innen.<sup>53</sup>

---

47 Ebd., S. 22: „They feel that the natural product chemist too often chooses a problem as if it were a crossword puzzle and then passes on to another without regard to whether the investigation contributes to a real advance in knowledge. [...] They urge that the organic chemist during his training be more exposed to biology so that his interests may be directed towards filling the gap between organic and biochemistry.“

48 Weaver hatte sich bereits in seinem „Progress Report“ vom 16. Mai 1936, S. 53, gefreut: „Pauling of the California Institute of Technology, and Hogness of the University of Chicago, both chemists of high standing, have become so deeply interested in biological problems that each has recently stated that it has become evident that his whole life work is now to lie along such directions.“ Weaver Papers, Serie 3, Box 13, Ordner 169, RAC North Tarrytown.

49 Pauling (1946), S. 1389.

50 Kay (1993), S. 264.

51 Beadle an Thimann, 26. August 1946, Biology Divisional Records, Box 68, Ordner „Thimann, Kenneth, 1946–1953“, Caltech Archives Pasadena.

52 Thimann schrieb an van Niel am 20. Juni 1946: „What we had in mind was a small group of men who were working primarily on the kind of biochemistry that is close to biology.“ Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 6, Ordner „I-K“, HUA Cambridge. Thimann wollte Cornelis van Niel für dieses Projekt gewinnen und lockte ihn mit der Aussicht auf kooperative Kollegen: „[S]ince so many of us in biology, in chemistry and in Medical School biochemistry have agreed on this proposal, it would be true to say that you could be sure of excellent cooperation here.“

53 Markel (1948), S. 177, 180 und 183. Zur Mission der Stiftung steht da: „It has been organized for the purpose of supporting and encouraging fundamental biochemical and biophysical research, both in the laboratory and in the treatment of actual patients.“

### 8.1.3 Chemikalisierung und Molekularisierung der Physiologie

Die biologischen Wissenschaften wurden Ende der Zwischenkriegszeit nach wie vor von der Botanik und der Zoologie dominiert. Loeb's Hoffnung, dass sich die Allgemeine Physiologie zu einem institutionell gleichberechtigten Wissenschaftszweig entwickeln würde, hatte sich nicht erfüllt.<sup>54</sup> Ab der zweiten Hälfte der 1920er-Jahre gab es an einzelnen Universitäten ein entsprechendes Lehrangebot, von dem etwa Wald und Bonner profitierten.<sup>55</sup> Walds Lehrer Hecht gehörte zu der kleinen Gruppe der „general physiologists“.<sup>56</sup> Aus der Physiologie hatte er sich durch das Studium physikochemischer Vorgänge im Lebewesen keineswegs herausmanövriert: Hecht präsentierte seine Forschung an den internationalen Physiologie-Kongressen in Stockholm (1926), Boston (1929), Rom (1932), Leningrad (1935) und Oxford (1947). Nicht nur das deutet darauf hin, dass sich die Biowissenschaften in der Zwischenkriegszeit durchaus in die von Loeb gewünschte Richtung bewegten. So erhielten Forscher wie Gicklhorn oder Wald, die sich zunächst klar als Botaniker beziehungsweise Zoologen verstanden hatten, Professuren für Biologie.<sup>57</sup> Die Autoren der *Science*-Artikel zur Zukunft der Botanik und Zoologie von 1938 wiederum fokussierten nicht etwa auf Spezialprobleme ihrer Domänen, sondern auf grundlegende Lebensvorgänge. Der Botaniker William Crocker war überzeugt, dass botanische Studien zum Verständnis allgemein-biologischer Prozesse beitragen: „As botanical research advances larger generalizations are

<sup>54</sup> Loeb drückte diese Hoffnung in seinem Brief an Jean A. vom Institut de Biologie générale in Vilnius vom 9. März 1922 aus. Loeb Papers, Box 1, Ordner „Correspondence AM-AV“, LOC Washington. Laut Fulton (1931), zitiert nach Crane (1957), S. 411 war die Gruppe der „general physiologists“ Anfang der 1930er-Jahre immer noch klein.

<sup>55</sup> Crozier wurde im Mai 1925 Associate Professor of General Physiology in Harvard. Anonymus (1925), S. 565. Auch Hechts Kurse verbuchte Crampton (1942), S. 51 als Lehre in Allgemeiner Physiologie: „Two of these [courses] were entitled Biophysics and were offered in alternate years until 1930, when they were combined to make a full year's course with the more appropriate title of General Physiology.“ Dass sein Lehrer Hecht als Professor für Biophysik statt für Allgemeine Physiologie angestellt wurde, war eher Zufall. Morgan schrieb an Hecht am 4. März 1926: „For some years we have hoped to be able to create a position in the Department of Zoology for general physiology, and have at last succeeded in finding suitable equipment and support for such work.“ Central Files, Box 178, Ordner „Mi 1924–1926“, CUA New York. In einem Büchlein über das Zoologie-Departement der Columbia University steht zu Hechts Anstellung: „With Professor Hecht's accession to the staff in 1926 provision was made for research and instruction in the field which is of common interest to students of biology, physics, and chemistry.“ Betitelt ist der Abschnitt in Crampton (1942), S. 50–51 mit „Biophysics and General Physiology“.

<sup>56</sup> Wald (1948a), S. 1 würdigte Hecht, der weiterhin hauptsächlich in *The Journal of General Physiology* publizierte, als „pioneer in the development of general physiology in this country“. Im Nachruf von O'Brien/Grundfest/Smith (1948), S. 106 steht wiederum, Hechts Arbeit sei ein Paradebeispiel für das expandierende Gebiet der Biophysik.

<sup>57</sup> 1934 wurde Wald an der Harvard University Biochemie-Tutor und im Jahr darauf Tutor und Instruktor für Biologie. 1944 wurde er ebenda Associate Professor in Biology und 1948 Professor. Dowling (2000), S. 304. Die *Westböhmisches Tageszeitung* vom 18. Juli 1934 berichtete auf S. 2 von der Ernennung Gicklorns zum unbesoldeten a. o. Professor für Biologie. Ende 1936 erfolgte die Beförderung zum besoldeten a. o. Professor.

reached which in turn [...] throw more light on the nature of life itself.“<sup>58</sup> Weiter verwies Crocker auf die herausragende Rolle der Chemie bei der Beantwortung botanischer Fragen. Aktuell versuche man etwa herauszufinden, welche Funktionen verschiedene chemische Elemente bei der Ernährung und dem Wachstum von Pflanzen erfüllen und auch die zukünftigen Forschungsprobleme des Fachs seien chemische Probleme.<sup>59</sup> Botanische Laboratorien sollten deshalb Expert\*innen der Physik und Chemie beherbergen.<sup>60</sup> Auch Frank Lillie betonte in seinem Artikel die Gemeinsamkeiten von Zoologie und Botanik.<sup>61</sup> Wie Crocker hob er unter den Forschungsarbeiten der letzten Jahrzehnte diejenigen zu Hormonen hervor.<sup>62</sup>

Das Projekt der Allgemeinen Physiologie wurde nach 1945 nicht nur ideell weiterverfolgt. In den USA formierte sich eine Society of General Physiologists. Beim dritten Jahrestreffen der Gesellschaft 1948 übertrugen die sechzig Mitglieder Thimann das Amt des Vizepräsidenten und im Jahr darauf das des Präsidenten. Darüber hinaus gab es auch in der Lehre eine Nachfrage nach Alternativen zur klassischen Botanik und Zoologie. So drängten die Mitarbeiter des Biochemie-Departements in Cambridge 1945 darauf, dass Studierenden der Physik und Chemie ein Biologiekurs angeboten wird, der Probleme der Funktion statt der Morphologie behandelt:

[T]here is real need for a new half-subject in *General Physiology*. Such a course should include something of general cytology, of the physiology of nerve and of effector organs, of respiration, digestion, excretion and reproduction [...]. This course [...] would do much to stimulate an interest in the dynamic aspects of Biology among physico-chemically minded students.<sup>63</sup>

Wald wiederum erörterte, wie viel chemische und physikalische Vorbildung Studierende der Physiologie brauchten. Und er fragte sich: „[D]oes any aspect of biology as it becomes molecular automatically become physiology – as for example chemical genetics, chemical embryology, chemical evolution?“<sup>64</sup> Wald erwog, dass physio-

<sup>58</sup> Crocker (1938), S. 394. Crocker (1919), S. 275 hatte seinerzeit die Gründung des *Journal of General Physiology* begrüßt: „Both plant and animal physiology have suffered from being too little related and treated as distinct subjects.“

<sup>59</sup> Konkret schrieb Crocker (1938), S. 389: „The detailed understanding of carbon-synthesis and respiration are big chemical problems of the future.“

<sup>60</sup> Crocker (1938), S. 389. Auf S. 391 meinte Crocker außerdem: „The complexity of the future problems in botany will call for a great variety of technics and for greater and greater accuracies in measurements. To meet these needs the botany laboratories of the future will require much very accurate physical, chemical and biological apparatus.“

<sup>61</sup> Lillie (1938), S. 66. Auf S. 67 bemerkte er: „Students of biophysics turn by choice to single cells or microorganisms for material, and find that their results are applicable to the highest organisms.“

<sup>62</sup> Lillie (1938), S. 71.

<sup>63</sup> Memorandum der Mitarbeiter des Biochemie-Departements „Proposed Changes in the Teaching for the Natural Sciences Tripos: Part I“, Juni 1945, BCHEM, Box 4, Ordner 12, CUL Cambridge. Hervorhebung im Original.

<sup>64</sup> Wald an Bronk, 31. Oktober 1947, Wald Papers, Box 3, Ordner „Bronk, Detlev W.“, HUA Cambridge.

logische Studien auszeichnet, dass sie biologische Phänomene auf der molekularen Ebene untersuchen. Dass biologische Vorgänge vermehrt auf der Ebene der Moleküle studiert wurden, hatte auch Weaver registriert und im Jahresbericht der Rockefeller Foundation für 1938 den Begriff „Molecular Biology“ eingeführt.<sup>65</sup>

Die von Wald erwähnte Chemische Genetik stand ebenfalls auf Weavers Liste aussichtsreicher Forschungsfelder von 1938.<sup>66</sup> Einige Jahre später prophezeite Beadle, dass sich die Fächer Genetik und Biochemie bald institutionell vereinen würden.<sup>67</sup> Derweil konnte sich Weavers Assistent gut vorstellen, dass „[m]aybe some day we shall have a merging of the biology-chemistry group with the biology-physics group and just call the whole thing – something“.<sup>68</sup> Nicht allen gefiel diese Entwicklung. Die Biolog\*innen der Universität Leeds etwa verhinderten, dass die Abteilung des Biophysikers William Astbury dem Namen nach eine molekularbiologische wurde.<sup>69</sup> Auch Frits Went kritisierte die zunehmende Chemikalisierung der Biologie in den 1950er-Jahren.<sup>70</sup> 1958 verließ er Pasadena und wurde Professor für Botanik an der Washington University und Direktor des Missouri Botanical Garden. Der biologischen Forschung ganz den Rücken kehrte Gicklhorn. Er wurde 1947 zum außerordentlichen Professor für Wissenschaftsgeschichte an der Universität Wien ernannt.<sup>71</sup>

65 Weaver (1938), S. 249 zählte die Molekularbiologie zur experimentellen Biologie, zusammen etwa mit der Biochemie, der Genetik oder der biophysikalischen Chemie. „With the aid of the precise tools furnished by the modern laboratory these explorations are reaching deeper and deeper into the living organism and are revealing many facts about the structure and behavior of its minute intercellular substances. And gradually there is coming into being a new branch of science – molecular biology – which is beginning to uncover many secrets concerning the ultimate units of the living cell“ (S. 203). Eine ähnliche Formulierung wählte Jordan (1943), S. 69: „Die immer weiter verfeinerte Analyse des Lebensgeschehens führt uns heute auf Schritt und Tritt in Probleme hinein, die die Substrate und Strukturen des Organischen bis in die Gestalts- und Reaktionsverhältnisse ihrer Moleküle hinunter zu verfolgen nötigen.“

66 „Some Promising Fields for Foundation Activity, Compiled by Officers of the Rockefeller Foundation, 1938“, 21. Oktober 1938, S. 2–3, Rockefeller Foundation records Program and Policy, Gruppe 3, Serie 915, FA 112, Box 1, Ordner 8, RAC North Tarrytown.

67 Hanson gab Beadles Formulierung in einem Brief an Astbury vom 10. März 1945 wieder: „[U]niversity students formerly passed two doorways as they went down the hall of the science laboratory. On the one door was the word ‚Biochemistry;‘ on the other door, ‚Genetics.‘ Some went in one door, some went in the other, after which the two groups never met again. But today, said Beadle, there is but one door, labeled, ‚Biochemical Genetics,‘ through which all may pass.“ Astbury Papers, MS 419, Ordner E. 152: 19, UL Leeds.

68 Ebd. Ein passender Name für diese Wissenschaft fiel Hanson auf die Schnelle nicht ein. „Molecular biology“ schien ihm offenbar nicht geeignet, obwohl sein Briefpartner William Astbury dieses Label gerne verwendete und behauptete, nicht Weaver, sondern er habe es erfunden.

69 Astbury erklärte in seinem Brief an Weaver vom 11. Januar 1948: „[T]he biologists would not grant that I was in any way a biologist!“ Astbury Papers, MS 419, Ordner E. 152: 7, UL Leeds.

70 „The true biology is being forgotten and left behind at Caltech“, soll er geklagt haben. Norman Davidson, „Frits Warmolt Went“, Mai 1990, S. 2, California Institute of Technology Historical Files, Ordner „Frits Went“, Caltech Archives Pasadena.

71 PH PA 1739 Gicklhorn, AU Wien. Auch Erxleben und Blüh engagierten sich für das Fach Wissenschaftsgeschichte. Blüh war laut Ferrer-Roca (2019), S. 687 Mitglied der Canadian Society for the Study of the History of Science und präsierte die Sektion British Columbia. Erxleben arbeitete für die internationale



## 8.1.4 Von der Chemie in die Biologie und aus Europa in die USA

Betrachten wir die Karrieren unserer Protagonist\*innen, fallen zwei Tendenzen auf: die Bewegung in die Biologie und die in die USA. Thimann, Haagen Smit, Scott-Moncrieff, Price und Sturgess waren ausgebildete (Bio-)Chemiker\*innen, die an biologischen Institutionen angestellt wurden – die ersten beiden für den Rest ihrer Karrieren (Abb. 8.1).<sup>72</sup> Umgekehrt arbeiteten Biologen wie Hecht, Gicklhorn oder Heyn zwar zeitweise in physikalischen Laboren und Wald forschte in den chemischen Laboren von Karrer und Meyerhof. Aber keiner von ihnen arbeitete längerfristig in der Chemie oder Physik. Der Wechsel von der Chemie in die Biologie scheint leichter gewesen zu sein als umgekehrt; und leichter als jener aus der Physik in die Biologie. In biologischen Instituten, etwa der Biologieabteilung des Caltech oder der JIHI, wurden feste Stellen für Chemiker\*innen geschaffen. Indessen sicherten sich auch Chemiker\*innen biologische Expertise. So beschäftigte Kögl in den frühen 1940er-Jahren je eine Assistenz aus der Botanik und der Medizin sowie einen Tierpfleger. Außerdem nahm er histologische Assistenz in Anspruch.<sup>73</sup>

Die Tatsache, dass auch außerhalb von spezialisierten Departementen für Biophysik und Biochemie biophysikalische und biochemische Vorgänge untersucht wurden, bestätigt den Befund, wonach Akteure interdisziplinär arbeiteten, um disziplinäre Ziele normgerecht zu erreichen. Organiker\*innen und Biolog\*innen, die biochemische Prozesse untersuchten, forschten in der Wahrnehmung ihrer Kollegen nicht zu peripheren, sondern zu zentralen Problemen ihres Fachs.

Gut die Hälfte der betrachteten in Europa geborenen und ausgebildeten Forscher wanderte im Laufe der Zwischenkriegszeit in die USA aus, darunter Thimann, van Overbeek, Frits Went, Haagen Smit und Wolf. Ihre Gründe waren vielfältig.<sup>74</sup> Eine Rolle spielte aber sicher die Wahrnehmung, dass in den USA mehr Ressourcen für Forschung bereitstanden als anderswo. Mit diesem Argument versuchte Bonner 1936,

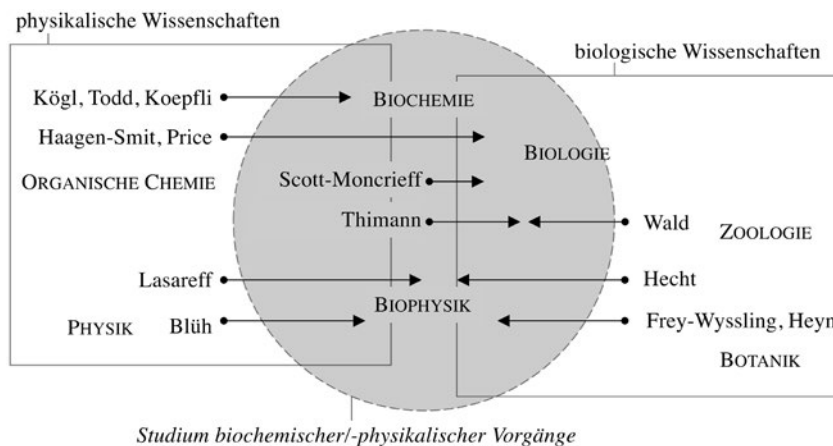
---

Gesellschaft für Wissenschaftsgeschichte, wie aus ihrem Brief an Butenandt vom 5. April 1950 hervorgeht. NL Butenandt, Rep. 84, Nr. 1532 Erleben, Hanni, Blatt 3, MPG Berlin-Dahlem.

72 Thimann freute sich in seinem Brief an Went vom 21. Januar 1936 darüber, dass er in Harvard als Biologe angestellt wird: „Here I shall have a department of my own, and can presumably look forward to having a few graduate students. [...] Another thing from the scientific viewpoint is that they are anxious to push the borderline sciences here.“ Thimann Papers, HUGFP 127.7, Box 1, Ordner 2, HUA Cambridge. Im Laufe seiner Karriere stand Thimann fünf biologischen Gesellschaften vor. Siehe die Unterlagen zum Eintrag über Thimann in der *Encyclopedia of Science and Technology – Biographical Supplement* vom Februar 1965, Thimann Papers, HUGFP 127.2, Box 1, Ordner 2, ebd.

73 Siehe die verschiedenen halbjährlichen Zusammenstellungen der Ausgaben Kögls für seine biochemische Forschung von 1942 bis 1944, 59: Rijksuniversiteit Utrecht, college van curatoren Inventaris, 3.10 Archief van het Rockefeller fonds voor biochemische onderzoekingen, 1941–1944, 3551, HUA Utrecht.

74 Erklärungen für den Aufstieg der USA zum globalen Wissenschaftszentrum diskutiert etwa Agar (2012), S. 500–507.



**Abb. 8.1** Mobilität zwischen den Disziplinen: Fünf der betrachteten Akteure, die in Organischer Chemie oder Biochemie promoviert worden waren, arbeiteten Ende der 1930er-Jahre in biologischen Instituten. Ein Zoologe und ein Botaniker (dieser allerdings erst ab den 1960er-Jahren) arbeiteten als Biophysiker in biologischen Instituten. Ein promovierter Physiker unterrichtete als Physik-Professor Biophysik. Eigene Darstellung.

Frey-Wyssling in die USA zu holen.<sup>75</sup> Ein britischer Physiologe, der Anfang der 1940er-Jahre in den USA forschte, war überzeugt, dass die reichlicher zur Verfügung stehenden Ressourcen die Forschung positiv beeinflussen:

It has been so much easier, than it ever was before the war in England, to get together teams of eager and capable collaborators and if one has, as I have, lots of problems where such teams are needed one will miss this opportunity rather sadly [...]. Can we not find some way of getting more keen young recruits into physiology in England *and* of providing for them properly once we get them?<sup>76</sup>

Dass Forschungsvorhaben in den USA zunehmend anders organisiert wurden als in Europa, registrierte auch Kögl. In Amerika sei es „mehr und mehr gebräuchlich“ geworden, „bei wichtigen Gebieten mit Teams von einem Dutzend Leuten zu arbeiten“.

<sup>75</sup> Bonner an Frey-Wyssling, 14. April 1936: „I believe that in the future laboratories here, some of them, will be the richest and best equipped, and that in general the future of America is somewhat less disheartening a prospect than that of Europe, and with Europe even die Schweiz.“ NL Frey-Wyssling, Hs 443: 195a, ETHA Zürich.

<sup>76</sup> Roughton an Hill, 8. August 1945, MS Roughton, Ordner D. 6, CUL Cambridge. Hervorhebung im Original.

Es werde nicht leicht sein, den Rückstand auf dem Gebiet der Biochemie aufzuholen, meinte er 1946.<sup>77</sup>

## 8.2 Inhaltliche Folgen: Molekularstruktur als Schlüsseleigenschaft

Die Zwischenkriegsjahre wurden im unmittelbaren Rückblick als wissenschaftlich äußerst ergiebig wahrgenommen. Seit 1933 sei besonders viel neues Wissen erschlossen worden, meinte der Autor des populärwissenschaftlichen Buchs *Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften*. Für die 1940 publizierte Neuauflage des Werks habe er nicht weniger als ein Drittel des Buchs neu schreiben und Passagen zur Makromolekular-, Virus-, sowie der modernen Hormon- und Wuchsstoffforschung einfügen müssen.<sup>78</sup> In dem Zeitraum legten die meisten der betrachteten Akteure den Grundstein für eine erfolgreiche akademische Karriere. In der Nachkriegszeit bekleideten sie Professuren an prestigeträchtigen Institutionen wie dem Caltech, der Harvard University oder der University of Cambridge und bildeten nun ihrerseits wissenschaftlichen Nachwuchs aus. Bis auf Fürth (sowie Scott-Moncrieff, Erxleben und Gicklhorn, die die Naturwissenschaften verließen) erforschten sie weiterhin biophysikalische und biochemische Prozesse.<sup>79</sup> Dabei bestimmten die Ergebnisse ihrer Forschung der 1920er- und 1930er-Jahre mit, wie sie ihre Arbeit ausrichteten und welche Kooperationen sie dafür einzugehen planten. Im Zuge ihrer interdisziplinären Arbeit hatten die Forscher\*innen neues Wissen über biochemische und biophysikalische Vorgänge erschlossen sowie neue Methodenkombinationen und Kollaborationen erprobt. Diese Erfahrungen beeinflussten, wie sie ihre zukünftigen Forschungshandlungen planten. Besonders interessierten sie sich für die Struktur von Biomolekülen – als Ergebnis der Aktivität von Genen oder als aktivitätsermöglichende Eigenschaft von Stoffen.<sup>80</sup>

### 8.2.1 Biosynthese und strukturspezifische physiologische Aktivität

Bereits in den Fallkapiteln haben wir gesehen, dass in Utrecht, Pasadena, Harvard und an der JIHI auch nach 1939 Chemiker\*innen und Biolog\*innen zu pflanzlichen Wuchsstoffen und Anthocyanen forschten. Die in diese Projekte involvierten Wissenschaft-

77 Kögl an Butenandt, 20. Oktober 1946, NL Butenandt, Rep. 84, Nr. 3159 Kögl, Fritz, Blatt 15, MPG Berlin-Dahlem.

78 Bavink (1940), S. VIII.

79 Selbst Fürth publizierte 1955 in der Zeitschrift *Experimental medicine and surgery* noch einen biophysikalisch ausgerichteten Artikel zum Thema „Fundamental Lengths in Physics and Biology“.

80 Die Bedeutung der biophysikalischen und biochemischen Forschung der 1920er- und 1930er-Jahre beschränkt sich also nicht auf die Entwicklung neuer Instrumente. Diesen Eindruck wecken etwa Morange (2007), S. 109 oder Kevles/Geison (1995), S. 100.

ler\*innen wollten nach wie vor den Einfluss einzelner Gene auf Biosyntheseprozesse und das Verhältnis von molekularer Struktur und physiologischer Aktivität erforschen. Und nicht nur sie. Auch ihr Umfeld war an der weiteren Klärung dieser Beziehungen interessiert. So veranstaltete die britische Biochemical Society 1949 eine Konferenz zum Thema „Biochemical Aspects of Genetics“, an der Lawrence und Haldane teilnahmen. Laut dem Konferenzbericht bestätigte sich die Annahme einer engen Beziehung zwischen Genetik und Biochemie, offenbarten die Vorträge doch wiederholt die „striking identity of conclusion by workers in the biochemical and genetical laboratory respectively“.<sup>81</sup> Über die fundamentalen Zellprozesse gebe es noch viel zu lernen, schloß der Bericht, „but [...] already biochemistry and genetics have joined in a partnership from which both are bound to profit immeasurably“.<sup>82</sup>

Für Anthocyane und die Biosynthese der Benzolringstruktur interessierte sich neuerdings auch Thimann. Neben der Weiterführung seiner Studien zum Pflanzenwachstum schwebte ihm vor, auch Pflanzenpigmente zu erforschen. Diese böten nicht nur eine physiologische Grundlage für einen der am besten entwickelten Bereiche der Pflanzengenetik (nämlich die Blütenfarbe), sondern könnten auch Licht auf das allgemeine Problem des Ursprungs des Benzolrings in der Natur werfen.<sup>83</sup> Diese Idee trieb ihn schon länger um:

I have for a long time planned to develop a study of the physiology of anthocyanin formation in plants. A great deal is known about the chemistry of anthocyanins and geneticists have studied their inheritance in much detail. [...] a study of [the reactions leading to anthocyanin formation] may provide a line to the fundamental problem of the appearance of benzene rings in nature. The problem is, therefore, much more important in its implications than it appears at first sight.<sup>84</sup>

Thimann hatte diesen Plan nicht ins Auge gefasst, ohne schon in Wasserlinsen geeignete Versuchsobjekte gefunden zu haben: „It so happens that in working on *Lemna* before the war, I found that this would be ideal material for such a study. The anthocyanin is produced in good amounts and can easily be determined colorimetrically.“ Er war zuversichtlich, aus genetischen Studien Hinweise auf die Biosynthese chemischer Strukturen ableiten zu können. Noch sei offen, wie die Ringstruktur der Anthocyane *in vivo* gebildet werden. Scott-Moncrieffs Erfolge stimmten ihn zuversichtlich, dass genetische Methoden die Aufklärung dieses Vorgangs ermöglichten. Mit dieser Einschätzung war er nicht allein. Zwei Organiker erklärten wenige Jahre später: „One

<sup>81</sup> Rimington (1949), S. 626.

<sup>82</sup> Rimington (1949), S. 627.

<sup>83</sup> Thimann, „Research Plans in Plant Physiology“, August 1948, S. 1–2, Thimann Papers, HUGFP 127.2, Box 1, HUA Cambridge.

<sup>84</sup> Thimann an Ralph Siu, 5. März 1946, Thimann Papers, HUGFP 127.6, Box 7, ebd. Die Konferenz wurde im Juni 1946 in Cambridge ausgerichtet.

of the most fruitful areas of study from which to draw information concerning biosynthesis is that of the study of the interrelationship between the chemical constitution of an organism and genetic factors.<sup>85</sup>

Der Organiker Todd wurde im Herbst 1945 angefragt, bei der Planung einer Konferenz der britischen Society for Experimental Biology zum Thema „Nucleic Acid in Relation to Structure in Biology“ mitzuhelfen.<sup>86</sup> Dem Studium der Nucleinsäuren hatte sich Todd 1939 zugewandt. In seinem Beitrag zur Struktur und Synthese der Nucleotide zeigten er und sein Koautor sich überzeugt, dass synthetische Studien von großem Wert für das Verständnis der Strukturen und der biologischen Wirkungsweise der Nucleinsäuren sein können.<sup>87</sup>

Am Caltech schließlich planten Chemiker und Biologen weitere Studien zur molekularen Struktur und physiologischen Wirkung chemischer Entitäten. Pauling bezeichnete das Verständnis der physiologischen Aktivität chemischer Stoffe 1946 als hochrelevantes Problem, das die weitere Kooperation der beiden Fächer rechtfertige.<sup>88</sup> An der feldübergreifenden Annahme der engen Beziehung von molekularer Struktur und physiologischer Aktivität hielt er fest:

[T]here is now very strong evidence that the specificity of the physiological activity of substances is determined by the size and shape of molecules, rather than primarily by their chemical properties, and that the size and shape find expression by determining the extent to which certain surface regions of two molecules (at least one of which is usually a protein) can be brought into juxtaposition – that is, the extent to which these regions of the two molecules are complementary in structure.<sup>89</sup>

Dass die Aktivität chemischer Stoffe von ihrer molekularen Struktur abhängt, hatte unter anderem die Forschung zum pflanzlichen Wuchsstoff nahegelegt. Die Beziehung war plausibel und gleichzeitig unbestimmt genug, um weitere Projekte zu deren Klärung in Angriff zu nehmen. Generell wurde der molekularen Struktur zunehmend eine zentrale Bedeutung für das Verständnis physiologischer Vorgänge zugesprochen. Der amerikanische Biophysiker Detlev Bronk hatte molekulare Anordnungen und Konfigurationen 1938 als die Faktoren bezeichnet, die das Verhalten der Zelle bestimmen.<sup>90</sup>

<sup>85</sup> Geissman/Hinreiner (1952), S. 176.

<sup>86</sup> J.F. Danielli an Astbury, 5. Oktober 1945, Astbury Papers, MS 419, Ordner G. 19, UL Leeds. Neben Todd wurden auch Astbury und Cyril Darlington (von der JIHI) angefragt, in dem Programmkomitee mitzuarbeiten.

<sup>87</sup> Lythgoe/Todd (1947), S. 15. Für seine Arbeiten über Nucleotide und Nucleotid-Co-Enzyme erhielt Todd 1957 den Nobelpreis für Chemie. Im letzten Paragraf seiner Nobelpreisrede freute sich Todd (1964), S. 536: „To-day the nucleotides occupy a prominent place in chemical, biochemical and biological research and new vistas are opening before us which may in a relatively short time lead to a far deeper understanding of the mechanisms of the living cell than seemed possible only a few years ago.“

<sup>88</sup> Pauling (1946), S. 1377.

<sup>89</sup> Pauling (1946), S. 1376. Für eine Analyse dessen, wie die Schlüssel-Schloss-Metapher Forschungsprojekte von Emil Fischer, Paul Ehrlich und Linus Pauling prägte, siehe Mertens (2019).

<sup>90</sup> Bronk (1938), S. 140.

## 8.2.2 Der Fokus auf Molekülen statt Kolloiden

Deutlich weniger präsent als noch zu Beginn der Zwischenkriegszeit war dagegen die Auffassung biologischer Objekte als Systeme von Kolloiden.<sup>91</sup> Nicht einmal in der Beschreibung von Kellers neuem Projekt tauchte der Begriff „Kolloid“ noch auf. Kellers Gruppe studierte die elektrischen Potenziale verschiedener gesunder und kranker Gewebe in der Hoffnung, dereinst Methoden zur Krebsbehandlung entwickeln zu können.<sup>92</sup> Zwar war laut dem Verwaltungsdirektor der Madison Foundation unklar, ob das elektrische Potenzial tatsächlich von außerordentlicher Bedeutung für das normale und abnormale Gewebewachstum sei. Nichtsdestotrotz stehe die Stiftung hinter Kellers Projekt: „We do not know. We support it. We feel that it is worthwhile.“<sup>93</sup>

Mit abnormalen Wachstumsprozessen beschäftigten sich ab Ende der 1930er-Jahre auch Kögl und Erxleben. Sie hatten nach der Hydrolyse von Tumorproteinen Aminosäuren mit der „unnatürlichen“ D-Konfiguration isoliert, während bereits bekannt war, dass natürlich vorkommende Proteine aus L-Aminosäuren zusammengesetzt sind. Daraufhin postulierte Kögl, dass in Krebszellen die für das chemische Geschehen in gesunden Zellen charakteristische strenge stereochemische Spezifität verändert ist. Die These war sehr umstritten. Kögls und Erxlebens Befunde konnten nicht reproduziert werden. Die Angriffe der letzten Jahre seien belastend gewesen, schrieb Kögl 1943: „Ich habe kürzlich im Scherz zu Erxleben bemerkt, wie ‚sonnig‘ doch unsere Auxin-Vergangenheit gewesen ist. Damals fanden die Leute alles gut, während wir es bei den Tumor-Arbeiten fast niemand mehr recht machen können.“<sup>94</sup> Erxleben verließ die Niederlande im September 1944, und Kögl gab an, sie sehr vermisst zu haben, als er nach dem Krieg seine wissenschaftliche Arbeit wieder aufnahm.<sup>95</sup>

<sup>91</sup> Laut Ede (2007), S. 167 verabschiedete sich die Biologie ab 1930 von der Idee von Kolloiden als Grundlage physiologischer Aktivität.

<sup>92</sup> Markel (1948), S. 177. Auf S. 183 erklärte der Präsident der Madison Foundation weiter: „[The laboratory] is equipped for microbiological studies of cells with the aid of fluorescent dyes, [...] electrometer of rare sensitivity to continue the studies of the electrochemistry of the cell. This research is a study of electrical potentials in various healthy and diseased tissues. Dr. Keller believes that in the latter case ways can be found to restore the potentials to normal and thus help strengthen the natural resistance against disease.“

<sup>93</sup> Miley (1948), S. 185.

<sup>94</sup> Kögl an Butenandt, 19. April 1943, NL Butenandt, Rep. 84, Nr. 3159 „Kögl Fritz“, Blatt 5, MPGA Berlin-Dahlem. Verschiedene Autoren machten für die Misserfolge Erxlebens fehlerhafte Experimente verantwortlich. Havinga (1960), S. 314. Erxleben wurde außerdem unterstellt, die eigentlich nicht-existenten Auxine a und b falsch identifiziert zu haben. Troyer (2008) hielt entgegen, dass eine ganze Reihe von Ergebnissen aus Kögls Labor als falsch erkannt wurden, Erxleben aber nur an zwei Projekten maßgeblich beteiligt war (S. 3). Eher seien die Fehler auf den autoritativen Stil zurückzuführen, mit dem Kögl sein Labor geführt habe (S. 4).

<sup>95</sup> Mit Erxlebens Weggang sei die experimentelle Tradition abgebrochen, worunter die Arbeit immer noch sehr leide, klagte Kögl in seinem Brief an das Kuratorium der Rijks-Universiteit te Utrecht vom 5. Februar 1952. 59: Rijksuniversiteit Utrecht, College van Curatoren, Inventar 1162, Block 3285, Stück 1162, HUA Utrecht. Für Erxlebens weitere Karriere als Lehrerin, Schuldirektorin und Oberschulrätin siehe Troyer (2008), S. 1–2.

Wie Keller knüpfte auch Hecht inhaltlich an seine frühere Forschung an.<sup>96</sup> Wald wiederum nahm sich vor, die molekulare Struktur der von Hecht postulierten chemischen Entitäten zu bestimmen. In einem Brief an Weaver erklärte er, dass von den Komponenten des retinalen Systems, die den Sehprozess initiieren, erst die Struktur von Vitamin A<sub>1</sub> bekannt sei. Er wolle nun auch die molekulare Struktur von Vitamin A<sub>2</sub>, Retinen<sub>1</sub> und Retinen<sub>2</sub> klären. Dazu plane er, nochmals Karrer in Zürich zu besuchen: „My thought is to spend some time with Karrer, going into the structural relationships of these substances.“<sup>97</sup> Als Wald 1967 für seine Forschung zur Physiologie und Chemie des Sehprozesses mit dem Nobelpreis für Physiologie oder Medizin ausgezeichnet wurde, beschrieb er sein Vorgehen als „a constant going back and forth between organisms and their molecules“. Er habe Moleküle aus dem Organismus isoliert, um sie zu charakterisieren, und anschließend wieder in den Organismus eingeführt, um ihre Wirkung im physiologischen System zu studieren.<sup>98</sup>

Viele historiografische Darstellungen der Biowissenschaften des frühen 20. Jahrhunderts vermitteln den Eindruck, Probleme der Genetik hätten das Fach dominiert.<sup>99</sup> Angesichts dessen ist bemerkenswert, dass sich Paulings Vision für die biologische Grundlagenforschung von 1946 keinesfalls auf genetische Probleme beschränkte. Zur Lösung der „basic problems of biology“ brauchte es seiner Meinung nach

96 Graham (1948), S. 127: „In the fall of 1946 [...] he outlined a program along the lines of his 1941 work on quantum relations.“ Frühere Messungen Hechts (1942a) legten nahe, dass die visuelle Reizschwelle des Menschauges bei fünf bis vierzehn Photonen liegt. Die theoretischen Konsequenzen dieser Messung beschäftigten ihn kurz vor seinem Tod. Wald (1991), S. 94. Die zweite Forschungslinie, zu der Hecht zurückkehrte, war jene zum Farbsehen. Im Sommer 1947 besuchte er eine Konferenz zu dem Thema in England. Graham (1948), S. 127. Parsons bestätigte: „No one showed greater enthusiasm than Hecht, and no one showed a wiser or shrewder grasp of the bio-chemical problems.“ Siehe Hartridge/Parsons (1948), S. 63. Nach dem Krieg war Hecht außerdem zusammen mit Pauling, Einstein und sechs weiteren Physikern Mitglied (und Ehrenvizepräsident) des Emergency Committee of Atomic Scientists, dessen Ziel es war, die Öffentlichkeit über die Atomenergie aufzuklären. Robert Cohen, „Interview – War against War“, S. 2, Ordner „Transcripts of Interviews with Linus Pauling, 1960“, Pauling Collection, Caltech Archives Pasadena.

97 Wald an Weaver, 17. Februar 1947, Wald Papers, Box 22, Ordner „Weaver, Warren“, HUA Cambridge. Hecht segnete den Plan ab. Er schrieb an Wald am 20. Februar 1947: „Working on the structure of the retinenes with Karrer is a fine idea. Travel however seems to be horribly expensive, though I am told that living in Switzerland is fairly reasonable.“ Wald Papers, Box 8, Ordner „Hecht, 1939–1947“, ebd.

98 Wald (1972), S. 293: „extracting the molecules from the organisms, to find what they are and how they behave, returning to the organisms to find in their responses and behavior the greatly amplified expression of those molecules“.

99 Diesen historiografischen Bias beschrieben Creager et al. (2021), Creager (2017), S. 343 und Nickelsen (2015), S. 2. Zum Beispiel handelte Agar (2012), S. 44–60 in dem Kapitel „New Sciences of Life“ auf fast zwanzig Seiten die Genetik und auf zwei weiteren Seiten die Biochemie und Pflanzenphysiologie ab. Der historiografische Fokus auf die Genetik ist wohl eher Ausdruck des Interesses der Historiker\*innen an diesem Feld als ein Merkmal der Biologie der Zwischenkriegszeit. So hatte sich Kay dagegen entschieden, die Wuchsstoffforschung am Caltech zu porträtieren und entschuldigte sich dafür bei Bonner. Dieser antwortete ihr am 26. Mai 1987: „I think the Caltech Division of Biology played a rather important role in the biochemicalization of the plant sciences, but that was certainly all peripheral to the understanding of biology, which was dug out by Pauling, Beadle, Delbrück et al.“ Bonner Papers, Box 8, Ordner 7, Caltech Archives Pasadena.

[research on] the nature of the process of growth, the mechanism of duplication of viruses, genes, and cells, the basis for the highly specific interactions of these structural constituents, the mode of action of enzymes, the mechanism of physiological activity of drugs, hormones, vitamins, and other chemical substances, the structure and action of nerve and brain tissue.<sup>100</sup>

Andererseits gilt, was der Wissenschaftshistoriker Hans-Jörg Rheinberger bezüglich der Entstehung der Molekularbiologie festgestellt hat, auch für die etwas früheren und kleinteiligeren Forschungsprojekte der hier betrachteten Akteure: Sie waren „weder durch den globalen sozialen, politischen und finanziellen Kontext noch durch ebenso globale methodologische Prämissen hinreichend bestimmt“.<sup>101</sup> Vielmehr wurde in lokalen Experimenten mit Versuchsorganismen neues Wissen produziert – etwa zur Existenz und den Eigenschaften von Entitäten und Aktivitäten oder der Plausibilität feldübergreifender Beziehungen.<sup>102</sup>

### 8.3 Fächerübergreifende Erforschung physiologischer Mechanismen

Der biophysikalischen und biochemischen Forschung der Zwischenkriegszeit hat sich die Untersuchung in diesem Buch aus der Perspektive exemplarisch ausgewählter Akteure genähert. Abschließend werden nun die auf diesem Weg gewonnenen Einsichten zur Genese interdisziplinärer Forschungsprojekte sowie dem „Was“ und „Wie“ der Fächerzusammenführung zusammengefasst.

#### 8.3.1 Die Genese interdisziplinärer Forschungsprojekte

Für die Akteure der Fallstudien waren zwei Faktoren ausschlaggebend für die Entscheidung, disziplinenübergreifend zu arbeiten: (1) normative Vorstellungen, wonach zur Lösung eines bestimmten Problems feldübergreifende Beziehungen geklärt wer-

<sup>100</sup> Pauling, „Proposed Program of Research 1946, Biology and Chemistry“, California Institute of Technology Historical Files, Series Z: Individuals, Pauling Linus, Box Z32, Ordner „Biographical & Personal“, ebd.

<sup>101</sup> Rheinberger (2000b), S. 643.

<sup>102</sup> Wie dramatisch sich dieses Wissen in der Zwischenkriegszeit veränderte, illustriert die folgende Episode: Erstmals von Proteinen gehört hatte Pauling im Frühjahr 1918 in einem Kurs des Home Economics Department des Oregon Agricultural College. Beim Brot backen wurde über Proteine, Kohlenhydrate und Fette aufgeklärt – aber nichts über Vitamine, so Pauling (1993), S. 1060: „[I]t was too soon after the discovery of vitamins for them to get mentioned in the course.“ Nicht einmal dreißig Jahre später zählte Pauling (1946), S. 1375 die Methoden auf, mit denen sich die Struktur und Wirkungsweise dieser Entitäten erforschen ließen.



den müssen;<sup>103</sup> und (2) Hinweise darauf, dass sich die betreffende Beziehung experimentell erforschen lässt. Maßgeblich dafür war das Vorliegen von *interlocking*-Objekten, über deren Manipulation sich die feldübergreifenden Annahmen prüfen ließen.<sup>104</sup>

Die Akteure kooperierten mit Vertreter\*innen anderer Fächer, um auf diesem Weg Fähigkeiten und Ressourcen zu erschließen, die zur Ausübung gewisser Forschungshandlungen notwendig waren. Mit diesen Handlungen näherten sie sich der Erfüllung epistemischer Ziele, die sie sonst nicht hätten verfolgen können. Von anderen Fächern abhängig zu sein, beunruhigte die Wissenschaftler\*innen nicht. Im Zuge der fortschreitenden Spezialisierung der Wissenschaften werde eben unwahrscheinlicher, dass einzelne Forscher\*innen oder Fächer über alle relevanten Fähigkeiten und Ressourcen zur Lösung ihrer Probleme verfügten.<sup>105</sup>

In den betrachteten Projekten bestimmten die Fähigkeiten und Ressourcen der Chemiker\*innen, welche biochemischen Vorgänge Biolog\*innen erforschen konnten.<sup>106</sup> Die unter 8.1 beschriebene Annäherung von biologischer und organisch-chemischer Forschung war eine direkte Folge der in der Physiologie verfolgten Ziele und den damit assoziierten methodologischen Normen.<sup>107</sup> Die methodologische Abhängigkeit war gegenseitig, denn biologische Studien bereiteten die Basis zur Identifizierung physiologisch aktiver Stoffe und ermöglichten das Evaluieren von Hypothesen zu Biosynthesepfaden.

---

103 Ähnlich Brigandt (2010), S. 297: „[I]ntegration or unification is not a regulative ideal or an aim in itself, but is usually needed to solve a particular scientific problem.“

104 Die *interlocking*-Objekte zeichnete aus, dass sie das zu erklärende Phänomen auf regelmäßige, reproduzierbare und quantitativ verwertbare Weise zeigten. Zweitens änderte sich das Verhalten der Organismen infolge von Interventionen, von denen angenommen wurde, dass sie Komponenten des postulierten Mechanismus veränderten. Diese Analyse steht im Einklang mit der These von Kevles/Geison (1995), S. 99, wonach der Erfolg der Forschung in der experimentellen Biologie abhing von „innovations in methods, the identification or construction of appropriate biological materials, and the invention of new instruments“. Auch Bechtel (1993), S. 287 bespricht Fälle, in denen neue Forschungstechniken die Integration von Forschungslinien ermöglichten.

105 Moulton (1938), S. 89: „[T]he more specialized a science is the more dependent it is upon other sciences.“

106 So konnte Hecht anhand der Kinetik physiologischer Prozesse über die dafür verantwortlichen chemischen Reaktionen spekulieren, weil in der Physikalischen Chemie Gesetze formuliert worden waren, wie sich die Geschwindigkeit chemischer Reaktionen in Abhängigkeit bestimmter Faktoren änderte. Das Interesse von (Bio-)Chemikern wie Kögl und Thimann an Hormonen erlaubte es Botanikern wie Heyn, das durch den Wuchsstoff ausgelöste Pflanzenwachstum experimentell zu erforschen. Und dank der Pigment- und Vitaminforschung der Gruppen um Willstätter, Karrer und Robinson war es möglich, die Wirkungsweise von Genen und den Rhodopsin-Metabolismus aufzuklären. Die Bedeutung der Naturstoffchemie für die biochemische Forschung betont schon Hirota (2016), S. 123–124: „The establishment of the organic chemistry of natural products as a major subfield of organic chemistry [...] laid the groundwork for the explosive growth of biochemistry in the 20th century.“ Und Abir-Am (1997), S. 497–498 erklärt: „The main methodological source of transforming biology was the discipline of chemistry in general, and the sub-field of organic chemistry in particular.“

107 Ede (2007), S. 15: „As biology began to look more and more at the cell, organic chemistry became more significant as both a method of identifying the constituent components of cells and for manipulating them.“

### 8.3.2 Integration über die Validierung von Mechanismus-Schemata

Die hier untersuchte Vorgang der „integration“ der physikalischen und biologischen Wissenschaften bestand in einem „In-Beziehung-Setzen“ von physiologischen und biochemischen oder biophysikalischen Vorgängen. Die betrachteten Forscher\*innen verbanden das Wachsen von Haferkoleoptilen mit dem Einwirken des Wachstoffs auf die Zellwand, die Anthocyan-Synthese mit der Aktivität bestimmter Gene und die Übersetzung eines Lichtimpulses in einen Nervenimpuls mit dem Operieren eines reversiblen photochemischen Systems.<sup>108</sup> Im Zuge dieser Forschungshandlungen wurden zwischen Feldern wie der Photochemie und Sinnesphysiologie oder der Naturstoffchemie und Pflanzenphysiologie lokal und partiell Beziehungen etabliert.<sup>109</sup>

Laut den *New Mechanists* werden die Konzepte, Techniken und Normen der biologischen und physikalischen Wissenschaften bei der Suche nach Mechanismen physiologischer Phänomene zusammengeführt. Interessanterweise schlug ein Korrespondenzpartner Thimanns 1949 vor:

General Physiology is the locus where biology and the more physical sciences meet – where their ideas and methodologies meet, as well as their techniques – where biological concepts stand side by side on common ground with physical concepts. Here the biologist recognizes most clearly that he is dealing with the same materials as the physicist and chemist [...]. Here the physicist or chemist recognizes that there are many common patterns and mechanisms which carry throughout the living world.<sup>110</sup>

Tatsächlich helfen die Annahmen des *New Mechanism*, die betrachteten biochemischen und biophysikalischen Forschungsprojekte zu verstehen. Die Akteure der ersten drei Fallstudien glaubten, die für ein physiologisches Phänomen verantwortlichen biochemischen Prozesse identifizieren zu müssen, um ihr Forschungsziel normgerecht zu erreichen.<sup>111</sup> Ihre Mechanismus-Schemata beschrieben dem Phänomen mutmaßlich zugrunde liegende biochemische Vorgänge. In ihren Experimenten wiederum prüften die Forscher\*innen, ob die postulierten biochemischen Vorgänge genügten, um Veränderungen des Verhaltens des Systems infolge der Veränderung bestimmter Parameter zu erklären. Dabei nahmen sie an, dass das Verhalten des Systems durch

<sup>108</sup> In den Projekten wurden, so könnte man mit Craver/Tabery (2019), Section 5.2 argumentieren, die Beziehung zwischen Ebenen geklärt: „[I]nterlevel integration is an effort to see how phenomena at many different levels are related to one another.“

<sup>109</sup> Povic (2019) beschreibt den Vorgang so: „Multifield integration occurs when findings from different fields mutually constrain our understanding of a single mechanism.“

<sup>110</sup> Anhang von Thimanns Brief an Harold Bloom, 11. Mai 1949, Thimann Papers, HUGFP 127.41, Box 5, Ordner „SF Society of General Physiologists“, HUA Cambridge. Bloom schloss pathetisch: „[W]e cannot afford to be just physicists or just chemists or just biologists. We must be General Physiologists.“

<sup>111</sup> Auch die Prager Arbeitsgemeinschaft zielte darauf, die Klärung der biophysikalischen Basis physiologischer Vorgänge zu ermöglichen.

die postulierten biochemischen Vorgänge bestimmt wird. Dieser Reduktionismus ist laut Bechtel charakteristisch für mechanistische Erklärungen: „Mechanistic reduction [...] proposes to explain the response of an entity to the causal factors impinging on it in terms of its lower-level constituents.“<sup>112</sup> Mit nagelscher Theorienreduktion hat dies wenig zu tun.<sup>113</sup> Der von Marcel Weber beschriebene *New Reductionism* hingegen ist geeignet, die Grundzüge von Hechts Vorgehen darzustellen.

[E]xperimental biologists directly explain biological phenomena by applying laws and theories from physics and chemistry to the specific kinds of systems that they study. The biological or interlevel parts of such explanations serve to identify the type of system to which the physical and chemical principles are to be applied.<sup>114</sup>

In den Lichtsinneszellen von *Ciona* hatte Hecht ein System gefunden, auf das die Gesetze der Physikalischen Chemie anwendbar waren. Einzelne Phasen der Lichtreaktion der Tiere wurden durch physikochemische Vorgänge beschreibende Gesetze quantitativ adäquat erfasst. In Scott-Moncrieffs Fall war die Situation anders: Zwar hatten Willstätter und Wheldale Onslow Hypothesen zur Anthocyan-Biosynthese formuliert, aber deren nur *in vivo* mögliche empirische Prüfung stand noch aus. Gut gestützte Gesetze zu phytosynthetischen Vorgängen waren bislang nicht formuliert worden. Auch zu den für die Auxinwirkung verantwortlichen Strukturelementen gab es in der Organischen Chemie keine Thesen. Diese Elemente konnten die Forscher\*innen nur in physiologischen Experimenten identifizieren, in denen sie die Wirkung von Stoffen mit unterschiedlicher Struktur testeten. Während Hecht also zeigte, dass einzelne Phasen eines physiologischen Prozesses dieselben Eigenschaften aufweisen wie bekannte physikochemische Prozesse, wurden die Eigenschaften der biochemischen Prozesse in den anderen beiden Projekten erst erschlossen.

Die physikalischen und biologischen Wissenschaften wurden in den untersuchten Projekten denn auch in unterschiedlichem Maß integriert. Bei der Wuchsstoff- und Anthocyanforschung erweiterte sich das Publikum, das sich für die Studienergebnisse interessierte.<sup>115</sup> Hechts Arbeit hingegen wurde in der Photochemie wenig rezipiert. Schließlich erschloss er kein neues Wissen über photochemische Reaktionen, son-

112 Bechtel (2008), S. 157.

113 Bei der Konstruktion und Prüfung der Schemata wurden nicht die Beziehungen von Theorien zueinander geklärt, sondern die von Vorgängen. Dasselbe stellt Bechtel (1993), S. 290 für die Zellphysiologie der 1940er- und 1950er-Jahre fest. Biologische Theorien, deren logische und begriffliche Beziehung zu physikalischen oder chemischen Theorien hätten untersucht werden können, lagen gar keine vor. Bereits Maull (1977), S. 161 argumentiert mit Blick auf das Beispiel der Operon-Theorie: „[R]eduction requires two theories while we have only one.“

114 Weber (2005), S. 49.

115 F. A. F. C. Went und Lawrence konnten nun in chemischen Zeitschriften publizieren und Kögl an einem botanischen Kongress sprechen. Kögl wurde zudem dreimal für den Nobelpreis für Physiologie oder Medizin nominiert – und 35-mal für den Nobelpreis für Chemie ([https://www.nobelprize.org/nomination/archive/show\\_people.php?id=5118](https://www.nobelprize.org/nomination/archive/show_people.php?id=5118)). Dieser Effekt ist auch bei den Prager Forschern zu beobachten:

dern verortete sie in einem biologischen System. In der Wuchsstoffforschung teilten Chemiker\*innen und Biolog\*innen eine mentale Mechanismus-Skizze zum Einfluss des Wuchsstoffs auf das Längenwachstum der Koleoptilen und einigten sich auf ein Verfahren, um diesen Einfluss zu klären. Dabei kamen die Fähigkeiten, Techniken und Materialien beider Fächer zur Anwendung. Im Anthocyanprojekt hatte zunächst nur Scott-Moncrieff (sowie Wheldale Onslow und Haldane) eine klare Vorstellung davon, warum und wie die Methoden der Genetik und der Organischen Chemie ineinandergreifen sollten. Sobald empirische Belege für die postulierte biochemische Aktivität der Gene vorlagen, unterstützten beide Fachgruppen ihr Vorhaben enthusiastisch.

Nicht nur auf der sozialen, sondern auch auf der Ebene der Methoden war die Verzahnung der verschiedenen Fächer in Hechts Fall weniger ausgeprägt als bei der Auxin- und Anthocyanforschung: Während Hecht sowohl die Interventions- als auch die Detektionsmethoden der Physikalischen Chemie übernahm (und damit notabene die methodologischen Ansprüche der objektiven Sinnesphysiologie erfüllte), kamen bei den anderen beiden Projekten Interventions- und Detektionsmethoden unterschiedlicher Fächer zur Anwendung.<sup>116</sup> Wohl nicht zufällig war genau in diesen beiden Fällen die Rede davon, dass neue Forschungsfelder erschlossen wurden.<sup>117</sup> Zeitgenössischem Urteil nach harrten noch viele Probleme der Lösung durch die neuartige Methodenkombination.<sup>118</sup> Es sind auch dies die beiden Fälle, in denen die Akteure neue Normen übernahmen und nach neuen Fähigkeiten verlangten. In der Organischen Chemie wurde nun argumentiert, dass Hypothesen zu Biosynthesewegen mit genetischen Daten zu stützen sind. Und Haldane forderte von Genetiker\*innen *interlocking*-Expertise, um die Ressourcen der Chemie nutzen zu können.<sup>119</sup>

---

Der Biologe Gicklhorn beantwortete Fragen zu Fürths Vortrag auf der DPG-Tagung und der Physiker Fürth publizierte in biologischen Fachzeitschriften.

**116** So lassen sich die chemischen Operationen während der Wuchsstoff-Anreicherung als Interventionen auf die Konzentration des Wuchsstoffs deuten, deren Effekt im *Avena*-Test ermittelt wird. Scott-Moncrieff wiederum ermittelte mit dem Schnelltest aus der Organischen Chemie die Wirkung der Kreuzung verschiedener Genotypen.

**117** Diesen Effekt interdisziplinärer Forschung besprechen Bechtel (1993) und Gerson (2013), S. 516: „Integration [...] includes coordinated efforts to pose and solve new research problems that can redefine specialty boundaries.“

**118** Siehe Crocker (1938), S. 390: „The very important discoveries made in chemical regulation of plant development during the last few years have been of great assistance to investigators in other lines of botany and to practical propagators. The number of problems that are now opened up in this field, and the great number of investigators now engaged in the work indicate that this is to be a very productive field of plant research in the immediate future.“

**119** Haldane (1942), S. 45: „The geneticist must be a morphologist, a chemist, a psychologist, a physician, a sociologist, an agriculturalist, and a mathematician. Or at least he should know enough of these sciences and arts to present problems to his academic colleagues in a form which they can tackle, and to be able to utilize their services.“ Analog dazu meinte Pauling (1993), S. 1063: „My recommendation to young scientists is that they get a thorough knowledge of one field and also some knowledge of other fields of science.“

Kaum integriert wurden die physikalischen und biologischen Wissenschaften in dem Projekt, in dem das Formulieren und Testen eines konkreten Mechanismus-Schemas nicht im Vordergrund stand: Die Mitglieder der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft koordinierten zwar ihre Aktivitäten und erarbeiteten gemeinsam Methoden zur Bestimmung der physikalischen Eigenschaften gelöster Farbstoffteilchen. Diese Teilchen sollten in Vitalfärberversuchen zum Einsatz kommen. In materieller oder konzeptioneller Hinsicht wurden physikalische und physiologische Vorgänge nicht weiter verbunden.

In keinem der Beispiele verschmolzen die unterschiedlichen disziplinären Forschungslinien vollständig. Kein Feld ging in einem anderen auf und keines wurde obsolet. Vielmehr stellten die Akteure die Komplementarität ihrer Ressourcen und Fähigkeiten heraus.<sup>120</sup> Selbst in Hechts Fall, wo die Interpretation biologischer Experimente von in der Physikalischen Chemie etabliertem Wissen abhing, war biologische Expertise entscheidend, um dem physiologischen Geschehen chemische Reaktionen zuordnen zu können. Die betrachteten Biolog\*innen scheinen nicht befürchtet zu haben, durch Expert\*innen der physikalischen Wissenschaften verdrängt zu werden. Dennoch schrieben Historiker wie Donald Fleming ganz selbstverständlich von einem „persistent undercurrent of anxiety among biologists about seeing their subject-matter ‚reduced‘ to mere physics and chemistry“.<sup>121</sup> Die einer solchen Diagnose gegenüberstehende hier beobachtete Sicherheit der Biolog\*innen fängt eine Aussage der *New Mechanists* besser ein: „On a mechanistic interpretation, ‚reduction‘ becomes a harmless, mostly clear goal for doing science. It most often means the filling in of ‚mechanism schemata.“<sup>122</sup>

Die Relevanz der biologischen Expertise wurde dadurch unterstrichen, dass der Charakterisierung des physiologischen Phänomens jeweils eine zentrale Rolle zukam. Das Verhalten des manipulierten Systems auf der Makroebene ermöglichte es den Akteuren erst, Thesen zum Geschehen auf der Mikroebene zu plausibilisieren. Für die Aufklärung des Mechanismus der Lichtwahrnehmung, der Zellstreckung und der Anthocyan-Synthese war die Makroebene nicht überflüssig, sondern im Gegenteil unabdingbar, um Annahmen über in der Zelle ablaufende physico-chemische Vorgänge erhärten zu können. Einzig Keller könnte man die Auffassung unterstellen, die physiologische Beschreibungsebene sei vernachlässigbar.<sup>123</sup> Er hoffte, dass sich aus der

120 Lillie (1938), S. 66: „Biology is indeed committed to a thorough-going physico-chemical analysis of organic structure and function, but it is not committed to a reduction of its concepts to physico-chemical levels.“ Zu diesem letzten Punkt erklärte er (S. 67): „Biology is an autonomous science in the sense that its problems concern the level of attainments, both historical and functional, of living organisms.“

121 Fleming (1969), S. 161.

122 Machamer/Sullivan (2001), S. 5.

123 Für diese mit dem „eliminativen Reduktionismus“ verbundene Vorstellung siehe etwa Mitchell (2003), S. 183. Die Prager Forscher waren mit der Mission des Wiener Kreises vertraut. Fürths Vorgesetzter Philipp Frank war ein zentrales Mitglied der Gruppe. Pringsheim (1929), S. 949 bezeichnete die „Vereinheitlichung

Beschreibung der elektrischen Ladung der Biokolloide Hinweise auf physiologische Vorgänge ergeben würden.

### 8.3.3 Feldübergreifende Analyse mechanistischer Forschungspraxis

Die *New Mechanists* formulierten Thesen zu dem Ziel und den Normen biologischer Forschung. Sie postulierten darüber hinaus eine *interfield*-Beziehung zwischen der Wissenschaftsphilosophie und -historiografie: Die in der Philosophie herausgearbeiteten Ziele und Normen prägten die Forschung in den biologischen Wissenschaften, und die Geschichte der modernen Biologie sei ohne die Würdigung der Tatsache, dass nach Mechanismen gesucht wurde, nicht zu verstehen.<sup>124</sup> Die hier präsentierte Analyse verschiedener Forschungsprojekte stützt die Plausibilität dieser Annahme. Die Projekte gewährten optimalen Zugriff auf das zu untersuchende Phänomen, das disziplinenübergreifende Forschen: Die betrachteten Wissenschaftler\*innen hatten in vielen Fällen gerade den Ort gewechselt und waren daher minimal an vorherige Allianzen, Infrastruktur oder Projekte gebunden. Sie konnten weitgehend frei entscheiden, welchen weiteren Verlauf ihre Forschung nehmen sollte, und planten diese mit Bedacht. Wesentliche Aspekte ihres Verhaltens (ihre Wahl von Forschungsproblemen und ihr auf die Lösung dieser Probleme abzielendes Handeln) lassen sich auf ihre Ziele, Normen, Fähigkeiten und Ressourcen zurückführen. Wir haben etwa gesehen, dass sich Unterschiede im Verhalten der Akteure der vier Fallstudien mit Verweis auf Unterschiede in der Struktur der von ihnen verfolgten Probleme erklären lassen. Viele weitere für die Forschungspraxis relevante Faktoren wurden bei der Besprechung der Beispiele ausgeblendet. Trotzdem kann die auf historische Quellen gestützte Annahme, dass die Akteure nach Mechanismen suchten, diverse Aspekte der betrachteten biophysikalischen und biochemischen Forschung adäquat beschreiben.

Die Analyse verdeutlicht, dass es sich aus historiografischer Sicht lohnt, nach den methodologischen Vorstellungen der Akteure zu fragen. Diese Normen waren nicht nur im Kontext der Forschungsförderung und der Verteidigung der eigenen Arbeit oder Disziplin relevant.<sup>125</sup> Sie bestimmten auch mit, welche Forschungsziele die Akteure ins Auge fassten und mit wem sie zusammenarbeiteten. Die Analyse der For-

---

des Weltbildes“ als das Endziel der Naturwissenschaft. Gicklhorn trug am 1. April 1935 in dem von Frank und Carnap organisierten „Colloquium für philosophische Grundlagen der Naturwissenschaften“ vor (Damböck [2022], S. 678) und Keller (1939) publizierte im neu eingerichteten „Unity of Science Forum“ der Zeitschrift *Synthese*. Zum Verhältnis des Wiener Kreises zu den Prager Physikern siehe Gordin (2020).  
 124 Craver/Darden (2013), S. 197: „One cannot write the history of modern biology without recognizing how thoroughly this mechanistic perspective shapes what biologists do, how they think about their subject matter, and the norms they enforce on one another in the search for mechanisms.“

125 Es waren diese Zusammenhänge, in denen Historiker\*innen bisher vor allem über Normen sprachen. Für ein aktuelles Beispiel siehe Ash (2019).

schungspraxis ist deshalb auch für Historiker\*innen relevant, die sich für die soziale Dimension der Wissenschaft interessieren. Die verbreitete Annahme, dass zwischen den Vertreter\*innen der physikalischen und biologischen Wissenschaften ein hierarchisches Gefälle bestand, trifft auf die betrachteten Fälle nicht zu. Die methodologischen Normen der Akteure bieten eine Erklärung dafür: Die Chemiker\*innen waren genauso auf die Ressourcen und Fähigkeiten der Biolog\*innen angewiesen wie umgekehrt.

Mit dem Konzept des *New Mechanism* lässt sich die in den Fallbeispielen angetroffene interdisziplinäre Forschungspraxis besser beschreiben als mithilfe alternativer Modelle. In zwei Punkten aber müssen die in der Philosophie formulierten Erwartungen angepasst werden. Erstens testeten die Akteure zwar ihre Mechanismus-Schemata, indem sie den mutmaßlichen Zielmechanismus manipulierten und die Ergebnisse der Intervention mit ihren Erwartungen verglichen. Sie führten aber keine *top-down*- und *bottom-up*-Experimente durch, um Thesen zur konstitutiven Relevanz von Entitäten und Aktivitäten für das studierte Phänomen zu stützen. Oft konnten sie nicht einmal direkt nachweisen, dass die postulierten Entitäten in den untersuchten biologischen Systemen vorkamen. Der zweite Punkt betrifft das Begriffspaar Mechanismus und Phänomen. Hier wird deutlich, dass sich die als Theorie der Erklärung konzipierte neue mechanistische Philosophie nicht eins zu eins zur Beschreibung der Forschungspraxis eignet. Die für eine solche Beschreibung zentralen Akteure waren zwar durchaus davon getrieben, interessante Phänomene erklären zu wollen. Ihre Wahl des Explanandums hing aber nicht von ihren akuten explanatorischen Bedürfnissen ab. Vielmehr wollten die Forscher\*innen ihre Fähigkeiten und Ressourcen effizient nutzen, um Probleme normgerecht zu lösen. Sie wählten den *zu untersuchenden Mechanismus* statt das *zu erklärende Phänomen*. Zur Erklärung welches Phänomens sie mit ihrer Forschung beitrugen, war eine Folge ihrer Einschätzung, welchen Mechanismus sie mit den vorhandenen Ressourcen und Fähigkeiten manipulieren und studieren konnten.

Derart qualifiziert – und mit dem Hinweis darauf, dass längst nicht alle biochemisch und biophysikalisch arbeitenden Forscher\*innen nach Mechanismen suchten – ist die *interfield*-Annahme der *New Mechanists* plausibel und hilfreich, um nachzuvollziehen, wie in der physico-chemischen Biologie der Zwischenkriegszeit Probleme konzipiert und gelöst wurden. Auf breiter Linie habe sich das mechanistische Denken in der Biologie laut dem *Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy* erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts durchgesetzt.<sup>126</sup> Gleichzeitig sind verschiede-

126 Baetu (2018), S. 308: „[I]t is only in the second half of the twentieth century, with the rise of molecular biology, that mechanistic thinking overtakes the whole of biology, becoming the predominant type of explanation.“ Bechtel (2006), S. 4 meinte vorsichtiger: „Increasingly, biology became a science in which phenomena were explained by discovering the organized parts and operations by which a mechanism performed its function.“

ne Historiker\*innen der Meinung, dass die Suche nach biologischen Mechanismen bereits im frühen 20. Jahrhundert Fuß fasste. Auch Zeitgenossen unserer Akteure berichteten von einer solchen Entwicklung. So kommentierte etwa der amerikanische Pflanzenphysiologe Herman Spoehr 1929:

There has been a wide-spread and constantly growing movement in biology to attempt to resolve the complex phenomena of organic nature into simpler systems and mechanisms which permit of exact treatment. [...] Historically considered, we are only at the beginning of this movement in biology.<sup>127</sup>

Und in einem zehn Jahre später erschienenen Lehrbuch der Pflanzenphysiologie steht:

The complexity and elusiveness of living processes are not assumed to be due to intangible unknown varieties of energy but to the interplay of recognizable physico-chemical forces in the complex organized system of the protoplasm. Adoption of this latter point of view has led to a widespread use of the tools of physics and chemistry in experimental work on plants, and to the interpretation of plant processes in terms of these two sciences. This has led to notable progress in our understanding of the physiology of plants and has permitted the analysis and expression of many physiological relations in quantitative terms.<sup>128</sup>

Im Zuge dieser Entwicklung gewannen fachfremde Techniken an Bedeutung für die biologische Forschung. Lillie machte 1938 klar: „We could not have modern biology without mathematical, chemical and physical techniques.“<sup>129</sup> Gleichzeitig unterstrich der mechanistische Forschungsmodus die Relevanz biologischer Ressourcen. Lillie bestand darauf, dass lebende Versuchsobjekte genauso wichtig sind für die experimentelle Zoologie wie Physik und Chemie.<sup>130</sup> Eine Schlüsselexpertise der betrachte-

127 Spoehr (1929), S. 461. Spoehr freute sich: „[The] fruitful, unifying and correlating tendency so noticeable in physics and chemistry is gradually also permeating biology.“ Needham (1925), S. 224 beobachtete eine „profound infiltration of physico-chemical ideas and terminology into the whole biological field“ und die damit einhergehende „peaceful penetration of the mechanistic theory of life“.

128 Meyer/Anderson (1939), S. 2–3. Auch Bronk (1938), S. 140 fand: „[A] large part of biological research is devoted to the analysis and explanation of living mechanisms in terms of physical concepts and principles.“

129 Lillie (1938), S. 67. Wer von dieser Abhängigkeit in technischer Hinsicht auf die Reduzierbarkeit der Biologie auf die Physik und Chemie schließe, überschätze indes die Rolle von Techniken für den wissenschaftlichen Fortschritt.

130 Lillie (1938), S. 70. Crozier und Hecht kritisierten übrigens in ihrem privaten Briefwechsel, Loeb verliere lebende Systeme aus dem Blick. Crozier zufolge durfte man keine biologischen Theorien aufstellen, ohne etwas über die betroffenen Tiere zu wissen. Am 8. Dezember 1923 schrieb er Hecht: „I wish for J.L.’s sake [...] that he would get back to reality, contact with organisms, and not be fooled by a (biologically) ignorant person like Northrup. [...] I am finishing a bit of work on ‚forced movements‘ which ought (but probably won’t) teach J.L. that he can’t make biological theories without knowing something about the animals involved.“ Hecht Papers, Box 1, Ordner „W.J. Crozier (1922–1924)“, CUA New York. Hecht stimmte in seiner Antwort vom 20. November 1923 zu: „[O]ne must never lose sight of the actual mechanisms with which one is concerned.“ Crozier Papers, HUG 4308.5, Box 3, Ordner „Hecht, S., 1923–27“, HUA Cambridge.



ten Biolog\*innen war, dass sie ihre Versuchsobjekte so stabilisieren konnten, dass sie das zu untersuchende physiologische Phänomen auf regelmäßige Weise zeigten. Dass das Verhalten der Versuchsobjekte eine essenzielle Ressource für die biologische Forschung darstellte, betonte auch Spoehr:

[Plants and animals] are the biologist's instruments, for they alone exhibit the phenomena which are the center of his interest. It is the initiation, correlation and succession of the changes manifested by his instruments which he is endeavoring to understand.<sup>131</sup>

Die Protagonist\*innen dieses Buches mobilisierten konzeptionelle und materielle Ressourcen der physikalischen und biologischen Wissenschaften, um Lebewesen zu manipulieren und die Veränderung ihres Verhaltens als Folge der in den Zellen ablaufenden chemischen oder physikalischen Vorgänge zu interpretieren. Ihre methodologischen Vorstellungen prägten die soziale Organisation ihrer Forschungsvorhaben und legten in vielen Fällen nahe, über Disziplinengrenzen hinweg zu kooperieren. Ende der Zwischenkriegszeit galt die fächerübergreifende Arbeitsweise als gut erprobt. Dass Forschungsprobleme in interdisziplinären Gruppen bearbeitet werden, sei mittlerweile Standard, bestätigte Crocker 1938: „[M]any problems are being investigated cooperatively by two or more specialists of diverse training combining the technics and knowledge of disciplines necessary for solving the problems.“<sup>132</sup>

---

131 Spoehr (1929), S. 460. Für Spoehrs Beitrag zur Photosyntheseforschung siehe Nickelsen (2015), Kapitel 2.

132 Crocker (1938), S. 393–394: „In the project method several individuals who know the more important technics for the solution of a problem work together, that is, they attack the problem from a variety of angles working each line alone but consulting frequently for mutual help and inspiration.“

## Dank

Die vorliegende Studie basiert auf meiner Dissertation, die von der Fakultät für Geschichts- und Kunstwissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München angenommen wurde. Die Disputation fand am 12. Februar 2021 statt. Geplant und ausgeführt wurde die Studie in der institutionellen und intellektuellen Obhut von Kärin Nickelsen. Sie war nicht nur Erstbetreuerin der Dissertation und regte die Fallstudie zur Pflanzenhormonforschung sowie die Analyse von Kooperationsbeziehungen an, sondern ist auch ursächlich verantwortlich für meine Freude am wissenschaftshistoriografischen und -philosophischen Arbeiten. Dafür sowie für ihre unermessliche Unterstützung und ihr Vertrauen kann ich ihr nicht genug danken.

Danken möchte ich außerdem Alexander Reutlinger, der diese Arbeit als Zweibetreuer mit hilfreichen Hinweisen begleitete. Herzlich danke ich weiter Christian Joas, der die Arbeit als Drittprüfer begutachtete und mich in zahlreichen Diskussionen dazu brachte, immer wieder neu über meine Fallstudien nachzudenken. Kaum zu ermessen ist die Bedeutung von Raphael Scholl für die Entstehung dieser Arbeit. Er war es, der mich in meinem ersten Studiensemester nachhaltig für die Philosophie der Biologie begeisterte und in die Debatten rund um Mechanismen und Modelle einführte. Christina Brandt hat das Projekt von der ersten Skizze bis zum Übergang in die Postdoc-Phase begleitet und mich unter anderem ermutigt, der Forschung zur Lichtrezeption nachzugehen. Robert Meunier hat nicht nur großzügig sein Wissen und seine Ideen geteilt, sondern mir auch gezeigt, wie nett und inspirierend Konferenzen sein können.

Dass die Arbeit an diesem Buch eine so glückliche war, liegt wesentlich an Julia Bloemer, Stefanie Dufhues, Niko Egel, Nele Heins, Jakob Illner, Dominik Knaupp, Christoffer Leber, Henriette Müller-Ahrndt, Josephine Musil-Gutsch, Vanessa Osganian, Johannes Schuckert, Marina Schütz, Liza Soutschek, Claus Spenninger, Cora Stuhmann, Dana von Suffrin und Merlin Wassermann. Sie mussten sich mehr Probevorträge über Mechanismen anhören, als ihnen lieb war. Sie diskutierten Artikelentwürfe und lasen Dissertationskapitel Korrektur, bewahrten mich vor unzähligen Fehlern und waren die besten Kolleg\*innen, die man sich wünschen kann. Jakob Illner hat das Projekt darüber hinaus mit beharrlichen und umfassenden Literaturrecherchen unterstützt. William Bausman, Dominic Berry, Steve Elliott, Julia Engelmann, Jochen Gaab, Simon Gröger, Lara Keuck, Fabian Krämer, Dan Liu, David Munns, Katharina Steiner, Gina

Surita, Sophie Veigl, Robert-Jan Wille und Hanna Worliczek danke für die vielen anregenden Diskussionen und vergnüglichen Stunden. Die Dissertationsschrift überarbeitete ich während Postdoc-Aufenthalten bei Hanne Andersen, Hasok Chang, Helen Curry, Sabina Leonelli, Marc Ratcliff, Jutta Schickore und Maria Serban. Für die inspirierende Zeit und ihre Anregungen danke ich ihnen herzlich.

Ein großer Dank gilt weiter dem Personal der konsultierten Archive und Bibliotheken dafür, dass sie die Bearbeitung der Fallstudien ermöglichten und großzügig den Druck von Archivmaterial erlaubten. Ganz besonders danke ich dem Bibliotheksteam des Deutschen Museums München, Loma Karklins und ihrem Team von den Caltech Archives and Special Collections in Pasadena und Sarah Wilmot vom Archiv des John Innes Centre in Norwich.

Die Forschung an dem Projekt sowie die Buchpublikation wurde ermöglicht durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (NI 1478/8–1) und den Schweizerischen Nationalfonds (P1SKP1\_174773, P2SKP1\_199474 und 10BP12\_221721). Zahlreiche Archiv- und Konferenzreisen wurden durch das Historische Seminar und das Mentoring-Programm der Fakultät 09 der LMU München finanziert. David Roesner und Irene Holzer danke ich für das einfühlsame und bestärkende Mentoring.

Den Herausgeber\*innen der Reihe „Wissenschaftskulturen“ danke ich für die Aufnahme der Arbeit und dem Franz Steiner Verlag und insbesondere Katharina Stüdemann für die gut gelaunte und geduldige Begleitung der Veröffentlichung. Ganz besonders danke ich ihr dafür, dass sie Ricarda Berthold als Lektorin gewinnen konnte. Von ihrer überaus sorgfältigen und kompetenten Überarbeitung hat das Manuskript enorm profitiert. Vielen lieben Dank!

Meiner Familie danke ich für die bedingungslose Unterstützung. Ihr ist dieses Buch gewidmet.

# Archivquellen

- ACG** Girton College Archives, University of Cambridge  
GB 271 GCPP NEEDHAM, Personal Papers of Dorothy Mary Moyle Needham
- AKU** Archiv der Karlsuniversität Prag  
Sammlung Registerbücher der Deutschen Universität Prag  
Sammlung Prüfungskommission für das Lehramt an Gymnasien an der Deutschen Universität in Prag
- AU** Universitätsarchiv Wien  
PH PA 1739, Personalakt Gicklhorn, Josef, 1946–1957
- Caltech Archives**, California Institute of Technology Archives and Special Collections, Pasadena  
1968–00001, Biology – Divisional Records  
1970–00016, Thomas Hunt Morgan Papers  
2007–00075, Arie J. Haagen-Smit Papers  
10072-MS, Joseph B. Koepfli Papers  
10155-MS, James Bonner Papers  
Historical Files, California Institute of Technology Historical Files  
LP Robert Cohen Collection on Linus Pauling
- CAS** Masaryk Institute and Archives of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague  
Fund Reinhold Fürth
- CUA** Columbia University Archives, Rare Book and Manuscript Library, New York  
MS#0577, Selig Hecht Papers, 1914–1937  
UA#0001, Central Files (Office of the President records), 1890–1984
- CUL** Cambridge University Library, Cambridge  
GBR/0012/MS Add.8634, William Bateson: Scientific Correspondence and Papers  
GBR/0012/MS Add.9267, Robert Hill: Correspondence and Papers  
GBR/0012/MS Roughton, Francis Roughton: Papers  
GBR/0265/UA/BCHEM, Archives of the Department of Biochemistry, 1918–2008
- DCA** Archive of the Department of Biochemistry, University of Cambridge  
Photographic Archive  
Collection *Brighter Biochemistry*
- ETHA** Hochschularchiv der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich  
Hs 443, Nachlass Albert Frey-Wyssling  
Hs 1190, Nachlass Leopold Ružička  
Hs 1426a, Nachlass Richard Willstätter
- JICA** John Innes Centre Archive, Norwich  
General History, 1910-  
GS, Genetical Society Minute Book

- LBI** Leo Baeck Institute, New York  
AR 7281, Rudolph D. Keller Collection
- LOC** Library of Congress Manuscript Division, Washington, D. C.  
mm73030429, Jacques Loeb Papers
- IB** Institut für Biologie, Karl-Franzens-Universität Graz  
Ee5, Nachlass Karl Linsbauer  
Ee8, Nachlass Josef Pekarek
- MPGA** Archiv der Max-Planck-Gesellschaft, Berlin-Dahlem  
I. Abt., Rep. 34, KWI für Physik  
III. Abt., Rep. 19, Nachlass Peter Debye  
III. Abt., Rep. 84, Nachlass Adolf Butenandt
- National Archives, Kew**  
DSIR, Records created or inherited by the Department of Scientific and Industrial Research
- NMB** National Museum Boerhaave, Leiden  
Archive 79, Correspondence F. A. F. C. Went
- UA** Het Utrechts Archief, Utrecht  
59, College van Curatoren van de Rijksuniversiteit Utrecht
- HUA** Harvard University Archives, Cambridge, MA  
HUG 4308, Papers of William John Crozier, 1918–1965  
HUGFP 127, Papers of Kenneth V. Thimann, 1929–1988  
HUGFP 143, Papers of George Wald, 1927–1997
- RAC** Rockefeller Archive Center, North Tarrytown  
Rockefeller Foundation records  
International Education Board records  
Warren Weaver Papers  
W.J. V. Osterhout Papers  
Lambert Papers
- RSA** Royal Society Archives, London  
GB 117, OL, Papers of Otto Loewi  
GB 117, NWP, Papers of Norman W. Pirie  
GB 117, ROR, Papers of Robert Robinson
- SUB** Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek Göttingen  
Cod. Ms. Pringsheim, Nachlass Ernst Georg Pringsheim
- TCL** Wren Library, Trinity College Library, Cambridge  
Fonds SYNG, Papers of Richard Synge, 1892–1996
- UCSCA** Special Collections and Archives, University Library, UC Santa Cruz  
MS. 071, Kenneth V. Thimann Papers
- UL** University Library Leeds  
SC MS Astbury, William Thomas Astbury correspondence and papers
- WL** Wellcome Library, London  
GC/223/A, Papers of Sir William Maddock Bayliss  
HALDANE, Haldane Papers

## Literatur

- Aaserud, F., *Redirecting Science. Niels Bohr, Philanthropy, and the Rise of Nuclear Physics*, Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- Abbott, A., *Chaos of Disciplines*, Chicago u. a.: University of Chicago Press, 2001.
- Abderhalden, E., *Lehrbuch der Physiologischen Chemie: Die Organischen Nahrungsstoffe und ihr Verhalten im Zellstoffwechsel*, Bd. 1, Berlin u. s.: Urban & Schwarzenberg, 1920.
- Abderhalden, E., *Lehrbuch der Physiologischen Chemie mit Einschluß der physikalischen Chemie der Zellen und Gewebe und des Stoff- und Kraftwechsels des tierischen Organismus*, Bd. 2, Berlin u. a.: Urban & Schwarzenberg, 1921.
- Abel, J. J., „Chemistry in Relation to Biology and Medicine with Especial Reference to Insulin and Other Hormones, II.“, in: *Science* 66/1711 (1927): 337–346.
- Abir-Am, P., „The Discourse of Physical Power and Biological Knowledge in the 1930s: A Re-appraisal of the Rockefeller Foundation’s ‚Policy‘ in Molecular Biology“, in: *Social Studies of Science* 12/3 (1982): 341–382.
- Abir-Am, P., „The Molecular Transformation of Twentieth-Century Biology“, in: J. Krige / D. Pestre (Hg.), *Science in the Twentieth Century*, Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 1997, Kapitel 25, 495–524.
- Abir-Am, P., „The Rockefeller Foundation and the Rise of Molecular Biology“, in: *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 3 (2002): 65–70.
- Agar, J., *Science in the Twentieth Century and Beyond*, Cambridge u. a.: Polity Press, 2012.
- Allen, G. E., *Life Science in the Twentieth Century*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1978a.
- Allen, G. E., *Thomas Hunt Morgan. The Man and his Science*, Princeton: Princeton University Press, 1978b.
- Allen, G. E., „T. H. Morgan and the Influence of Mechanistic Materialism on the Development of the Gene Concept 1910–1940“, in: *American Zoologist* 23 (1983): 829–843.
- Allen, G. E., „The Changing Image of Biology in the Twentieth Century“, in: I. H. Stamhuis / T. Koetsier / C. de Pater / A. van Helden (Hg.), *The Changing Image of the Sciences*, Dordrecht u. a.: Kluwer Academic Publishers, 2002, 43–83.
- Allen, G. E., „Mechanism, Vitalism and Organicism in Late Nineteenth and Twentieth-Century Biology: the Importance of Historical Context“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36 (2005): 261–283.
- Allen, G. E., „Mechanism, Organicism, and Vitalism“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, London u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 5, 59–73.

- Andersen, H., „Conceptual Development in Interdisciplinary Research“, in: U. Feest / F. Steinle (Hg.), *Scientific Concepts and Investigative Practice*, Berlin u. a.: De Gruyter, 2012, 271–292.
- Andersen, H., „Collaboration, Interdisciplinarity, and the Epistemology of Contemporary Science“, in: *Studies in History and Philosophy of Science* 56 (2016): 1–10.
- Andersen, H. / Hepburn, B., „Scientific Method“, in: E. N. Zalta (Hg.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Metaphysics Research Lab*, Redwood City, CA: Stanford University Press, 2016.
- Andersen, H. / Wagenknecht, S., „Epistemic Dependence in Interdisciplinary Groups“, in: *Synthese* 190 (2013): 1881–1898.
- Andersen, O., „A Brief History of The Journal of General Physiology“, in: *Journal of General Physiology* 125 (2005): 3–12.
- Ankeny, R. A. / Leonelli, S., „Repertoires: A Post-Kuhnian Perspective on Scientific Change and Collaborative Research“, in: *Studies in History and Philosophy of Science* 60 (2016): 18–28.
- Anonymus, „Personal-Nachrichten“, in: *Österreichische Botanische Zeitschrift* 61 (1911): 47.
- Anonymus, „Personal-Nachrichten“, in: *Österreichische Botanische Zeitschrift* 63 (1913): 48.
- Anonymus, „The Courses of Study: Plan of Instruction“, in: *Bulletin of the California Institute of Technology. Annual Catalogue for the year 1919–1920* 29 (1920): 44–54.
- Anonymus, „University and Educational Notes“, in: *Science* 61/1587 (1925): 565–566.
- Anonymus, „Elektrostatik in der Biochemie in Basel“, in: *Protoplasma* 4 (1928): 630–632.
- Anonymus, „Diary of Societies“, in: *Nature* 123/3111 (1929): 932.
- Anonymus, „Royal Medal, Awarded to Prof. R. Robinson“, in: *Nature* 130/3293 (1932): 897–898.
- Anonymus, „Prikkelphysiologen 1933“, in: *Vakblad voor biologen* 14 (1933): 35–36.
- Anonymus, „9. Internationaler Kongreß für reine und angewandte Chemie“, in: *Angewandte Chemie* 47/22 (1934): 357–374.
- Anonymus, „Scientists at Work. Colours in Flowers, Rose Scott-Moncrieff“, in: *The Radio Times. The Journal of the British Broadcasting Corporation* 53/683 (1936a): 40.
- Anonymus, „Receptions and Entertainments“, in: M. J. Sirks (Hg.), *Zesde Internationaal Botanisch Congress. Amsterdam, 2–7 September, 1935. Proceedings*, Leiden: E. J. Brill, 1936b, Bd. 1, 125–138.
- Anonymus, „Notes. Stephen Hales Award“, in: *Plant Physiology* 12 (1937a): 222–223.
- Anonymus, „Research Projects and Methods in Educational Sociology“, in: *The Journal of Educational Sociology* 11 (1937b): 249–252.
- Anonymus, „Chemistry and Biological Activity of Insulin“, in: *The British Medical Journal* 4079 (1939a): 515.
- Anonymus, „Scientist Tells How Chemistry Affects Color Vision“, in: *The Science News-Letter* 36/18 (1939b): 285.
- Anonymus, „Personalmeldungen“, in: *Österreichische Botanische Zeitschrift* 90 (1941): 80.
- Anonymus, „Bio-Physics in the United States“, in: *Nature* 149/3781 (1942): 436.
- Anonymus, „News and Views“, in: *Nature* 153/3880 (1944): 310.
- Anonymus, „The Physiology of Vision“, in: *The British Medical Journal* 4512 (1947): 932–933.
- Armstrong, H. E., „Chemistry in the Making“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 219–221.
- Arrhenius, S., *Quantitative Laws of Biological Chemistry*, London: G. Bell & Sons, 1915.
- Ash, M. G., „Interdisciplinarity in Historical Perspective“, in: *Perspectives on Science* 27 (2019): 619–642.
- Asher, L., „Die Bedeutung der physikalischen Chemie für die Biologie mit besonderer Berücksichtigung von Nernsts Theoretischer Chemie“, in: *Die Naturwissenschaften* 10 (1922): 193–198.
- Asher, L. / Baltzer, F. / Ellinger, P. / Reiß, P. / Fischer, F. P. / Gicklhorn, J. / Keller, R., „Diskussion“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28 (1929): 382–390.

- Auerbach, F., „Physik“, in: E. Korschelt / G. Linck / F. Oltmanns / K. Schaum / H. T. Simon / M. Verworn / E. Teichmann (Hg.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften: Nagelfluhe – Pyridin-gruppe*, Jena: Gustav Fischer, 1912, Bd. 7, 819–824.
- Bacharach, A. L., „Perspectives in Biochemistry“, in: *The Analyst* 63/742 (1938): 76–78.
- Barkan, D. K., *Walther Nernst and the Transition to Modern Physical Science*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1999.
- Barnes, Z., „1915 Nobel Laureate: Richard Martin Willstätter, 1872–1942“, in: L. K. James (Hg.), *Nobel Laureates in Chemistry, 1901–1992*, Salem: American Chemical Society and the Chemical Heritage Foundation, 1993, 108–113.
- Barry, A. / Born, G. / Weszkalnys, G., „Logics of Interdisciplinarity“, in: *Economy and Society* 37 (2008): 20–49.
- Barton, H. A., „Symposium on Biophysics“, in: *The Scientific Monthly* 46 (1938): 91–94.
- Bateson, W., „Facts Limiting the Theory of Heredity“, in: *Science* 26/672 (1907): 649–660.
- Bateson, W., *Problems of Genetics*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1913.
- Bateson, W., „The Progress of Mendelism“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 214–216.
- Bateson, W., „Presidential Address to the Zoological Section, British Association: Cambridge Meeting, 1904“, in: B. Bateson (Hg.), *William Bateson, Naturalist. His Essays and Addresses Together with a Short Account of his Life*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1928a, 233–259.
- Bateson, W., „The Methods and Scope of Genetics. Inaugural Lecture delivered 23 October 1908“, in: B. Bateson (Hg.), *William Bateson, Naturalist. His Essays and Addresses Together with a Short Account of his Life*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1928b, 317–333.
- Bateson, W. / Saunders, E. R. / Punnett, R. C., „Report III. Experimental Studies in the Physiology of Heredity“, in: *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society* (1907): 1–53.
- Baumgartner, M. / Casini, L., „An Abductive Theory of Constitution“, in: *Philosophy of Science* 84 (2017): 214–233.
- Baumgartner, M. / Casini, L. / Krickel, B., „Horizontal Surgicality and Mechanistic Constitution“, in: *Erkenntnis* 85 (2020): 417–430.
- Baur, E., „Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum“, in: *Faktorenkoppelung. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 3 (1910): 34–98.
- Baur, E., „Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum, II“, in: *Faktorenkoppelung. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 6 (1912): 201–216.
- Bavink, B., *Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften*, Leipzig: S. Hirzel, 1940.
- Bayliss, W. M., *Principles of General Physiology*, London u. a.: Longmans, Green, & co., 1915.
- Bayliss, W. M., *An Introduction to General Physiology*, London u. a.: Longmans, Green, & co., 1919.
- Beadle, G. W., „Genes and Chemical Reactions in Neurospora“, in: *Nobel Lectures, Physiology or Medicine 1942–1962*, Amsterdam: Elsevier, 1964, 587–599.
- Beadle, G. W., „Recollections“, in: *Annual Review of Biochemistry* 43 (1974): 1–13.
- Beadle, G. W. / Ephrussi, B., „The Differentiation of Eye Pigments in *Drosophila* as Studied by Transplantation“, in: *Genetics* 21 (1936): 225–247.
- Beadle, G. W. / Tatum, E. L., „Genetic Control of Biochemical Reactions in *Neurospora*“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 27 (1941): 499–506.
- Beale, G. H. / Robinson, G. M. / Robinson, R. / Scott-Moncrieff, R., „Genetics and Chemistry of Flower Colour Variation in *Lathyrus*“, in: *Journal of Genetics* 37 (1939): 375–388.
- Bečvářová, M., „Mathematische Kränzchen in Prag – a Forgotten German Mathematical Society“, in: *Technical Transactions, Czasopismo Techniczne* 20 (2015): 41–68.
- Bechhold, H., *Die Kolloide in Biologie und Medizin*, Dresden: Theodor Steinkopf, 1929.



- Bechtel, W., „The Nature of Scientific Integration“, in: W. Bechtel (Hg.), *Integrating Scientific Disciplines. Case Studies from the Life Sciences*, Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1986.
- Bechtel, W., *Philosophy of Science. An Overview for Cognitive Science*, Hillsdale: Lawrence Erlbaum, 1988.
- Bechtel, W., „Integrating Sciences by Creating New Disciplines: The Case of Cell Biology“, in: *Biology and Philosophy* 40 (1993): 1–33.
- Bechtel, W., *Discovering Cell Mechanisms. The Creation of Modern Cell Biology*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 2006.
- Bechtel, W., *Mental Mechanisms. Philosophical Perspectives on Cognitive Neuroscience*, New York: Routledge, 2008.
- Bechtel, W., „Mechanists Must be Holists Too! Perspectives from „Circadian Biology““, in: *Journal of the History of Biology* 49 (2016): 705–731.
- Bechtel, W. / Hamilton, A., „Reduction, Integration, and the Unity of Science: Natural, Behavioral, and Social Sciences and the Humanities“, in: T. Kuipers (Hg.), *Philosophy of Science: Focal Issues, Handbook of the Philosophy of Science*, Amsterdam: Elsevier, 2007, Bd. 1, 377–429.
- Bechtel, W. / Richardson, R. C., *Discovering Complexity. Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*, Cambridge, MA u. a.: MIT Press, 2010.
- Beer, T. / Bethe, A. / von Uexküll, J., „Vorschläge zu einer objectivirenden Nomenclatur in der Physiologie des Nervensystems“, in: *Centralblatt für Physiologie* 13/6 (1899): 137–141.
- Bell, J. C. / Robinson, R., „174. Experiments on the Synthesis of Anthocyanins. Part XX. Synthesis of Malvidin 3-Galactoside and its Probable Occurrence as a Natural Anthocyanin“, in: *Journal of the Chemical Society* (1934): 813–818.
- Bennitt, R., „The Migration of the Retinal Pigment in Crustaceans“, in: *Journal of Experimental Zoology* 40 (1924): 381–435.
- Berliner, A., *Lehrbuch der Experimentalphysik in elementarer Darstellung*, Jena: Gustav Fischer, 1911.
- Bernard, C., *An Introduction to the Study of Experimental Medicine*, New York: Macmillan, 1927.
- Bernstein, J., *Elektrobiologie. Die Lehre von den elektrischen Vorgängen im Organismus auf moderner Grundlage*, Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1912.
- Bethe, A., „Ladung und Umladung organischer Farbstoffe“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 27 (1920): 11–17.
- Beutner, R., *Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben und ihre künstliche Nachahmung durch synthetische organische Substanzen*, Stuttgart: Ferdinand Enke, 1920.
- Beutner, R. / Caywood, B. E. / Lozner, J. / Douthitt, H. M., „The Relation of Life to Electricity. Part 1, in: *Protoplasma* 10 (1930): 1–23.
- Beyler, R., „Extending the Quantum Revolution to Biology: Jordan’s Biophysical Initiatives“, in: J. Ehlers / D. Hoffmann / J. Renn (Hg.), *Pascual Jordan (1902–1980)*, Berlin: Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, 2007, 69–81.
- Blaauw, A. H., „Licht und Wachstum I“, in: *Zeitschrift für Botanik* 6/8 (1914): 641–702.
- Blackman, F. F., „Optima and Limiting Factors“, in: *Annals of Botany* 19 (1905): 281–295.
- Blackmore, J. / Itagaki, R. / Tanaka, S., „Recollections of Frank: Fürth, Tisza, Bermann, Holton and Bernstein“, in: J. Blackmore / R. Itagaki / S. Tanaka (Hg.), *Ernst Mach’s Vienna, 1895–1930. Or Phenomenalism as Philosophy of Science*, Dordrecht: Springer, 2001, Kapitel 3.2, 66–72.
- Blüh, O., „Neuere Ergebnisse auf dem Gebiete der Dielektrizitätskonstanten“, in: *Physikalische Zeitschrift* 27 (1926): 226–267.
- Blüh, O., *Einführung in die Physik*, Berlin: Gebrüder Bornträger, 1937.
- Blüh, O., „Ernst Mach as Teacher and Thinker“, in: *Physics Today* 20/6 (1967): 32–42.
- Boas, M., „The Establishment of the Mechanical Philosophy“, in: *Osiris* 10 (1952): 412–541.

- Boll, F., „Zur Anatomie und Physiologie der Retina“, in: *Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abtheilung* (1877): 4–13.
- Bonner, J., „The Production of Growth Substance by *Rhizopus Suinus*“, in: *Biologisches Zentralblatt* 52/8 (1932): 565–582.
- Bonner, J., „The Action of the Plant Growth Hormone“, in: *The Journal of General Physiology* 17 (1933): 63–76.
- Bonner, J., „Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 82 (1936): 377–412.
- Bonner, J., Interview by Graham Berry. Pasadena, California, March 13–14, 1980. [https://oralhistories.library.caltech.edu/15/1/OH\\_Bonner\\_J.pdf](https://oralhistories.library.caltech.edu/15/1/OH_Bonner_J.pdf). [Zugriff 20.12.2023].
- Bonner, J., „Chapters from my life“, in: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45 (1994): 1–24.
- Bonner, J. / Emerson, S. / Horowitz, N. / Poulson, D., Interview by J. Goodstein, H. Lyle and M. Terrall, Pasadena, California, November 6, 1978. [https://oralhistories.library.caltech.edu/21/1/OH\\_Joint\\_Biology.pdf](https://oralhistories.library.caltech.edu/21/1/OH_Joint_Biology.pdf). [Zugriff 29.11.2022].
- Bonner, J. / Thimann, K., „Studies on the Growth Hormone of Plants. VII. The Fate of Growth Substance in the Plant and the Nature of the Growth Process“, in: *Journal of General Physiology* 18/5 (1935): 649–658.
- Boon, M. / van Balen, S., „Epistemology for Interdisciplinary Research – Shifting Philosophical Paradigms of Science“, in: *European Journal for Philosophy of Science* 9 (2019): 16.
- Born, M., „Über die Beweglichkeit der elektrolytischen Ionen“, in: *Zeitschrift für Physik* 1/3 (1920): 221–249.
- Born, M., *My Life: Recollections of a Nobel Laureate*, New York: Routledge, 2014.
- Boysen Jensen, P., „Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile“, in: *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 41 (1913): 559–566.
- Boysen Jensen, P., „Die phototropische Induktion in der Spitze der Avenakoleoptile“, in: *Planta* 5 (1928): 464–477.
- Boysen-Jensen, P., „Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia faba*“, in: *Planta* 20 (1933): 688–698.
- Bragg, W. H., „X-Rays in Physical Science“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 237.
- Brauner, L., „Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus“, in: *Ergebnisse der Biologie* 2 (1927): 95–115.
- Brigandt, I., „Beyond Reduction and Pluralism: Toward an Epistemology of Explanatory Integration in Biology“, in: *Erkenntnis* 73 (2010): 295–311.
- Brigandt, I., „Integration in Biology: Philosophical Perspectives on the Dynamics of Interdisciplinarity“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 461–465.
- Brink, R. A., „Genetics and the Problems of Development“, in: *The American Naturalist* 61/674 (1927): 280–283.
- Bronk, D. W., „The Relation of Physics to the Biological Sciences“, in: *Journal of Applied Physics* 9 (1938): 139–142.
- Brooks, M. M., „Comments on Dr. Keller’s Communication ‚Ionen im Protoplasma‘“, in: *Protoplasma* 20 (1933): 131–132.
- Bugos, G. E., „Managing Cooperative Research and Borderland Science in the National Research Council, 1922–1942“, in: *Historical Studies in the Physical and Biological Sciences* 20 (1989): 1–32.
- Bumstead, H. A., „Present Tendencies in Theoretical Physics“, in: *Science* 47/1203 (1918): 51–62.

- Burian, R. M. / Gayon, J. / Zallen, D. T., „Boris Ephrussi and the Synthesis of Genetics and Embryology“, in: S. F. Gilbert (Hg.), *Developmental Biology. A Comprehensive Synthesis*, New York u. a.: Plenum Press, 1985, Kapitel 10, 207–227.
- Butenandt, A., „Organische Chemie und Genetik“, in: A. Todd (Hg.), *Perspectives in Organic Chemistry*, New York u. a.: Interscience Publishers, 1956, 495–518.
- Butenandt, A. / von Ziegner, E., „Über die physiologische Wirksamkeit des kristallisierten weiblichen Sexualhormons im Allen-Doisy-Test. Untersuchungen über das weibliche Sexualhormon. 3. Mitteilung“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 188 (1929): 1–10.
- Butler, J. A. V. / Katz, B., „Preface“, in: J. A. V. Butler / B. Katz (Hg.), *Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry*, London u. a.: Pergamon Press, 1957, vii.
- Cahan, D., *Helmholtz: a Life in Science*, Chicago: The University of Chicago Press, 2018.
- Carnap, R., „Logical Foundations of the Unity of Science“, in: O. Neurath / R. Carnap / C. Morris (Hg.), *International Encyclopedia of Unified Science*, Chicago: The University of Chicago Press, 1938, Bd. 1, 42–62.
- Cat, J., „The Unity of Science“, in: E. N. Zalta (Hg.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Stanford, CA: Metaphysics Research Lab, Stanford University, 2021.
- Chandler, J., „Introduction: Doctrines, Disciplines, Discourses, Departments“, in: *Critical Inquiry* 35 (2009): 729–746.
- Chang, H., *Is Water H<sub>2</sub>O? Evidence, Realism and Pluralism*, Dordrecht u. a.: Springer, 2012.
- Chang, H., „Units of Analysis in Philosophy of Science after the Practice Turn“, in: L. Soler / S. Zwart / M. Lynch / V. Israel-Jost (Hg.), *Science after the Practice Turn in the Philosophy, History, and Social Studies of Science*, New York: Routledge, 2014, 67–79.
- Chedd, G., „James Bonner, Icarus of Biology“, in: *New Scientist and Science Journal* 50/756 (1971): 700–702.
- Chevassus-au-Louis, N., *The Institut de Biologie Physico-Chimique by those who built it*, Paris: IBPC, 2010.
- Cholodny, N., „Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen“, in: *Biologisches Zentralblatt* 47/10 (1927): 604–626.
- Cholodny, N., „Verwundung, Wachstum und Tropismen“, in: *Planta* 13 (1931): 665–694.
- Cholodny, N. G. / Sankewitsch, E. C., „Influence of Weak Electric Currents upon the Growth of the Coleoptile“, in: *Plant Physiology* 12 (1937): 385–408.
- Churchill, F. B., „In Search of the New Biology: An Epilogue“, in: *Journal of the History of Biology* 14 (1981): 177–191.
- Clarke, A. E. / Fujimura, J. H., „What Tools? Which Jobs? Why Right?“, in: A. E. Clarke / J. H. Fujimura (Hg.), *The Right Tools for the Job: at Work in Twentieth Century Life Sciences*, Princeton: Princeton University Press, 1992, Kapitel 1, 3–44.
- Cock, A. G., „William Bateson, Mendelism and Biometry“, in: *Journal of the History of Biology* 6 (1973): 1–36.
- Coehn, A., „Ueber das Ladungsgesetz für Dielectrica“, in: *Annalen der Physik* 302/13 (1898): 1191–1193.
- Coleman, W., *Biology in the Nineteenth Century: Problems of Form, Function, and Transformation*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1977.
- Comberg, W., „Lichtsinn“, in: F. Schieck / A. Brückner (Hg.), *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie: Physiologie, Optik, Untersuchungsmethoden, Bakteriologie*, Berlin: Springer, 1932, Bd. 2, 172–294.
- Compton, A. H., „Physics and the Future“, in: *Science* 88/2275 (1938): 115–121.
- Crampton, H. E., *The Department of Zoology of Columbia University, 1892–1942*, New York: Morningside Heights, 1942.

- Crane, P. F., „The Organic Physics of 1847 and the Biophysics of Today“, in: *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences* 12 (1957): 407–423.
- Craver, C. / Bechtel, W., „Top-down Causation Without Top-down Causes“, in: *Biology and Philosophy* 22 (2007): 547–563.
- Craver, C. / Tabery, J., „Mechanisms in Science“, in: E. N. Zalta (Hg.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Stanford, CA: Metaphysics Research Lab, Stanford University, 2019.
- Craver, C. F., „Beyond Reductionism: Mechanisms, Multifield Integration and the Unity of Neuroscience“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36 (2005): 373–395.
- Craver, C. F., *Explaining the Brain: Mechanisms and the Mosaic Unity of Neuroscience*, Oxford: Clarendon Press, 2007.
- Craver, C. F. / Darden, L., *In Search of Mechanisms: Discoveries across the Life Sciences*, Chicago u. a.: The University of Chicago Press, 2013.
- Craver, C. F. / Glennan, S. / Povic, M., „Constitutive Relevance & Mutual Manipulability Revisited“, in: *Synthese* 199 (2021): 8807–8828.
- Creager, A. / Landecker, H., „Technical Matters: Method, Knowledge and Infrastructure in Twentieth-Century Life Science“, in: *Nature Methods* 6/10 (2009): 701–705.
- Creager, A. N. H., „A Chemical Reaction to the Historiography of Biology“, in: *Ambix* 64 (2017): 343–359.
- Crocker, W., „Anthocyanins“, in: *Botanical Gazette* 61 (1916): 349–352.
- Crocker, W., „Current Literature: The Journal of General Physiology“, in: *Botanical Gazette* 67 (1919): 275.
- Crocker, W., „Botany of the Future“, in: *Science* 88/2287 (1938): 387–394.
- Cross, C. F. / Bevan, E. J., „The Ketonic Constitution of Cellulose“, in: *Proceedings of the Chemical Society* 17/232 (1901): 22–23.
- Crozier, W. J., „On the Possibility of Identifying Chemical Processes in Living Matter“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 10 (1924): 461–464.
- Crozier, W. J. / Wolf, E. / Zerrahn-Wolf, G., „Critical Illumination and Flicker Frequency in Related Fishes“, in: *The Journal of General Physiology* 21 (1937): 17–56.
- Curry, H. A., „Speeding Up Evolution: X-Rays and Plant Breeding in the United States, 1925–1935“, in: D. Phillips / S. Kingsland (Hg.), *New Perspectives on the History of Life Sciences and Agriculture*, Dordrecht: Springer, 2015, 459–478.
- Czaja, A. T., „Zum 100. Geburtstage des großen Botanikers Julius Sachs“, in: *Forschungen und Fortschritte* 8/28 (1932): 363–364.
- Czapek, F., „Die Bedeutung von W. Pfeffers physikalischen Forschungen für die Pflanzenphysiologie“, in: *Die Naturwissenschaften* 3/10 (1915): 120–124.
- Damböck, C. (Hg.), *Rudolf Carnap, Tagebücher, 2: 1920–1935*, Hamburg: Felix Meiner, 2022.
- Darden, L., *Theory Change in Science: Strategies from Mendelian Genetics*, Oxford u. a.: Oxford University Press, 1991.
- Darden, L., „Strategies for Discovering Mechanisms: Schema Instantiation, Modular Subassembly, Forward/Backward Chaining“, in: *Philosophy of Science* 69 (2002): 354–365.
- Darden, L., *Reasoning in Biological Discoveries*, New York: Cambridge University Press, 2006.
- Darden, L., „Thinking Again About Mechanisms“, in: *Philosophy of Science* 75/5 (2008): 958–969.
- Darden, L., „Strategies for Discovering Mechanisms“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 19, 255–266.

- Darden, L. / Craver, C., „Strategies in the Interfield Discovery of the Mechanism of Protein Synthesis“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 33 (2002): 1–28.
- Darden, L. / Maull, N., „Interfield Theories“, in: *Philosophy of Science* 44 (1977): 43–64.
- Darwin, C., *The Power of Movements in Plants*, London: John Murray, 1880.
- de Chadarevian, S., „Laboratory Science versus Country-House Experiments. The Controversy between Julius Sachs and Charles Darwin“, in: *The British Journal for the History of Science* 29 (1996): 17–41.
- Deichmann, U., „Chemiker und Biochemiker in der NS-Zeit“, in: *Angewandte Chemie* 114/8 (2002): 1365–1383.
- Deichmann, U., „Politik und Forschung: Heinrich Wieland und andere Chemiker in der NS-Zeit“, in: S. Wieland / A.-B. Hertkorn / F. Dunkel (Hg.), *Heinrich Wieland: Naturforscher, Nobelpreisträger und Willstätters Uhr*, Weinheim: Wiley, 2008, 81–114.
- Dejdar, E., „Zur Technik der Herstellung von Mikroelektroden für die Elektrometrie von Zellen und Geweben“, in: *Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie* 46 (1929): 361–368.
- Dejdar, E., „Vitale Elektivfärbungen der rudimentären Antennendrüse von Cladoceren“, in: *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 17 (1930): 768–777.
- Dejdar, E., „Potentialmessungen an den Kiemenepithelien des Axolotl (*Amblystoma tigrinum* Green)“, in: *Protoplasma* 13 (1931): 436–449.
- Delbrück, M., „A Physicist Looks at Biology“, in: *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 38 (1949): 173–190.
- Desch, C. H., „The Discipline of Chemistry“, in: *Nature* 116/2918 (1925): 504–505.
- Detwiler, S. R., *Vertebrate Photoreceptors*, New York: Macmillan, 1943.
- Deutsch, M., „Cooperation and Competition“, in: M. Deutsch / P. T. Coleman / E. C. Marcus (Hg.), *The Handbook of Conflict Resolution: Theory and Practice*, San Francisco: Jossey-Bass, 2006, 23–42.
- Diels, O., *Einführung in die Organische Chemie*, Leipzig: J. J. Weber, 1919.
- Dijksterhuis, E. J., *The Mechanization of the World Picture*, Oxford u. a.: Oxford University Press, 1961.
- Dittler, R., „Der Sehpurpur“, in: F. Schieck / A. Brückner (Hg.), *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie: Physiologie, Optik, Untersuchungsmethoden, Bakteriologie*, Berlin: Springer, 1932, Bd. 2, 93–111.
- Dodds, E. C., „The Hormones and their Chemical Relation“, in: *The Lancet* 223/5775 (1934): 987–992.
- Dolk, H. / Thimann, K. V., „Studies on the Growth Hormone of Plants, I“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 18 (1932): 30–46.
- Dolk, H. E., *Geotropie en Groeistof*, Diss. Rijksuniversiteit Utrecht, 1930.
- Dowling, J. E., „George Wald, 1906–1997“, in: *Biographical Memoirs*, Washington, D. C.: The National Academy Press, 2000, Bd. 78, 298–317.
- Drawert, H., „Vitalfärbung und Vitalfluorochromierung pflanzlicher Zellen und Gewebe“, in: *Protoplasmatologia. Handbuch der Protoplasmaforschung*, Bd. 2, Wien u. a.: Springer, 1968.
- Drever, J., *Instinct in Man. A Contribution to the Psychology of Education*, Cambridge: Cambridge University Press, 1917.
- Dronamraju, K., *Popularizing Science: The Life and Work of JBS Haldane*, Oxford: Oxford University Press, 2017.
- Dronamraju, K., „George Wells Beadle (1903–1981)“, in: *A Century of Geneticists. Mutation to Medicine*, Boca Raton: CRC Press, 2019, Kapitel 10, 145–155.

- Dufhues, S., *Fotografie konstruierter Sichtbarkeit. Bildpraxis der Mikrofotografie von den ersten Versuchen bis ins 20. Jahrhundert*, Paderborn: Wilhelm Fink, 2020.
- Ede, A., *The Rise and Decline of Colloid Science in North America, 1900–1935: The Neglected Dimension*, Aldershot u. a.: Ashgate, 2007.
- Ehrlich, P., „Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz“, in: *Deutsche medizinische Wochenschrift* 12/4 (1886): 49–52.
- Einstein, A., „Eine neue Bestimmung der Moleküldimensionen“, in: *Annalen der Physik* 324 (1906): 289–306.
- Einstein, A., „The Berlin Years: Correspondence, May–December 1920 and Supplementary Correspondence, 1909–1920“, in: D. Kormos Buchwald / T. Sauer / Z. Rosenkranz / J. Illy / I. Holmes (Hg.), *The Collected Papers of Albert Einstein*, Bd. 10, Princeton: Princeton University Press, 2006.
- Einstein, A., „The Berlin Years: Correspondence, January–December 1921“, in: D. Kormos Buchwald / T. Sauer / Z. Rosenkranz / J. Illy / I. Holmes (Hg.), *The Collected Papers of Albert Einstein*, Bd. 12, Princeton: Princeton University Press, 2009.
- Elek, G., „In 2013 was the 75<sup>th</sup> Anniversary of Ervin Baur’s Death“, in: *Communicationes de Historia Artis Medicinae* 226–229 (2014): 215–226.
- Elliott, S., „Research Problems“, in: *The British Journal for the Philosophy of Science* 72/4 (2021): 1013–1037.
- Emerson, S., Interview by Harriett Lyle, Pasadena, California, March 31, and April 4 and 6, 1979. [https://oralhistories.library.caltech.edu/196/1/Emerson\\_OHO.pdf](https://oralhistories.library.caltech.edu/196/1/Emerson_OHO.pdf). [Zugriff 03.04.2023].
- Errera, J., „Über die Dielektrizitätskonstante kolloider Lösungen“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 31/2 (1922): 59–64.
- Euler, H., *General Chemistry of the Enzymes*, New York: John Wiley and Sons, 1912.
- Everest, A. E., „A Note on Wheldale and Bassett’s Paper On a Supposed Synthesis of Anthocyanin“, in: *Journal of Genetics* 4 (1914): 191–192.
- Everest, A. E. / Hall, A. J., „Anthocyanins and Anthocyanidins. Part IV. Observations on: (a) Anthocyan Colours in Flowers, and (b) the Formation of Anthocyanins in Plants“, in: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 92/644 (1921): 150–162.
- Faasse, P. E., *Experiments in Growth*. Diss. Universiteit van Amsterdam, 1994.
- Fangerau, H., „From Mephistopheles to Isaiah: Jacques Loeb, Technical Biology and War“, in: *Social Studies of Science* 39 (2009): 229–256.
- Fangerau, H., *Spinning the Scientific Web: Jacques Loeb (1859–1924) und sein Programm einer internationalen biomedizinischen Grundlagenforschung*, Berlin: Akademie Verlag, 2010.
- Fear, C. M. / Nierenstein, M., „The Colour Variations of Cyanidin Chloride and 3:5:7:3’:4’:2-Pentahydroxy-Flavylium Chloride as Related to Acidity and Alkalinity“, in: *The Biochemical Journal* 22 (1928): 615–616.
- Feest, U., „Phenomena and Objects of Research in the Cognitive and Behavioral Sciences“, in: *Philosophy of Science* 84 (2017): 1165–1176.
- Ferrer-Roca, C., „Otto Blüh and Ernst Mach’s Legacy: Inheritance and Task“, in: F. Stadler (Hg.), *Ernst Mach – Life, Work, Influence*, Cham: Springer, 2019, Kapitel 48, 681–693.
- Fischer, E., „Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme“, in: *Berichte der deutschen Chemischen Gesellschaft* 27 (1894): 2985–2993.
- Fischer, E., *Organische Synthese und Biologie. Faraday Lecture, gehalten vor der Chemical Society zu London am 18. Oktober 1907*, Berlin u. a.: Springer, 1908.

- Fischer, E., *Neuere Erfolge und Probleme der Chemie*, Berlin u. a.: Springer, 1911.
- Fischer, E., „Die naturwissenschaftlichen Kaiser-Wilhelm-Institute und der Zusammenhang von Chemie und Biologie“, in: *Deutsches Museum. Vorträge und Berichte* 15 (1915): 1–13.
- Fitting, H., „Die Leitung tropischer Reize in paralleotropen Pflanzenteilen“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 64 (1907): 177–252.
- Fleming, D., „Émigré Physicists and the Biological Revolution“, in: D. Fleming / B. Bailyn (Hg.), *The Intellectual Migration. Europe and America, 1930–1960*, Cambridge, MA: Harvard University Press, 1969, 152–189.
- Forbes, A., „Biophysics“, in: *Science* 52/1345 (1920): 331–332.
- Fox Keller, E., „Physics and the Emergence of Molecular Biology: A History of Cognitive and Political Synergy“, in: *Journal of the History of Biology* 23 (1990): 389–409.
- Frank, R., „‘Interdisciplinarity’: The First Half Century“, in: E. G. Stanley / T. F. Hoad (Hg.), *Words: for Robert Burchfield’s Sixty-Fifth Birthday*, Cambridge: D. S. Brewer, 1988, 91–102.
- Freund, L., „Sitzungsberichte der Biologischen Sektion“, in: *Lotos* 72 (1924): 183.
- Freundlich, H., „Kolloidchemie und Biologie“, in: *Die Naturwissenschaften* 12/13 (1924): 233–239.
- Frey-Wyssling, A., „Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände“, in: *Protoplasma* 25 (1936): 261–300.
- Fröschel, P., „Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. II. Mitteilung“, in: *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien* 118 (1909): 1247–1294.
- Fruton, J. S., *Molecules and Life: Historical Essays on the Interplay of Chemistry and Biology*, New York: Wiley Interscience, 1972.
- Fuchs, F. / Waelsch, H., „Rudolph Keller“, in: *Experimental Medicine and Surgery* 13 (1955): 1–8.
- Fulton, J. F., *Physiology*, New York: Paul B. Hoeber, 1931.
- Fürth, R., „Einige Untersuchungen über Brownsche Bewegung an einem Einzelteilchen“, in: *Annalen der Physik* 353/11 (1917): 177–213.
- Fürth, R., „Zur Beweglichkeitsbestimmung aus der Brownschen Bewegung an einem Einzelteilchen, I“, in: *Annalen der Physik* 364/13 (1919): 409–424.
- Fürth, R., „Bericht über neuere Untersuchungen auf dem Gebiete der Brownschen Bewegung“, in: *Jahrbuch der Radioaktivität und Elektronik* 16/4 (1920a): 319–361.
- Fürth, R., *Schwankungserscheinungen in der Physik*, Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1920b.
- Fürth, R., „Über die Anwendung der Theorie der Brownschen Bewegung auf die ungeordnete Bewegung niederer Lebewesen“, in: *Pflüger’s Archiv für die gesamte Physiologie* 184 (1920c): 294–299.
- Fürth, R., „Die Brownsche Bewegung bei Berücksichtigung einer Persistenz der Bewegungsrichtung. Mit Anwendungen auf die Bewegung lebender Infusorien“, in: *Zeitschrift für Physik* 2 (1920d): 244–256.
- Fürth, R., „Über die Anwendung der Fehlerrechnung auf die Untersuchung morphologischer Unregelmäßigkeiten“, in: *Die Naturwissenschaften* 9 (1921): 48–51.
- Fürth, R., „Dielektrizitätskonstanten einiger wässriger Lösungen und ihre Deutung nach der Dipoltheorie von Debye“, in: *Annalen der Physik* 375 (1923): 63–80.
- Fürth, R., „Eine neue Methode zur Bestimmung der Dielektrizitätskonstanten guter Leiter“, in: *Zeitschrift für Physik* 22 (1924): 98–108.
- Fürth, R., „Zur physikalischen Chemie der Farbstoffe. I. Eine neue Methode zur Bestimmung der elektrischen Ladung der Farbstofflösungen“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 37 (1925): 200–204.
- Fürth, R., „Zur physikalischen Chemie der Farbstoffe. IV. Eine neue Methode zur exakten Bestimmung des Dispersitätsgrades der Farbstofflösungen“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 41 (1927): 300–304.

- Fürth, R., „Atomphysik und Elektrobiologie“, in: *Ergebnisse der Physiologie* 27 (1928a): 864–886.
- Fürth, R., „Die physikalischen Grundlagen der Elektrobiologie“, in: *Die Naturwissenschaften* 16/42 (1928b): 777–781.
- Fürth, R., „Die Dielektrizitätskonstante“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929a): 322–328.
- Fürth, R., „Die physikalischen Grundlagen elektrischer Potentiale im Organismus und die direkten Methoden ihrer Messung (Elektrometrie)“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929b): 235–245.
- Fürth, R., „Versuch einer quantentheoretischen Berechnung der Massen von Proton und Elektron“, in: *Physikalische Zeitschrift* 30/23 (1929c): 895–898.
- Fürth, R., „Physik in der Zelle I“, in: *Physikalische Zeitschrift* 30/24 (1929d): 951–958.
- Fürth, R., „Methoden zur Bestimmung der elektrischen Struktur kolloider Stoffe, insbesondere der Biokolloide“, in: E. Abderhalden (Hg.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Berlin: Urban & Schwarzenberg, 1929e, Abt. III, 775–857.
- Fürth, R., „Neue Resultate über Dielektrizitätskonstanten von Elektrolytlösungen“, in: *Physikalische Zeitschrift* 32 (1931): 184–187.
- Fürth, R., „Untersuchungen über Diffusion in Flüssigkeiten. I. Vorbemerkung“, in: *Zeitschrift für Physik* 79/5–6 (1932): 275–279.
- Fürth, R., *Einführung in die theoretische Physik*, Wien: Springer, 1936.
- Fürth, R., „Fundamental Lengths in Physics and Biology“, in: *Experimental Medicine and Surgery* 13 (1955): 17–21.
- Fürth, R., „Reminiscences of Philipp Frank at Prague“, in: R. S. Cohen / M. W. Wartofsky (Hg.), *In Honour of Philipp Frank*, New York: Humanities Press, 1965, xiii–xvi.
- Fürth, R., „Personal Reminiscences“, in: M. Goldsmith / A. Mackay / J. Wudhuysen (Hg.), *Einstein. The First Hundred Years*, Oxford: Pergamon Press, 1980, 19–21.
- Fürth, R. / Blüh, O., „Die Dielektrizitätskonstante des  $V_2O_5$ -Sols“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 34/5 (1924a): 259–262.
- Fürth, R. / Blüh, O., „Untersuchung einiger physikalischer Eigenschaften des alkoholhaltigen Serums“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 34/3 (1924b): 129–135.
- Fürth, R. / Keller, R., „Dielektrizitätskonstante des alkoholhaltigen Serums“, in: *Biochemische Zeitschrift* 141/1–3 (1923): 187–192.
- Fürth, R. / Ullmann, E., „Zur physikalischen Chemie der Farbstoffe. V. Untersuchungen über den Dispersitätsgrad von Farbstofflösungen“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 41/4 (1927): 304–310.
- Fürth, R. / Zuber, R., „Untersuchung über Diffusion in Flüssigkeiten. VI: Die Neukonstruktion eines Mikrodiffusionsapparates zur Diffusionsmessung an ungefärbten und gefärbten Flüssigkeiten“, in: *Zeitschrift für Physik* 91/9–10 (1934): 609–616.
- Galston, A. W. / Sharkey, T. D., „Frits Warmolt Went. May 18, 1903 – May 1, 1990“, in: *Biographical Memoirs*, Washington, D. C.: National Academy Press, 1998, Bd. 74, 348–263.
- Garson, J., „Mechanisms, Phenomena, and Functions“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 8, 104–115.
- Geissman, T. A. / Hinreiner, E., „Theories of the Biogenesis of Flavonoid Compounds. Part II“, in: *Botanical Review* 18/3 (1952): 165–244.
- Gerson, E. M., „Integration of Specialties: an Institutional and Organizational View“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 515–524.
- Gicklhorn, J., „Über den Einfluß photodynamisch wirksamer Farbstofflösungen auf pflanzliche Zellen und Gewebe“, in: *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 123 (1914): 1221–1276.



- Gicklhorn, J., „Die Dielektrizitätskonstante (DEK) in der Physiologie. Eine Skizze zum gegenwärtigen Stand“, in: *Protoplasma* 1/1 (1926): 124–142.
- Gicklhorn, J., „Mikrochemie und Mikrophysik. Ihre biologische Auswertung in Gegenwart und Zukunft“, in: *Protoplasma* 2 (1927): 89–125.
- Gicklhorn, J., „Die Beziehungen der Dielektrizitätskonstante zur Physiologie“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 328–332.
- Gicklhorn, J., „Elektive Vitalfärbungen im Dienste der Anatomie und Physiologie der Exkretionsorgane von Wirbellosen (Cladoceren als Beispiel)“, in: *Protoplasma* 13 (1931a): 701–724.
- Gicklhorn, J., „Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden“, in: *Ergebnisse der Biologie* 7 (1931b): 549–685.
- Gicklhorn, J., „Mikrophysik und Mikrochemie in der Biologie und Medizin“, in: *Mikrochemie* 11 (1932): 369–428.
- Gicklhorn, J., „Über aktive Chloroplasten-Kontraktion bei Spirogyra und den Aggregatzustand der Spiralbänder“, in: *Protoplasma*, 17 (1933a): 571–592.
- Gicklhorn, J., „Untersuchungen mit Lösungen verschiedener Dielektrizitätskonstanten und Versuch einer Analyse der physiologischen Wirkung“, in: *Protoplasma* 18 (1933b): 54–73.
- Gicklhorn, J., „Über eine einfache Mikromethode zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes von Flüssigkeiten und festen Körpern“, in: *Mikrochemie* 22 (1937): 1–14.
- Gicklhorn, J. / Fürth, R. / Blüh, O., „Adsorptions- und Diffusionserscheinungen im elektrischen Feld“, in: *Zeitschrift für physikalische Chemie* 123 (1926): 344–362.
- Gicklhorn, J. / Keller, R., „Über elektive Vitalfärbungen“, in: *Biochemische Zeitschrift* 153 (1924): 2–13.
- Gicklhorn, J. / Keller, R., „Funktionelle Differenzierung der Schalendrüse von *Daphnia magna* Müller mit Hilfe elektiver Vitalfärbung“, in: *Zoologischer Anzeiger* 62 (1925a): 257–266.
- Gicklhorn, J. / Keller, R., „Über elektive Vitalfärbungen zweier Drüsen von *Daphnia magna* Müller“, in: *Biologisches Zentralblatt* 45 (1925b): 154–169.
- Gicklhorn, J. / Keller, R., „Neue Methoden der elektiven Vitalfärbung zwecks organspezifischer Differenzierung bei Wirbellosen. Über den Bau, die Innervierung und Funktion der Riechstäbe von *Daphnia magna* M.“, in: *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 127 (1926a): 244–296.
- Gicklhorn, J. / Keller, R., „Organspezifische Differenzierung des Tierkörpers durch elektive Vitalfärbungen. Ein Beitrag zum Spezifitätsproblem in der Biologie“, in: *Biologia generalis* 2/5 (1926b): 537–564.
- Gicklhorn, J. / Umrath, K., „Messung elektrischer Potentiale pflanzlicher Gewebe und einzelner Zellen“, in: *Protoplasma* 4 (1928): 228–258.
- Glaser, O., „Memorials: Selig Hecht, 1892–1947“, in: *Biological Bulletin* 99 (1950): 14–18.
- Glennan, S. / Illari, P., „Introduction: Mechanisms and Mechanical Philosophies“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 1, 1–9.
- Glennan, S. S., „Mechanisms and the Nature of Causation“, in: *Erkenntnis* 44 (1996): 49–71.
- Gordin, M. D., *Einstein in Bohemia*, Princeton: Princeton University Press, 2020.
- Gortner, R. A., *Outlines of Biochemistry. The Organic Chemistry and the Physicochemical Reactions of Biologically Important Compounds and Systems*, London: John Wiley and Sons, 1929.
- Graham, C. H., „Selig Hecht: 1892–1947“, in: *The American Journal of Psychology* 61 (1948): 126–128.
- Graßhoff, G. / May, M., „Methodische Analyse wissenschaftlichen Entdeckens“, in: *Kognitionswissenschaft* 5 (1995): 51–67.
- Gratzer, W. B., „Biophysics – Whence, Whither, Wherefore – or Hold that Hyphen“, in: *BMC Biology* 9 (2011): 1–3.

- Green, S. / Andersen, H., „Systems Science and the Art of Interdisciplinary Integration“, in: *Systems Research and Behavioral Science* 36/5 (2019): 727–743.
- Gregory, R. A., „The Promotion of Research“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 259–261.
- Gregory, R. P. / de Winton, D. / Bateson, W., „Genetics of *Primula sinensis*“, in: *Journal of Genetics* 13/2 (1923): 219–253.
- Griesemer, J., „Integration of Approaches in David Wake’s Model Taxon Research Platform for Evolutionary Morphology“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 525–536.
- Grote, M. / Onaga, L. / Creager, A. N. H. / de Chadarevian, S. / Liu, D. / Surita, G. / Tracy, S. E., „The Molecular Vista: Current Perspectives on Molecules and Life in the Twentieth Century“, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 43 (2021), 16.
- Grüne-Yanoff, T., „Interdisciplinary Success without Integration“, in: *European Journal for Philosophy of Science* 6 (2016): 343–360.
- Haagen Smit, A. J. / Went, F. W., „A Physiological Analysis of the Growth Substance“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 38/8 (1935): 852–857.
- Haagen-Smit, Z., Interview with Zus Haagen-Smit by Shirley K. Cohen. Pasadena, California, March 16 and 20, 2000. Oral History Project, California Institute of Technology Archives. [https://oralhistories.library.caltech.edu/42/1/OH\\_Haagen-Smit\\_Z.pdf](https://oralhistories.library.caltech.edu/42/1/OH_Haagen-Smit_Z.pdf). [Zugriff 04.05.2023].
- Haas, A., *Das Naturbild der neuen Physik*, Berlin: Walter de Gruyter & Co., 1924.
- Haas, A. E., *Einführung in die theoretische Physik mit besonderer Berücksichtigung ihrer modernen Probleme*, Bd. 1, Leipzig: Veit & Comp., 1919.
- Haber, F., „Das Zeitalter der Chemie, seine Aufgaben und Leistungen. Vortrag, gehalten in der Akademie der Wissenschaften, Berlin am 10. Dezember 1921“, in: *Fünf Vorträge aus den Jahren 1920–1923*, Berlin: Springer, 1924, 42–65.
- Haberlandt, G., „Wundhormone als Erreger von Zellteilungen“, in: *Beiträge zur Allgemeinen Botanik* 2 (1921a): 1–53.
- Haberlandt, G., „Zur Physiologie der Zellteilung. 6. Mitteilung. Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone“, in: *Sitzungsberichte der Preussischen Akademie der Wissenschaften* 1–2 (1921b): 221–234.
- Hafner, E. A., „Biologie und Dielektrizitätskonstante“, in: *Ergebnisse der Physiologie* 24 (1925): 566–587.
- Haldane, J. B. S., „The Biochemistry of the Individual“, in: J. Needham / D. E. Green (Hg.), *Perspectives in Biochemistry: Thirty-one Essays Presented to Sir Frederick Gowland Hopkins by Past and Present Members of his Laboratory*, Cambridge: Cambridge University Press, 1937, 1–10.
- Haldane, J. B. S., *New Paths in Genetics*, London: George Allen & Unwin, 1942.
- Haldane, J. B. S., *The Biochemistry of Genetics*, London: George Allen & Unwin, 1954.
- Haldane, J. B. S., „An Autobiography in Brief“, in: *Perspectives in Biology and Medicine* 9/4 (1966): 476–481.
- Haldane, J. S., „The New Physiology“, in: *Science* 44/1140 (1916): 619–631.
- Hale, G. E., „Cooperation in Research“, in: *Science* 51/1311 (1920a): 149–155.
- Hale, G. E., „The Possibilities of Coöperation in Research“, in: R. M. Yerkes (Hg.), *The New World of Science: Its Development during the War*, New York: The Century Company, 1920b, Bd. 22, 393–404.
- Halík, L., „Vitalfärbungen an Wassermilben (Hydracarina)“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 342–352.
- Halina, M., „Mechanistic Explanation and its Limits“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 16, 213–224.

- Hall, A. D., „Annual Reports on the Progress of Chemistry: Agricultural Chemistry and Vegetable Physiology“, in: *Annual Reports on the Progress of Chemistry* 7 (1910): 208–224.
- Handovsky, H., „Allgemeine Chemie der Eiweißkörper und ihre Bedeutung für die Biologie“, in: *Klinische Wochenschrift* 2 (1923): 267–269.
- Handovsky, H., *Grundbegriffe der Kolloidchemie und ihrer Anwendung in Biologie und Medizin*, Berlin, Heidelberg: Springer, 21927.
- Harborne, J. B., „Anthocyanins and their Sugar Components“, in: L. Zechmeister (Hg.), *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, Wien: Springer, 1962, Bd. 20, 165–199.
- Hardin, W. L., „The Nature of the Chemical Atom“, in: *Science* 44/1141 (1916): 655–664.
- Hardwig, J., „Epistemic Dependence“, in: *Journal of Philosophy* 82/7 (1985): 335–349.
- Hardy, W. B., „Conclusion to the Discussion on Colloid Science Applied to Biology“, in: *Transactions of the Faraday Society* 26 (1930): 864–865.
- Hardy, W. B., „The Mechanism of Gelation in Reversible Colloidal Systems“, in: *Journal of Physical Chemistry* 4 (1900): 254–273.
- Härtl, O., „Pekarek Josef, Zellphysiologe“, in: *Österreichisches Biographisches Lexikon und biographische Dokumentation*, Wien: Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 1978, Bd. 7, 397.
- Härtl, O. / Heran, H., „Zum Gedenken. Karl Umrath, 26. März 1899–26. November 1985“, in: *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins der Steiermark* 116 (1986): 5–12.
- Hartridge, H. / Parsons, J., „Selig Hecht“, in: *British Journal of Ophthalmology* 32 (1948): 62–63.
- Harwood, J., *Styles of Scientific Thought: The German Genetics Community 1900–1933*, Chicago u. a.: University of Chicago Press, 1993.
- Havinga, E., „Levensbericht van Fritz Kögl“, in: *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Jaarboek* (1959/1960): 311–316.
- Haynes, D., „A Criticism of Beutner's Theory of the Electromotive Force of Diphasic Liquid Systems and their Relation to Bio-electrical Phenomena“, in: *Annals of Botany* 37/145 (1923): 95–103.
- Heath, H. F. / Hetherington, A. L., *Industrial Research and Development in the United Kingdom*, London: Faber and Faber, 1946.
- Hecht, S., „Adaptation in the Photosensitivity of *Ciona intestinalis*“, in: *Science* 48/1234 (1918a): 198–201.
- Hecht, S., „The Photic Sensitivity of *Ciona intestinalis*“, in: *The Journal of General Physiology* 1/2 (1918b): 147–166.
- Hecht, S., „The Physiology of *Ascidia atra* Lesueur“, in: *Journal of Experimental Zoology* 25 (1918c): 261–299.
- Hecht, S., „Sensory Equilibrium and Dark Adaptation in *Mya arenaria*“, in: *The Journal of General Physiology* 1/5 (1919a): 545–558.
- Hecht, S., „The Nature of the Latent Period in the Photic Response of *Mya arenaria*“, in: *The Journal of General Physiology* 1/6 (1919b): 657–666.
- Hecht, S., „The Effect of Temperature on the Latent Period in the Photic Response of *Mya arenaria*“, in: *The Journal of General Physiology* 1/6 (1919c): 667–685.
- Hecht, S., „The Photochemical Nature of the Photosensory Process“, in: *The Journal of General Physiology* 2/3 (1920a): 229–246.
- Hecht, S., „Human Retinal Adaptation“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 6/3 (1920b): 112–115.
- Hecht, S., „Intensity and the Process of Photoreception“, in: *The Journal of General Physiology* 2/4 (1920c): 337–347.

- Hecht, S., „The Dark Adaptation of the Human Eye“, in: *The Journal of General Physiology* 2/5 (1920d): 499–517.
- Hecht, S., „Photochemistry of Visual Purple“, in: *The Journal of General Physiology* 3/1 (1920e): 1–13.
- Hecht, S., „Photochemistry of Visual Purple II“, in: *The Journal of General Physiology* 3/3 (1921a): 285–290.
- Hecht, S., „The Photochemistry of the Sensitivity of Animals to Light“, in: *Science* 53/1372 (1921b): 347–352.
- Hecht, S., „The Nature of Foveal Dark Adaptation“, in: *The Journal of General Physiology* 4/2 (1921c): 113–139.
- Hecht, S., „Colloids and Crystalloids“, in: *The New Republic – Fall Literary Supplement* 32/408 (1922): 6–7.
- Hecht, S., „The Visual Discrimination of Intensity and the Weber-Fechner Law“, in: *The Journal of General Physiology* 7/2 (1924): 235–267.
- Hecht, S., „Zur Photochemie des Sehens“, in: *Die Naturwissenschaften* 13/4 (1925): 66–72.
- Hecht, S., „The Effect of Exposure Period and Temperature on the Photosensory Process in Ciona“, in: *The Journal of General Physiology* 8/3 (1926): 291–301.
- Hecht, S., „The Kinetics of Dark Adaptation“, in: *The Journal of General Physiology* 10/5 (1927a): 781–809.
- Hecht, S., „A Quantitative Basis for the Relation between Visual Acuity and Illumination“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 13 (1927b): 569–574.
- Hecht, S., „On the Binocular Fusion of Colors and its Relation to Theories of Color Vision“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 14/3 (1928): 237–241.
- Hecht, S., „Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes“, in: *Ergebnisse der Physiologie* 32/1 (1931): 243–390.
- Hecht, S., „A Quantitative Formulation of Color-Vision“, in: *Physical and Optical Societies Report of a Joint Discussion on Vision*, Cambridge: Cambridge University Press, 1932, 126–160.
- Hecht, S., „Vision II: The Nature of the Photoreceptor Process“, in: C. Murchinson (Hg.), *A Handbook of General Experimental Psychology*, Worcester: Clark University Press, 1934, 704–828.
- Hecht, S., „The Uncertainty Principle and Human Behavior“, in: *Harper's Monthly Magazine* 177/1 (1935): 237–249.
- Hecht, S., „Rods, Cones, and the Chemical Basis of Vision“, in: *Physiological Reviews* 17 (1937a): 239–290.
- Hecht, S., „The Instantaneous Visual Threshold after Light Adaptation“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 23 (1937b): 227–233.
- Hecht, S., *La Base Chimique et Structurale de la Vision*, Paris: Hermann et Cie., 1938a.
- Hecht, S., „The Nature of the Visual Process“, in: *Bulletin of the New York Academy of Medicine* 14 (1938b): 21–45.
- Hecht, S., „The Photochemical Basis of Vision“, in: *Journal of Applied Physics* 9 (1938c): 156–164.
- Hecht, S., „The Quantum Relations of Vision“, in: *Journal of the Optical Society of America* 32/1 (1942a): 42–49.
- Hecht, S., „Seeing in a Blackout“, in: *Harper's Monthly Magazine* 184/1106 (1942b): 160–164.
- Hecht, S. / Chase, A. M. / Shlaer, S., „The Diffusion Coefficient and Molecular Size of Visual Purple“, in: *Science* 85/2215 (1937): 567–568.
- Hecht, S. / Shlaer, S., „Intermittent Stimulation by Light. V. The Relation between Intensity and Critical Frequency for Different Parts of the Spectrum“, in: *The Journal of General Physiology* 19/6 (1936): 965–977.

- Hecht, S. / Schlaer, S. / Verrijp, C. D., „Intermittent Stimulation by Light. II. The Measurement of Critical Fusion Frequency for the Human Eye“, in: *The Journal of General Physiology* 17/2 (1933): 237–249.
- Hecht, S. / Wald, G., „The Visual Acuity and Intensity Discrimination of *Drosophila*“, in: *The Journal of General Physiology* 17/4 (1934): 517–547.
- Hecht, S. / Williams, R. E., „The Visibility of Monochromatic Radiation and the Absorption Spectrum of Visual Purple“, in: *The Journal of General Physiology* 5/1 (1922): 1–33.
- Hecht, S. / Wolf, E., „The Visual Acuity of the Honey Bee“ in: *The Journal of General Physiology* 12/6 (1929): 727–760.
- Hecht, S. / Wolf, E., „Intermittent Stimulation by Light. I. The Validity of Talbot’s Law for *Mya*“, in: *The Journal of General Physiology* 15/4 (1932): 369–389.
- Heilbron, J. L., *Physics. A Short History from Quintessence to Quarks*, Oxford: Oxford University Press, 2015.
- Henderson, L. J., „Mechanism, from the Standpoint of Physical Science“, in: *The Philosophical Review* 27/6 (1918): 571–576.
- Henri, V. / des Bancel, J. L., „Photochimie de la Rétine“, in: *Journal de physiologie et de pathologie générale* 13/6 (1911): 841–856.
- Hesse, R., „Biologie. Biologische Wissenschaften“, in: E. Korschelt / G. Linck / F. Oltmanns / K. Schaum / H. T. Simon / M. Verworn / E. Teichmann (Hg.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften: Abbau – Black*, Jena: Gustav Fischer, 1912, Bd. 1, 1139–1147.
- Hesse, R., „Biologie. Biologische Wissenschaften“, in: R. Dittler / G. Joos / E. Korschelt / G. Link / F. Oltmanns / K. Schaum (Hg.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften: Abbau – Blut*, Jena: Gustav Fischer, 1931, Bd. 1, 988–995.
- Heyn, A. N. J., „Der Mechanismus der Zellstreckung“, in: *Recueil des travaux botaniques néerlandais* 28 (1931): 113–244.
- Heyn, A. N. J., „Further Investigations on the Mechanism of Cell Elongation and the Properties of the Cell Wall in Connection with Elongation. I. The Load Extension Relationship“, in: *Protoplasma* 19 (1933): 78–97.
- Heyn, A. N. J., „Weitere Untersuchungen über den Mechanismus der Zellstreckung und die Eigenschaften der Zellmembran. II. Das Röntgendiagramm von jungen wachsenden Zellwänden und parenchymatischen Geweben“, in: *Protoplasma* 21 (1934): 299–305.
- Heyn, A. N. J., „The Microcrystalline Structure of Cellulose in Cell Walls of Cotton, Ramie, and Jute Fibers as Revealed by Negative Staining of Sections“, in: *The Journal of Cell Biology* 29 (1966): 181–197.
- Hill, A. V., „The Present Tendencies and Methods of Physiological Teaching and Research“, in: *Science* 61/1577 (1925): 295–305.
- Hirota, N., *A History of Modern Chemistry*, Kyoto: Kyoto University Press / Melbourne: Trans Pacific Press, 2016.
- Hirsch, G. C., *Index Biologorum. Investigatores, Laboratoria, Periodica*, Berlin: Springer, 1928.
- Hirth, G., *Der elektrochemische Betrieb der Organismen, die Salzlösung als Elektrogenet und der elektrolytische Kreislauf mit dem Gehirn als Zentrale*, München: Verlag der Jugend, 1910.
- Höber, R., „Das Lebendige als Objekt naturwissenschaftlicher Forschung: Rede beim Antritt des Rektorats der Christian-Albrecht-Universität“, in: *Kieler Universitätsreden*, Kiel: Lipsius & Tischer, 1930, Bd. 9, 3–19.
- Hodes, E., „Interview with Joseph B. Koepfli“, California Institute of Technology Oral History Project. California Institute of Technology. [https://oralhistories.library.caltech.edu/286/1/Koepfli%2C%20OHO\\_Final.pdf](https://oralhistories.library.caltech.edu/286/1/Koepfli%2C%20OHO_Final.pdf). [Zugriff 10.07.2023].

- Hoffmann, D., *Peter Debye (1884–1966). Ein Dossier*, Berlin: Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte Berlin, 2006.
- Hofmann, K. A., *Lehrbuch der Anorganischen Chemie*, Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1924.
- Holbrook, J. B., „What is Interdisciplinary Communication? Reflections on the Very Idea of Disciplinary Integration“, in: *Synthese* 190 (2013): 1865–1879.
- Holmes, F. L., „The Physical Sciences in the Life Sciences“, in: M. J. Nye (Hg.), *The Modern Physical and Mathematical Sciences*, Cambridge: Cambridge University Press, 2002, 217–236.
- Hopkins, F. G., „On the Relation between Chemical Constitution and Physiological Action“, in: W. Hale-White (Hg.), *Text-Book of Pharmacology and Therapeutics*, Edinburgh u. a.: Young J. Pentland, 1901, 1–39.
- Hopkins, F. G., „Biochemistry: Its Present Position and Outlook“, in: *The Lancet* 203/5260 (1924): 1247–1252.
- Hopkins, F. G., „Address of the President at the Anniversary Meeting“, in: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 109/764 (1931): 404–424.
- Hopkins, F. G., „The Presidential Address: Some Chemical Aspects of Life“, in: *British Association for the Advancement of Science. Report of the Annual Meeting* 103 (1933): 1–24.
- Hoppe-Seyler, F., „Vorwort“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 1 (1877): 1–3.
- Höxtermann, E., „Die Anatomie der Pflanzen ‚im Dienste des Lebens‘: Gottlieb Haberlands Versuche ‚Zur Physiologie der Zellteilung‘ (1913–1921) und die Entdeckung der Pflanzenhormone“, in: *Medizinhistorisches Journal* 29/1 (1994a): 59–81.
- Höxtermann, E., „Zur Geschichte des Hormonbegriffes in der Botanik und zur Entdeckungsgeschichte der ‚Wuchsstoffe‘“, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 16 (1994b): 311–337.
- Ioannidis, S. / Psillos, S., „Mechanisms, Counterfactuals, and Laws“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 11, 144–156.
- Ivanitskii, G. R., „X-men: Humans with an Unusual Interaction between Receptor Systems who Construct a World of New Images within Themselves (on the 140th Anniversary of the Birth of Academician P P Lazarev)“, in: *Physics – Uspekhi* 62/7 (2019): 711–734.
- James, A. / Joas, C. „Subsequent and Subsidiary? Rethinking the Role of Applications in Establishing Quantum Mechanics“, in: *Historical Studies in the Natural Sciences* 45/5 (2015): 641–4702.
- James, J. / Steinhäuser, T. / Hoffmann, D. / Friedrich, B., *One Hundred Years at the Intersection of Chemistry and Physics: The Fritz Haber Institute of the Max Planck Society 1911–2011*, Berlin: de Gruyter, 2011.
- James, L. K., *Nobel Laureates in Chemistry, 1901–1992. History of Modern Chemical Sciences*, Salem: American Chemical Society and the Chemical Heritage Foundation, 1993.
- Jardine, N., „Uses and Abuses of Anachronism in the History of the Sciences“, in: *History of Science* 38 (2000): 251–270.
- Johnson, A., „Historiography of Physiology“, in: M. Dietrich / M. Borrello / O. Harman (Hg.), *Handbook of the Historiography of Biology*, Cham: Springer, 2019, Kapitel 21, 461–498.
- Jordan, P., *Die Physik und das Geheimnis des organischen Lebens*, Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1943.
- Kaiser, M., „The Components and Boundaries of Mechanisms“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, New York: Routledge, 2018, Kapitel 9, 116–130.

- Kaiser, M. I. / Kronfeldner, M. / Meunier, R., „Problems and Prospects of Interdisciplinary Philosophy of Science: A Report from the Workbench“, in: *Journal of General Philosophy* 45 (2014): 59–70.
- Kalf, J. / Robinson, R., „XXVIII. Synthesis of Myricetin and of a Galangin Monomethyl Ether Occurring in Galanga Root“, in: *Journal of the Chemical Society* 127 (1925): 181–184.
- Karlson, P., „Die Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte 1920–1960“, in: H. Querner / H. Schipperges (Hg.), *Wege der Naturforschung 1822–1972 im Spiegel der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte*, Berlin u. a.: Springer, 1972, 39–67.
- Karlson, P., *Adolf Butenandt. Biochemiker, Hormonforscher, Wissenschaftspolitiker*, Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, 1990.
- Karrer, P., „Carotenoids, Flavins and Vitamin A and B<sub>2</sub>. Nobel Lecture, December 11, 1937“, in: *Nobel Lectures, Chemistry 1922–1941*, Amsterdam: Elsevier, 1966, 433–448.
- Karrer, P. / Morf, R. / Schöpp, K., „Zur Kenntnis des Vitamins-A aus Fischtranen II“, in: *Helvetica Chimica Acta* 14/6 (1931): 1431–1436.
- Karrer, P. / Widmer, R., „Untersuchungen über Pflanzenfarbstoffe I. Über die Konstitution einiger Anthocyanidine“, in: *Helvetica Chimica Acta* 10/1 (1927): 5–33.
- Kästner, L., „Learning about Constitutive Relations“, in: U. Mäki / I. Votsis / S. Rupy / G. Schurz (Hg.), *Recent Developments in the Philosophy of Science: EPSA 13 Helsinki, European Studies in Philosophy of Science*, Cham u. a.: Springer 2015, 155–167.
- Kästner, L., *Philosophy of Cognitive Neuroscience. Causal Explanations, Mechanisms, and Experimental Manipulations*, Berlin: de Gruyter, 2017.
- Kästner, L. / Haueis, P., „Discovering Patterns: On the Norms of Mechanistic Inquiry“, in: *Erkenntnis* 86 (2021): 1635–1660.
- Katzir, S., „Introduction: Physics, Technology, and Technics during the Interwar Period“, in: *Science in Context* 31/3 (2018): 251–261.
- Kauffman, S. A., „Articulation of Parts Explanation in Biology and the Rational Search for them“, in: R. C. Buck / R. S. Cohen (Hg.), *PSA 1970*, Dordrecht: D. Reidel, 1971, 257–272.
- Kay, L. E., *Molecules, Cells, and Life. An Annotated Bibliography of Manuscript Sources on Physiology, Biochemistry, and Biophysics 1900–1960, in the Library of the American Philosophical Society*, Philadelphia: American Philosophical Society, 1989a.
- Kay, L. E., „Selling Pure Science in Wartime: The Biochemical Genetics of G. W. Beadle“, in: *Journal of the History of Biology* 22/1 (1989b): 73–101.
- Kay, L. E., *The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology*, Oxford u. a.: Oxford University Press 1993.
- Keller, R., *Die Elektrizität in der Zelle*, Wien: Wilhelm Braumüller, 1918.
- Keller, R., „Die elektrische Charakteristik der Farbstoffkolloide“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 25/2 (1919): 60–62.
- Keller, R., „Die Bestimmung der Kolloidladung“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 27/5 (1920): 255–257.
- Keller, R., „Die Elektropolarität histologischer Farbstoffe“, in: *Archiv für Mikroskopische Anatomie* 95 (1921a): 61–64.
- Keller, R., „Dielektrizitätskonstanten biochemischer Stoffe“, in: *Biochemische Zeitschrift* 115/3 (1921b): 134–158.
- Keller, R., „Dielektrizitätskonstanten kolloider Lösungen“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 29 (1921c): 193–196.
- Keller, R., „Elektroanalytische Untersuchungen“, in: *Archiv für Mikroskopische Anatomie* 95 (1921d): 117–133.
- Keller, R., „Elektrohistologische Färbungsreaktionen“, in: T. Péterfi (Hg.), *Methodik der wissenschaftlichen Biologie*, Berlin: Springer, 1928, Bd. 1, 488–494.

- Keller, R., „Elektrostatik als Arbeitsgebiet“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7 (1929a): 219–234.
- Keller, R., „Über Mikro-Elektroanalyse“, in: *Die Naturwissenschaften* 17/6 (1929b): 100–102.
- Keller, R., „Der elektrische Faktor des Wassertransports im Lichte der Vitalfärbung“, in: *Ergebnisse der Physiologie* 30 (1930): 294–307.
- Keller, R., „Zur Einführung“, in: *Protoplasma*. Sonderheft. Arbeiten der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft im Zoologischen Institut der Deutschen Universität Prag 13/1 (1931): 421–425.
- Keller, R., *Die Elektrizität in der Zelle*, Mährisch-Ostrau: Julius Kittels Nachfolger, <sup>3</sup>1932.
- Keller, R., „Coulomb-Forces in Microscopic Cells“, in: *Synthese* 4/12 (1939): 41–43.
- Keller, R., *New Aspects of Cheap Food*, London: Research Books Limited, 1943.
- Keller, R. / Gickhorn, J., „Methoden der Bioelektrostatik, in: E. Abderhalden (Hg.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. V, Methoden zum Studium der Funktionen der einzelnen Organe des tierischen Organismus*, Berlin u. a.: Urban & Schwarzenberg, 1928, Bd. 2, 1189–1280.
- Keller, R. / Singer, E., „The Role of the Electrical Potential of Cells and Tissue Fluids in Normal and Pathologic Metabolism“, in: *The American Journal of Surgery* 43/1 (1939): 170–198.
- Kellogg, V., „National Research Fellowships in the Biological Sciences“, in: *Science* 57/1474 (1923): 373–375.
- Kevles, D.J. / Geison, G. L., „The Experimental Life Sciences in the Twentieth Century“, in: *Osiris* 10 (1995): 97–121.
- Khouvine, Y., „The New French Institute of Physico-Chemical Biology“, in: *Journal of Chemical Education* 7/5 (1930): 1051–1057.
- Kimball, A. L., *A College Text-Book of Physics*, New York: Henry Holt, <sup>3</sup>1917.
- Kimmelman, B. A., „Organisms and Interests in Scientific Research: R. A. Emerson's Claims for the Unique Contributions of Agricultural Genetics“, in: A. E. Clarke / J. H. Fujimura (Hg.), *The Right Tools for the Job: At Work in Twentieth-Century Life Sciences*, Princeton: Princeton University Press, 1992, Kapitel 7, 198–232.
- Kinoshita, T., „Über den Einfluss mehrerer aufeinanderfolgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 134/9–10 (1910): 501–530.
- Kinoshita, T., „Über den Einfluss mehrerer aufeinanderfolgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen. II. Mitteilung“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 140/5 (1911a): 167–197.
- Kinoshita, T., „Über den Einfluss mehrerer aufeinanderfolgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen. III. Mitteilung“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 140/5 (1911b): 198–208.
- Kisch, B., „Rudolph Keller – 85 Jahre“, in: *Aufbau* 26/19 (1960): 17.
- Koepfli, J. B. / Thimann, K. V. / Went, F. W., „Phytohormones: Structure and Physiological Activity, I“, in: *Journal of Biological Chemistry* 122 (1938): 763–780.
- Kögl, F., „Wege und Ziele der Erforschung von Naturstoffen. Antrittsrede“, in: *Jaarboek der Rijks-Universiteit te Utrecht 1930–1931*, Utrecht: J. van Druten, 1931, 73–91.
- Kögl, F., „Ueber die Chemie des Auxins, eines pflanzlichen Wuchsstoffs“, in: *Chemisch Weekblad* 29/1495 (1932): 317–318.
- Kögl, F., „Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen und Tierreich“, in: *Die Naturwissenschaften* 21/2 (1933a): 17–21.
- Kögl, F., „On Plant Growth Hormones (Auxin a and Auxin b)“, in: *British Association for the Advancement of Science. Report of the Annual Meeting 1933 in Leicester, September 6–13 (1933b)*: 600–609.



- Kögl, F., „Über Auxine“, in: *Angewandte Chemie* 46/28 (1933c): 469–484.
- Kögl, F., „Untersuchungen über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Die Naturwissenschaften* 23/50 (1935): 839–843.
- Kögl, F., „Über pflanzliche Wuchshormone“, in: *Svensk Kemisk Tidskrift* 48 (1936): 145–155.
- Kögl, F., „Wirkstoffprinzip und Pflanzenwachstum“, in: *Die Naturwissenschaften* 25/29 (1937): 465–470.
- Kögl, F. / Erxleben, H., „Über die Konstitution der Auxine a und b. 10. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 227 (1934): 51–73.
- Kögl, F. / Erxleben, H. / Haagen-Smit, A. J., „Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Zur Chemie des kristallisierten Auxins. 5. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 216 (1933): 31–44.
- Kögl, F. / Haagen-Smit, A. J., „Über die Chemie des Wuchsstoffs“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 34 (1931): 1411–1416.
- Kögl, F. / Haagen-Smit, A. J. / Erxleben, H., „Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Reindarstellung des Auxins aus menschlichem Harn. 4. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 214 (1933): 241–261.
- Kögl, F. / Haagen-Smit, A. J. / Erxleben, H., „Über ein neues Auxin („Hetero-auxin“) aus Harn. 11. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 228 (1934a): 90–103.
- Kögl, F. / Haagen-Smit, A. J. / Erxleben, H., „Über den Einfluß der Auxine auf das Wurzelwachstum und über die chemische Natur des Auxins der Graskoleoptilen. 12. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 228 (1934b): 104–112.
- Kögl, F. / Haagen-Smit, A. J. / Tönnis, B., „Über das Vorkommen von Auxinen und Wuchsstoffen der „Bios“-Gruppe in Carcinomen“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 220 (1933c): 162–172.
- Kögl, F. / Kostermans, D. G. F. R., „Über die Konstitutions-Spezifität des Hetero-auxins. 16. Mitteilung über pflanzliche Wuchsstoffe“, in: *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* 235 (1935): 201–216.
- Kohler, R. E., „Walter Fletcher, F. G. Hopkins, and the Dunn Institute of Biochemistry: A Case Study in the Patronage of Science“, in: *Isis* 69/3 (1978a): 330–355.
- Kohler, R. E., „A Policy for the Advancement of Science: The Rockefeller Foundation, 1924–29“, in: *Minerva* 16/4 (1978b): 480–515.
- Kohler, R. E., *From Medical Chemistry to Biochemistry. The Making of a Biomedical Discipline*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1982.
- Kohler, R. E., *Partners in Science. Foundations and Natural Scientists 1900–1945*, Chicago u. a.: The University of Chicago Press, 1991.
- Kohlrausch, A., „Tagesehen, Dämmersehen, Adaptation“, in: A. Bethe / G. v. Bergmann / G. Emden / A. Ellinger (Hg.), *Receptionsorgane II. Photoreceptoren, zweiter Teil, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, 12. Mit Berücksichtigung der experimentellen Pharmakologie, Berlin: Springer, 1931, 1499–1594.
- Kohlrausch, F., *Lehrbuch der Praktischen Physik*, Leipzig: B. G. Teubner, 1914.
- König, A. / Köttgen, E., „Ueber den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen“, in: *Gesammelte Abhandlungen zur Physiologischen Optik*, Leipzig: Johann Ambrosius Barth, 1903, Kapitel 24, 338–363.
- Koningsberger, V. J., „Levensbericht Lourens Gerhard Marinus Baas Becking“, in: *Jaarboek 1962–1963*, Amsterdam: Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, 1963, 368–375.

- Kostytschew, S., *Chemische Physiologie, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 1, Berlin u. a.: Springer, 1926.
- Köttgen, E. / Abelsdorff, G., „Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei den Wirbeltieren“, in: *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane* 12 (1896): 161–176.
- Kremer, R. L., „Physiology“, in: P. J. Bowler / J. V. Pickstone (Hg.), *The Modern Biological and Earth Sciences*, Cambridge: Cambridge University Press, 2009, Kapitel 18, 342–366.
- Krogh, A., „The Progress of Physiology“, in: *Science* 70/1809 (1929): 200–204.
- Kühn, A., „Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Ephestia kühniella*“, in: *Die Naturwissenschaften* 20/51 (1932): 974–977.
- Kühne, W., „Chemische Vorgänge in der Netzhaut“, in: L. Hermann (Hg.), *Handbuch der Physiologie der Sinnesorgane, Handbuch der Physiologie*, Leipzig: F. C. W. Vogel, 1879, Bd. 3, 235–342.
- Kuhn, R., *Die Chemie der Gegenwart und die Biologie der Zukunft*, Zürich u. a.: Rascher, 1928.
- Kuhn, R., „Wirkstoffe in der belebten Natur“, in: *Die Naturwissenschaften* 25/15 (1937): 225–231.
- Kuhn, R., „Chemical Bases of the Biological Actions of Light“, in: *Nature* 143/3633 (1939): 1036.
- Langdon-Brown, W., *The Integration of the Endocrine System*, Cambridge: Cambridge University Press, 1935.
- Lankester, E. R., „The Foundation of Biological Sciences“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 198–200.
- Lapworth, A. / Lenton, W. H., „The Constitution of Camphanic Acid and of Bromocamphoric Anhydride“, in: *Journal of the Chemical Society* 79 (1901): 1284–1293.
- Laquer, F., „Über den gegenwärtigen Stand der Hormonforschung“, in: *Zeitschrift für angewandte Chemie* 41/37 (1928): 1028–1033.
- Laquer, F., „Chemie der Vitamine und Hormone. Nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung“, in: *Klinische Wochenschrift* 9/3 (1930): 97–102.
- Lasareff, P., „Theorie der Lichtreizung der Netzhaut beim Dunkelsehen“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 145/8–10 (1913): 459–469.
- Laughlin, H. H., „The Trends in Modern Genetics“, in: *The Scientific Monthly* 43/3 (1936): 244–251.
- Lawrence, W. J. C., „The Genetics and Cytology of *Dahlia* Species“, in: *Journal of Genetics* 21/2 (1929): 125–159.
- Lawrence, W. J. C., „The Genetics and Cytology of *Dahlia variabilis*“, in: *Journal of Genetics* 24/3 (1931): 257–306.
- Lawrence, W. J. C., „Interactions of Flavones and Anthocyanins“, in: *Nature* 129/3266 (1932): 834.
- Lawrence, W. J. C., *Catch the Tide. Adventures in Horticultural Research*, London: Grower Books, 1980.
- Lawrence, W. J. C. / Price, J. R., „The Genetics and Chemistry of Flower Color Variation“, in: *Biological Review* 15 (1940): 35–57.
- Lawrence, W. J. C. / Price, J. R. / Robinson, G. M. / Robinson, R., „The Distribution of Anthocyanins in Flowers, Fruits and Leaves“, in: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 230/567 (1939): 149–178.
- Lawrence, W. J. C. / Scott-Moncrieff, R., „The Genetics and Chemistry of Flower Colour in *Dahlia*: A New Theory of Specific Pigmentation“, in: *Journal of Genetics* 30/2 (1935): 155–226.
- Leber, C., *Arbeit am Welträtsel. Religion und Säkularität in der Monismusbewegung um 1900*, Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht, 2020.
- Lecher, E., *Lehrbuch der Physik für Mediziner, Biologen und Psychologen*, Leipzig u. a.: B. G. Teubner, 1919.
- du Noüy, P. L., „Introduction“, in: M. Ascoli / R. Chambers / F. G. Donnan / N. E. Dorsey / L. Michaelis / J. H. Northrop / P. L. du Noüy / W. J. V. Osterhout / W. Seifriz / F. Vlès (Hg.), *Molecular Physics in Relation to Biology. Report of the Subcommittee on Molecular Physics of the National Research Council*, Washington, D. C.: National Research Council, 1929, Bd. 69, 5–26.

- Leiber, T., *Vom mechanistischen Weltbild zur Selbstorganisation des Lebens. Helmholtz' und Boltzmanns Forschungsprogramme und ihre Bedeutung für Physik, Chemie, Biologie und Philosophie*, Freiburg u. a.: Karl Alber, 2000.
- Lenoir, T., „A Magic Bullet: Research for Profit and the Growth of Knowledge in Germany Around 1900“, in: *Minerva* 26/1 (1988): 66–88.
- Leonelli, S., „Integrating Data to Acquire New Knowledge: Three Modes of Integration in Plant Science“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 503–514.
- Lepeschkin, W. W., „Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle“, in: *Beihfte zum Botanischen Centralblatt* 21 (1907): 60–66.
- Lepeschkin, W. W., „Fortschritte der Kolloidchemie des Protoplasmas in den letzten zehn Jahren. II“, in: *Protoplasma* 25 (1936): 124–149.
- Leydig, F., *Naturgeschichte der Daphniden (Crustacea Cladocera)*, Tübingen: Laupp & Siebeck, 1860.
- Liebig, J., „Neunter Brief: Die Materialien für die Chemie“, in: D. Wilkens (Hg.), *Justus Liebig's Chemische Briefe*, Norderstedt: Books on Demand, 2014, 110–113.
- Liesegang, R. E., „Referate, Keller, R.: Die Elektrizität in der Zelle“, in: *Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und mikroskopische Technik* 42 (1925): 447.
- Liesegang, R. E., „Einleitung“, in: L. Lichtwitz / R. E. Liesegang / K. Spiro (Hg.), *Medizinische Kolloidlehre: Physiologie, Pathologie und Therapie in kolloidchemischer Betrachtung*, Dresden u. a.: Theodor Steinkopff, 1935, 1–39.
- Lillie, F. R., „The Gene and the Ontogenetic Process“, in: *Science* 66/1712 (1927): 361–368.
- Lillie, F. R., „Zoological Sciences in the Future“, in: *Science* 88/2273 (1938): 65–72.
- Lillie, F. R. / Trelease, W. / Donaldson, H. H. / Howell, W. H. / Angell, J. R., „Cooperation in Biological Research“, in: *Science* 27/688 (1908): 369–386.
- Lillie, R. S., „Suggestions for Physical Investigations Bearing upon Fundamental Problems of Physiology and Medicine“, in: *Science* 51/1326 (1920): 525–528.
- Livingston, B. E., „A Quarter-Century of Growth in Plant Physiology“, in: *The Plant World* 20/1 (1917): 1–15.
- Löb, W., „Chemie“, in: E. Korschelt / G. Linck / F. Oltmanns / K. Schaum / H. T. Simon / M. Verworn / E. Teichmann (Hg.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften: Blatt – Ehrenberg*, Jena: Gustav Fischer, 1912, Bd. 2, 300–310.
- Loeb, J., *The Mechanistic Conception of Life*, Chicago: University of Chicago Press, 1912.
- Loeb, J., *The Organism as a Whole: From a Physicochemical Viewpoint*, New York u. a.: G. P. Putnam's Sons, 1916.
- Loeb, J., „Biology and War“, in: *Science* 45/1152 (1917): 76.
- Loeb, J. / Northrop, J. H., „Heliotropic Animals as Photometers on the Basis of the Validity of the Bunsen-Roscoe Law for Heliotropic Reactions“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 3/9 (1917): 539–544.
- Loeb, J. / Wasteneys, H., „A Reexamination of the Applicability of the Bunsen-Roscoe Law to the Phenomena of Animal Heliotropism“, in: *Journal of Experimental Zoology* 22/1 (1917): 187–192.
- Loehwing, W. F., „The Sixth International Botanical Congress at Amsterdam“, in: *Plant Physiology* 11/1 (1936): 1–4.
- Lorentz, H. A., „Die Maxwellsche Theorie und die Elektronentheorie“, in: E. Warburg (Hg.), *Physik*, Leipzig: B. G. Teubner, 1915, 311–333.
- Lotka, A. J., *Elements of Physical Biology*, Baltimore: Williams & Wilkins, 1925.

- Love, A. C., „Explaining Evolutionary Innovations and Novelty: Criteria of Explanatory Adequacy and Epistemological Prerequisites“, in: *Philosophy of Science* 75/5 (2008): 874–886.
- Love, A. C. / Lugar, G. L., „Dimensions of Integration in Interdisciplinary Explanations of the Origin of Evolutionary Novelty“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 537–550.
- Lythgoe, B. / Todd, A. R., „Structure and Synthesis of Nucleotides“, in: R. Brown (Hg.), *Nucleic Acid*, Cambridge: Cambridge University Press, 1947, Bd. 1, 15–37.
- Mach, E., *Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen*, Jena: Gustav Fischer, 1922.
- Machamer, P. / Darden, L. / Craver, C. F., „Thinking about Mechanisms“, in: *Philosophy of Science* 67/1 (2000): 1–25.
- Machamer, P. / Sullivan, J., „Leveling Reductionism“. Unpubliziertes Manuskript, 2001. <http://philsci-archive.pitt.edu/id/eprint/386>. [Zugriff 19.08.2019].
- Machamer, P. / Wolters, G., „Introduction“, in: P. Machamer / G. Wolters (Hg.), *Science, Values and Objectivity*, Pittsburgh: University of Pittsburgh Press / Konstanz: Universitätsverlag Konstanz, 2004, 1–13.
- Mackay, A. L., „The Lab“, in: B. Hargittai / I. Hargittai (Hg.), *Culture of Chemistry: The Best Articles on the Human Side of 20th-Century Chemistry from the Archives of the Chemical Intelligence*, New York u. a.: Springer, 2015, 113–118.
- Madeja, F., „Schlecht kopierte Legende“, in: *Tageszeitung* vom 13. Juli 1991, Nr. 3455: 27.
- Mahner, M. / Bunge, M., *Philosophische Grundlagen der Biologie*, Berlin u. a.: Springer, 2000.
- Maienschein, J., „Arguments for Experimentation in Biology“, in: *PSA 1986: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 2 (1986): 180–195.
- Maienschein, J., „T. H. Morgan’s Regeneration, Epigenesis, and (W)holism“, in: C. E. Dinsmore (Hg.), *A history of regeneration research. Milestones in the Evolution of a Science*, Cambridge u. a.: Cambridge University Press, 1991, Kapitel 9, 133–149.
- Maienschein, J., „Why Collaborate?“, in: *Journal of the History of Biology* 26/2 (1993): 167–183.
- Maienschein, J., „Garland Allen, Thomas Hunt Morgan, and Development“, in: *Journal of the History of Biology* 49/4 (2016): 587–601.
- Maienschein, J. / Rainger, R. / Benson, K. R., „Were American Morphologists in Revolt?“, in: *Journal of the History of Biology* 14/1 (1981): 83–87.
- Mäki, U. / MacLeod, M., „Interdisciplinarity in Action: Philosophy of Science Perspectives“, in: *European Journal for Philosophy of Science* 6/3 (2016): 323–326.
- Markel, S. A., „Statement of Samuel A. Markel, Madison Foundation for Biochemical Research, New York, N.Y.“, in: *Cancer and Polio Research. Hearings before the Committee on Interstate and Foreign Commerce House of Representatives on H. R. 977, H. R. 3257, H. R. 3464*, Washington, D. C.: United States Government Printing Office, 1948, 177–184.
- Marquart, L. C., *Die Farben der Blüten. Eine chemischphysiologische Abhandlung*, Bonn: Verlag von T. Habicht, 1835.
- Martin, C., „Rose Scott-Moncrieff and the Dawn of (Bio)Chemical Genetics“, in: *The Biochemist* 38 (2016): 48–53.
- Matlin, K. S., *Crossing the Boundaries of Life: Günter Blobel and the Origins of Molecular Cell Biology*, Chicago: University of Chicago Press, 2022.
- Mauil, N. L., „Unifying Science Without Reduction“, in: *Studies in History and Philosophy of Science* 8/2 (1977): 143–162.
- McClendon, J. F., *Physical Chemistry of Vital Phenomena for Students and Investigators in the Biological and Medical Sciences*, Princeton: Princeton University Press, 1917.

- McComas, A. J., *Galvani's Spark. The Story of the Nerve Impulse*, Oxford: Oxford University Press, 2011.
- Melius, P., „Alexander Robertus Todd, 1907–“, in: J. K. Laylin (Hg.), *Nobel Laureates in Chemistry, 1901–1992*, Salem: American Chemical Society and the Chemical Heritage Foundation, 1993, 399–405.
- Mertens, R., *The Construction of Analogy-Based Research Programs. The Lock-and-Key Analogy in 20th-Century Biochemistry*, Bielefeld: transcript, 2019.
- Merton, R. K., „The Matthew Effect in Science“, in: *Science* 159/3810 (1968): 56–63.
- Meunier, R., „The Emergence of a New Research Field in Interwar Biology: Genetic Mosaics and the Narrative Space of Gene Action in Physiological Genetics, Manuskript, 2020.
- Meyer, B. S. / Anderson, D. B., *Plant Physiology*, New York: D. van Nostrand, 1939.
- Meyer, H., *Lehrbuch der organisch-chemischen Methodik: Analyse und Konstitutionsermittlung organischer Verbindungen*, Berlin u. a.: Springer, 1922.
- Michaelis, L., *Farbstoffchemie für Histologen*, Berlin: S. Krager, 1902.
- Michaelis, L., *Die Wasserstoffionenkonzentration. Teil 1: Die theoretischen Grundlagen*, Berlin: Springer, 1922.
- Miley, G., „Statement of Dr. George Miley, Madison Foundation for Biochemical Research, Inc., 11. East 74th Street, New York 21, NY“, in: *Cancer and Polio Research. Hearings before the Committee on Interstate and Foreign Commerce House of Representatives on H. R. 977, H. R. 3257, H. R. 3464*, Washington, D. C.: United States Government Printing Office, 1948, 184–191.
- Milicka, O. / Slama, A., „Neue Ergebnisse der Messung von Dielektrizitätskonstanten wäßriger Elektrolytlösungen mit der Fürthschen Ellipsoidmethode“, in: *Annalen der Physik* 400/6 (1931): 663–701.
- Mišková, A., „Die ‚Arisierung‘ an der Deutschen Universität Prag“, in: A. Kostlán (Hg.), *Wissenschaft in den Böhmisches Ländern 1939–1945*, Prag: KLP, 2004, 177–193.
- Mitchell, S. D., *Biological Complexity and Integrative Pluralism*, Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- Molisch, H., „Über amorphes und kristallisiertes Anthokyan“, in: *Botanische Zeitung* 63 (1905): 145–162.
- Molisch, H., *Mikrochemie der Pflanze*, Jena: Gustav Fischer, 1913.
- Moon, S. E. / Robinson, R., „Chemistry of Red and Blue Colouring Matters of Flowers“, in: *The Royal Institute of Great Britain – Proceedings* 25 (1926): 21–18.
- Morange, M., „Physics, Biology and History“, in: *Interdisciplinary Science Reviews* 32/2 (2007): 107–112.
- Morange, M., „The Death of Molecular Biology?“, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 30/1 (2008): 31–42.
- Morgan, T. H., „Genetics and the Physiology of Development“, in: *The American Naturalist* 60/671 (1926a): 489–515.
- Morgan, T. H., *The Theory of the Gene*, New Haven, CT: Yale University Press, 1926b.
- Morgan, T. H., „The Relation of Biology to Physics“, in: *Science* 65/1679 (1927a): 213–220.
- Morgan, T. H., „Study and Research in Biology“, in: *Bulletin of the California Institute of Technology* 36/117 (1927b): 86–91.
- Morgan, T. H., „The Relation of Genetics to Physiology and Medicine“, in: *The Scientific Monthly* 41/1 (1935): 5–18.
- Morgan, W. C. / Lyman, J. A., *Chemistry. An Elementary Text-Book*, New York: Macmillan, 1915.
- Moser, L., „Ueber den Process des Sehens und die Wirkung des Lichts auf alle Körper“, in: *Annalen der Physik und Chemie* 56/6 (1842): 177–234.

- Moulton, F. R., „Science Speaks at Indianapolis“, in: *The Scientific Monthly* 46/1 (1938): 89–90.
- Muka, S., „Illuminating Animal Behavior: The Impact of Laboratory Structure on Tropism Research at Marine Stations“, in: K. S. Matlin / J. Maienschein / R. A. Ankeny (Hg.), *Why Study Biology by the Sea*, Chicago: University of Chicago Press, 2020, Kapitel 5, 119–143.
- Müller, H. K., „Die Theorien der Adaptation“, in: F. Schieck / A. Brückner (Hg.), *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie: Physiologie, Optik, Untersuchungsmethoden, Bakteriologie*, Berlin u. a.: Springer, 1932, Bd. 2, 366–377.
- Müller-Wille, S., „Plantbreeding at Svalöf: Instruments, Registers, Fieldwork“, in: *The Virtual Laboratory*, Berlin: Max Planck Institute for the History of Science, 2008. <http://vlp.mpiwg-berlin.mpg.de/references?id=art69>. [Zugriff 19.03.2023].
- Musil-Gutsch, J. / Nickelsen, K., „Ein Botaniker in der Papiergeschichte: Offene und geschlossene Kooperationen in den Wissenschaften um 1900“, in: *NTM Zeitschrift für Geschichte der Wissenschaften, Technik und Medizin* 28/1 (2020): 1–33.
- Nagel, E., *The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation*, New York: Harcourt, Brace, and World, 1961.
- Nagel, W. A., *Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie*, Jena: Gustav Fischer, 1896.
- Needham, J., „Mechanistic Biology and the Religious Consciousness“, in: J. Needham (Hg.), *Science, Religion, and Reality*, New York: Macmillan, 1925, 219–257.
- Nernst, W., „Zur Theorie des elektrischen Reizes“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 122/7 (1908): 275–314.
- Nernst, W., *Theoretische Chemie vom Standpunkte der Avogadroschen Regel und der Thermodynamik*, Stuttgart: Ferdinand Enke, 1913.
- Nersessian, N. J. / Patton, C., „Model-Based Reasoning in Interdisciplinary Engineering“, in: A. Meijers (Hg.), *Philosophy of Technology and Engineering Sciences*, Amsterdam: Elsevier, 2009, 727–757.
- Neurath, O., „Die wissenschaftliche Sprache“, in: *Synthese* 3/12 (1938): 1–8.
- Newell, W. H., „A Theory of Interdisciplinary Studies“, in: *Issues in Integrative Studies* 19 (2001): 1–25.
- Newell, W. H., „Undergraduate General Education“, in: R. Frodeman / J. T. Klein / C. Mitcham / J. B. Holbrook (Hg.), *The Oxford Handbook of Interdisciplinarity*, Oxford u. a.: Oxford University Press, 2010, Kapitel 25, 360–371.
- Newton, W. C. F., „The Inheritance of Flower Colour in Papaver rhoeas and Related Forms“, in: *Journal of Genetics* 21 (1929): 389–404.
- Nichols, W. H., „Research and its Application“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 262.
- Nicholson, D., „The Concept of Mechanism in Biology“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 43 (2012): 152–163.
- Nickelsen, K., *Explaining Photosynthesis: Models of Biochemical Mechanisms, 1840–1960*, Dordrecht: Springer, 2015.
- Nickelsen, K., „Physicochemical Biology and Knowledge Transfer: The Study of the Mechanism of Photosynthesis Between the Two World Wars“, in: *Journal of the History of Biology* 55 (2022a): 349–377.
- Nickelsen, K., „Cooperative Division of Cognitive Labour: The Social Epistemology of Photosynthesis Research“, in: *Journal for General Philosophy of Science* 53 (2022b): 23–40.
- Nickelsen, K. / Krämer, F., „Introduction: Cooperation and Competition in the Sciences“, in: *N. T. M.* 24 (2016): 119–123.
- Nickles, T., „What Is a Problem that We May Solve It?“, in: *Synthese* 47/1 (1981): 85–118.
- Nielsen, N., „Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 73 (1930): 125–191.

- Nierenstein, M. / Wheldale, M., „Beitrag zur Kenntnis der Anthocyanine. I. Über ein anthocyaninartiges Oxydationsprodukt des Quercetins“, in: *Berichte der deutschen Chemischen Gesellschaft* 44/3 (1911): 3487–3491.
- Nistler, A., „Dispersionsanalyse mittels eines neuen Diffusionsapparates“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 296–313.
- Nistler, A., „Über die Bedeutung der Dispersionsanalyse und eine Neukonstruktion des Diffusionsmikroskops“, in: *Protoplasma* 13 (1931): 517–545.
- Nyhart, L. K., *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800–1900*, Chicago: University of Chicago Press, 1995.
- O'Brien, B. / Grundfest, H. / Smith, E., „Obituary Selig Hecht, 1892–1947“, in: *Science* 107/2770 (1948): 105–106.
- Oehlkers, F., „Entwicklungsphysiologie“, in: F. von Wettstein (Hg.), *Fortschritte der Botanik*, Berlin: Springer, 1936, Bd. 5, Kapitel 16, 314–334.
- Olby, R., *The Path to the Double Helix*, London u. a.: Macmillan, 1974.
- Olby, R., „Scientists and Bureaucrats in the Establishment of the John Innes Horticultural Institution under William Bateson“, in: *Annals in Science* 46/5 (1989): 497–510.
- Olby, R., „Horticulture: the Font for the Baptism of Genetics“, in: *Nature reviews. Genetics* 1 (2000): 65–70.
- Olesko, K. M., *Physics as a Calling: Discipline and Practice in the Königsberg Seminar for Physics*, Ithaca u. a.: Cornell University Press, 1991.
- O'Malley, M. A., „When Integration Fails: Prokaryote Phylogeny and the Tree of Life“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (2013): 551–562.
- O'Malley, M. A. / Brigandt, I. / Love, A. C. / Crawford, J. W. / Gilbert, J. A. / Knight, R. / Mitchell, S. D. / Rohwer, F., „Multilevel Research Strategies and Biological Systems“, in: *Philosophy of Science* 81/5 (2014): 811–828.
- Onslow, H., „A Contribution to our Knowledge of the Chemistry of Coat-Colour in Animals and of Dominant and Recessive Whiteness“, in: *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 89/609 (1915): 36–58.
- Oppenheim, P. / Putnam, H., „Unity of Science as a Working Hypothesis“, in: H. Feigl u. a. (Hg.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, Minneapolis: Minnesota University Press, 1958, Bd. 2, 3–36.
- O'Rourke, M. / Crowley, S. / Gonnerman, C., „On the Nature of Cross-Disciplinary Integration: A Philosophical Framework“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 56 (2016): 62–70.
- Osterhout, W. J. V., *Some Fundamental Problems of Cellular Physiology*, New Haven: Yale University Press, 1927.
- Osterhout, W. J. V. / Harris, E. S., „Protoplasmic Asymmetry in Nitella as Shown by Bioelectric Measurements“, in: *The Journal of General Physiology* 11 (1928): 391–406.
- Paál, A., „Über phototropische Reizleitung“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 58 (1919): 406–458.
- Parascandola, J., „The Controversy over Structure-Activity Relationships in the Early Twentieth Century“, in: *Pharmacy in History* 16/2 (1974): 54–63.
- Pauling, L., „The Future of the Crellin Laboratory“, in: *Science* 87/2269 (1938): 563–565.
- Pauling, L., „Molecular Architecture and Biological Reactions“, in: *Chemical and Engineering News* 24/10 (1946a): 1375–1377.
- Pauling, L., „How my Interest in Proteins Developed“, in: *Protein Science* 2/6 (1993): 1060–1063.

- Pauly, P.J., *Controlling Life. Jacques Loeb & the Engineering Ideal in Biology*, Oxford u. a.: Oxford University Press, 1987a.
- Pauly, P.J., „General Physiology and the Discipline of Physiology, 1890–1935“, in: G.L. Geison (Hg.), *Physiology in the American Context 1850–1940*, New York: Springer, 1987b, Kapitel 8, 195–207.
- Pauly, P.J., „The Loeb-Jennings Debate and the Science of Animal Behavior“, in: *Journal of the History of the Behavioral Sciences* 17 (1981): 504–415.
- Payne, V.F., „An Optimistic View of the Evolution of the Sciences“, in: *Science* 73/1900 (1931): 577–579.
- Pearl, R., „Trends of Modern Biology“, in: *Science* 56/1456 (1922): 581–592.
- Pechhold, R., „Untersuchung einiger wäßriger Elektrolytlösungen nach der Fürthschen Ellipsoidmethode“, in: *Annalen der Physik* 388/11 (1927): 427–456.
- Peddie, W., *Color Vision: A Discussion of the Leading Phenomena and their Physical Laws*, London: Edward Arnold & Co., 1922.
- Peer, J. R. / Tait, A., „Geoffrey Herbert Beale MBE, 11 June 1913–16 October 2009“, in: *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society* 57 (2011): 45–62.
- Peirce, G.J., „F. A. F. C. Went (1863–1935)“, in: *Plant Physiology* 11/2 (1936): 219–223.
- Pekarek, J., „Die Vitalfärbung als allgemeine botanische Untersuchungsmethode“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 280–285.
- Penzlin, H., „Die theoretische und institutionelle Situation in der Biologie an der Wende vom 19. zum 20. Jh.“, in: I. Jahn (Hg.), *Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien*, Heidelberg u. a.: Spektrum Akademischer Verlag, 2000, Kapitel 13, 431–440.
- Pérez-Vitoria, A., „El IX Congreso Internacional de Química pura y aplicada y la XI Conferencia de la Unión Internacional de Química“, in: *Anales de física y química* 32/2 (1934): 195–207.
- Perrin, J., „Mécanisme de l'électrisation de contact et solutions colloïdales“, in: *Journal de Chimie physique* 2 (1904): 601–651.
- Perrin, J., *Atoms*, New York: D. van Nostrand, 1916.
- Petersen, H., *Histologie und mikroskopische Anatomie*, München u. a.: J. F. Bergmann, 1922.
- Pfaundler, L., *Müller-Pouilllets Lehrbuch der Physik und Meteorologie*, Bd. 1, Braunschweig: Friedrich Vieweg und Sohn, 1905.
- Pfeffer, W., *Pflanzenphysiologie: Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze*, Bd. 2, Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1904.
- Philip, J. C., „Physical Chemistry – Past and Present“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 222–224.
- Piccinini, G., „Computational Mechanisms“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, London u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 33, 435–446.
- Picton, H. / Linder, S. E., „XI. Solution and Pseudo-solution. Part I“, in: *Journal of the Chemical Society* 61 (1892): 148–172.
- Piper, H., „Über Dunkeladaptation“, in: *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane* 31 (1903): 161–214.
- Plimmer, R. H. A., *The History of the Biochemical Society, 1911–1949*, Cambridge: Cambridge University Press, 1949.
- Pokorný, J., „Sledování hydrochemického režimu v rybnících a jeho optimalizace“, in: M. Urbánek (Hg.), *České rybníky a rybářství ve 20. století*, Rybářské sdružení České republiky, 2015, 182–186.
- Povic, M., „Model-Based Cognitive Neuroscience: Multifield Mechanistic Integration in Practice“, in: *Theory and Psychology* 29/5 (2019): 640–656.



- Povic, M. / Craver, C. F., „Mechanistic Levels, Reduction, and Emergence“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, London u. a.: Routledge, 2018, Kapitel 14, 185–197.
- Pringsheim, E. G., „Die Bedeutung der Physik für die Biologie“, in: *Physikalische Zeitschrift* 30/24 (1929): 948–951.
- Pringsheim, E. G. / Mainx, F., „Über die Beziehungen zwischen chemischer Konstitution und Reizwirkung“, in: *Die Naturwissenschaften* 13/51 (1925): 1090.
- Pringsheim, H., „Über die Chemie komplexer Naturstoffe“, in: *Die Naturwissenschaften* 13/51 (1925): 1084–1089.
- Pringsheim, H., „Twenty-Five Years of Biochemistry“, in: *Science* 68/1773 (1928): 603–608.
- Przibram, H., *Die anorganischen Grenzgebiete der Biologie (insbesondere der Kristallvergleich)*, Berlin: Gebrüder Bornträger, 1926.
- Pütter, A., „Die Ernährung der Wassertiere“, in: *Zeitschrift für Allgemeine Physiologie* 7 (1908): 283–320.
- Pütter, A., *Organologie des Auges*, Leipzig: Engelmann, 1912.
- Pütter, A., „Temperaturkoeffizienten“, in: *Zeitschrift für Allgemeine Physiologie* 16 (1914): 574–627.
- Pütter, A., „Studien zur Theorie der Reizvorgänge“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 171 (1918): 201–261.
- Quastler, H. / Morowitz, H. J. (Hg.), *Proceedings of the First National Biophysics Conference*, New Haven: Yale University Press, 1959.
- Quine, W. V., „Homage to Rudolf Carnap“, in: R. C. Buck / R. S. Cohen (Hg.), *PSA 1970*, Dordrecht: D. Reidel, 1971, xxii–xxv.
- Raff, T. (Hg.), *Die Wahrscheinlichkeit ist oft unwahrscheinlich. Thomas Theodor Heines Briefe an Franz Schoenberner aus dem Exil*, Göttingen: Wallstein, 2004.
- Ramaer Jr., H., „A Short Illustrated History of Botany in the Netherlands through the Eyes of J. Lanjouw and H. Uitteien, and Drawn for the Members of the Sixth International Botanical Congress“, in: *Chronica Botanica* 1 (1935): 380–383.
- Rashevsky, N., „Foundations of Mathematical Biophysics“, in: *Philosophy of Science* 1/2 (1934): 176–196.
- Rasmussen, N., „The Forgotten Promise of Thiamin: Merck, Caltech Biologists, and Plant Hormones in a 1930s Biotechnology Project“, in: *Journal of the History of Biology* 32 (1999): 245–261.
- Rechcigl, M. Jr., *Encyclopedia of Bohemian and Czech-American Biography*, Bd. 2, Bloomington, IN: AuthorHouse, 2016.
- Reinhardt, C. / Travis, A. S., *Heinrich Caro and the Creation of Modern Chemical Industry*, Dordrecht: Springer, 2000.
- Reiß, C., *Der Axolotl. Ein Labortier im Heimaquarium 1864–1914*, Göttingen: Wallstein, 2020.
- Rendle, A. B., „Sixth International Botanical Congress Amsterdam“, in: *Journal of Botany* 37 (1935): 297–299.
- Reynolds, T. M. / Robinson, R. / Scott-Moncrieff, R., „267. Experiments on the Synthesis of Anthocyanins. Part XXII. Isolation of an Anthocyanin of *Salvia patens* termed Delphin, and its Synthesis“, in: *Journal of the Chemical Society* (1934): 1235–1243.
- Rheinberger, H.-J., „Ephestia: The Experimental Design of Alfred Kühn's Physiological Developmental Genetics“, in: *Journal of the History of Biology* 33 (2000a): 535–576.
- Rheinberger, H.-J., „Kurze Geschichte der Molekularbiologie“, in: I. Jahn (Hg.), *Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien*, Heidelberg u. a.: Spektrum Akademischer Verlag, 2000b, 642–663.

- Ricca, U., „Solution d'un problème de physiologie: la propagation de stimulus dans la sensitive“, in: *Archives Italiennes de Biologie* 65 (1916): 219–232.
- Richards, O. W., „The Mathematics of Biology“, in: *The American Mathematical Monthly* 32/1 (1925): 30–36.
- Richmond, M. L., „Women in the Early History of Genetics: William Bateson and the Newnham College Mendelians, 1900–1910“, in: *Isis* 92/1 (2001): 55–90.
- Richmond, M. L., „The ‚Domestication‘ of Heredity: The Familial Organization of Geneticists at Cambridge University, 1895–1910“, in: *Journal of the History of Biology* 39/3 (2006): 565–605.
- Richmond, M. L., „Muriel Wheldale Onslow and Early Biochemical Genetics“, in: *Journal of the History of Biology* 40 (2007): 389–426.
- Rimington, C., „Biochemical Aspects of Genetics“, in: *Nature* 163/4147 (1949): 626–627.
- Robertson, A. / Robinson, R., „CCXXV. Experiments on the Synthesis of Anthocyanins. Part I“, in: *Journal of the Chemical Society* (1926): 1713–1720.
- Robertson, A. / Robinson, R., „CXCIII. Experiments on the Synthesis of Anthocyanins. Part V. A Synthesis of 3- $\beta$ -Glycosidylpelargonidin Chloride, which is Believed to be Identical with Callistephin Chloride“, in: *Journal of the Chemical Society* (1928): 1460–1472.
- Robertson, A. / Robinson, R., „Note on the Characterisation of the Anthocyanins and Anthocyanidins by Means of their Colour Reaction in Alkaline Solutions“, in: *Biochemical Journal* 23 (1929): 35–40.
- Robinson, G. M. / Robinson, R., „A Survey of Anthocyanins. I“, in: *Biochemical Journal* 25/5 (1931): 1687–1705.
- Robinson, G. M. / Robinson, R., „A Survey of Anthocyanins. II“, in: *Biochemical Journal* 26/5 (1932a): 1647–1664.
- Robinson, G. M. / Robinson, R., „Developments in the Chemistry of Anthocyanins“, in: *Nature* 130/3270 (1932b): 21.
- Robinson, G. M. / Robinson, R., „A Survey of Anthocyanins. III. Notes on the Distribution of Leuco-Anthocyanins“, in: *Biochemical Journal* 27 (1933): 206–212.
- Robinson, G. M. / Robinson, R., „A Survey of Anthocyanins. IV“, in: *Biochemical Journal* 28/5 (1934): 1712–1720.
- Robinson, R., „LXXV. A Theory of the Mechanism of the Phytochemical Synthesis of Certain Alkaloids“, in: *Journal of the Chemical Society* (1917): 876–899.
- Robinson, R., „Natural Colouring Matters and their Analogues“, in: *Nature* 132/3338 (1933): 625–628.
- Robinson, R., „The Molecular Architecture of Some Plant Products“, in: *IX Congreso Internacional de Química Pura y Aplicada* 5 (1934a): 17–38.
- Robinson, R., „Über die Synthese von Anthocyaninen“, in: *Berichte der deutschen Chemischen Gesellschaft* 67/7 (1934b): 85–105.
- Robinson, R., „Chemistry of the Anthocyanins“, in: *Nature* 135/3418 (1935): 732–736.
- Robinson, R., „Formation of Anthocyanins in Plants“, in: *Nature* 137/3457 (1936): 172–173.
- Robinson, R., „Some Polycyclic Natural Products“, in: *Nobel Lectures in Chemistry (1942–1962)*, Singapore u. a.: World Scientific, 1999.
- Röder, W. / Strauss, H. A., *Biographisches Handbuch der deutschsprachigen Emigration nach 1933*, Bd. 1, München u. a.: H. G. Saur, 1980.
- Röhrich, H., „Josef Gicklhorn, zur Erinnerung an seinen 10. Todestag (1891–1957)“, in: *Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien* 108 (1968): 1–24.
- Roll-Hansen, N., „Philosophical Ideas and Scientific Practice: A Note on the Empiricism of T. H. Morgan“, in: *Biology and Philosophy* 7 (1992): 69–76.

- Roller, D. / Schober, B., „Über ‚Begleitstreifen‘ der Lebergefäße bei ‚serköser Entzündung‘“, in: *Zeitschrift für die gesamte experimentelle Medizin* 100 (1937): 547–557.
- Romero, F., „Why there isn't Inter-level Causation in Mechanisms“, in: *Synthese* 192 (2015): 3713–3755.
- Rosenberg, C. E., „Toward an Ecology of Knowledge: on Discipline, Context and History“, in: A. Oleson / J. Voss (Hg.), *The Organization of Knowledge in Modern America 1860–1920*, Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1979, 440–455.
- Rotherth, W., „Über Heliotropismus“, in: *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 7 (1894): 1–212.
- Rothschuh, K. E., *Geschichte der Physiologie. Lehrbuch der Physiologie*, Berlin u. a.: Springer, 1953.
- Roulet, F., *Methoden der pathologischen Histologie*, Wien: Springer, 1948.
- Rushton, A. R., „William Bateson and the Chromosome Theory of Heredity: a Reappraisal“, in: *The British Journal for the History of Science* 47/1 (2014): 147–171.
- Russell, E. J., „Abstract of Chemical Papers“, in: *Journal of the Chemical Society* 96 (1909): 604–605.
- Rutherford, S. E., „Radium and the Electron“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 226–230.
- Sachs, J., *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft*, Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1870.
- Sachs, J., „Stoff und Form der Pflanzenorgane“, in: J. Sachs (Hg.), *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1882a, Bd. 2, 452–488.
- Sachs, J., „Stoff und Form der Pflanzenorgane, II“, in: J. Sachs (Hg.), *Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg*, Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1882b, Bd. 2, 689–718.
- Sachs, J., „Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung“, in: J. Sachs (Hg.), *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1887, Bd. 3, 372–388.
- Saltzman, M. D., „Robert Robinson, 1885–1975“, in: L. K. James (Hg.), *Nobel Laureates in Chemistry, 1901–1992*, Salem: American Chemical Society and the Chemical Heritage Foundation, 1993, 306–314.
- Sando, C. E., „Plant Colouring Matters“, in: *Journal of the American Pharmaceutical Association* 14/4 (1925): 299–307.
- Sando, C. E. / Bartlett, H. H., „Pigments of the Mendelian Color Types in Maize: Isoquercitrin from Brown-Jusked Maize“, in: *Journal of Biological Chemistry* 54 (1922): 629–645.
- Sapp, J., *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*, Oxford: Oxford University Press, 1987.
- Schaffner, K. F., „Approaches to Reduction“, in: *Philosophy of Science* 34/2 (1967): 137–147.
- Schickore, J., *About Method. Experimenters, Snake Venom, and the History of Writing Scientifically*, Chicago: The University of Chicago Press, 2017.
- Schlapp, R., „Reinhold Henry Fürth“, in: *Year Book of The Royal Society of Edinburgh 1980*, Edinburgh: The Royal Society of Edinburgh, 1980, 55–56.
- Schmid, G., „Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Geschichtliche Zusammenhänge“, in: *Nova Acta Leopoldina. Abhandlungen der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinisch Deutschen Akademie der Naturforscher* 2/8 (1935): 597–620.
- Schmidt, J., *Lehrbuch der Organischen Chemie*, Stuttgart: Ferdinand Enke, 1929.
- Scholl, R. / Nickelsen, K., „Discovery of Causal Mechanisms: Oxidative Phosphorylation and the Calvin-Benson Cycle“, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 37 (2015): 180–209.
- Schoute, „Verdankung von Kögl“, in: M. J. Sirks (Hg.), *Zesde Internationaal Botanisch Congress. Amsterdam, 2–7 September, 1935. Proceedings*, Leiden: E. J. Brill, 1936, Bd. 1, 107.
- Schrödinger, E., „Dielektrizität“, in: L. Graetz (Hg.), *Handbuch der Elektrizität und des Magnetismus*, Leipzig: Johann Ambrosius Barth, 1918, 157–231.
- Schrödinger, E., *What is Life?* Cambridge: Cambridge University Press, 1944.

- Schück, H. / Sohlman, R. / Österling, A. / Liljestrand, G. / Westgren, A. / Siegbahn, M. / Schou, A. / Stähle, N. K., *Nobel: The Man and His Prizes*, Amsterdam u. a.: Elsevier, 1962.
- Schürch, C., „How Mechanisms Explain Interfield Cooperation: Biological-Chemical Study of Plant Growth Hormones in Utrecht and Pasadena, 1930–1938“, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 39 (2017): Artikel 16.
- Schürch, C., „Understanding Past Research Practice: A Case for iHPS“, in: E. Herring / K. M. Jones / K. S. Kiprijanov / L. M. Sellers (Hg.), *The Past, Present, and Future of Integrated History and Philosophy of Science*, New York u. a.: Routledge, 2019, 38–60.
- Scott-Moncrieff, R., „The Isolation an Identification of Some New Anthocyanins“, in: *Chemistry and Industry* 48/25 (1929a): 630.
- Scott-Moncrieff, R., „Rosaline“, in: *Brighter Biochemistry* 6 (1929b): 33.
- Scott-Moncrieff, R., „Natural Anthocyanin Pigments. I. The Magenta Flower Pigment of *Antirrhinum majus*“, in: *Biochemical Journal* 24 (1930a): 753–766.
- Scott-Moncrieff, R., „Natural Anthocyanin Pigments. II. The Magenta Flower Pigment of *Primula polyanthus*“, in: *Biochemical Journal* 24 (1930b): 767–778.
- Scott-Moncrieff, R., „The Chemical Effect of a Mendelian Factor for Flower Colour“, in: *Nature* 127/3217 (1931): 974–975.
- Scott-Moncrieff, R., „A Note on the Anthocyanin Pigments of the Primrose *P. acaulis*“, in: *Journal of Genetics* 25/2 (1932): 206–210.
- Scott-Moncrieff, R., „A Biochemical Survey of Some Mendelian Factors for Flower Colour“, in: *Journal of Genetics* 32 (1936a): 117–170.
- Scott-Moncrieff, R., „Colours in Flowers“, in: *The Listener* 16/409 (1936b): 899–902.
- Scott-Moncrieff, R., „The Biochemistry of Flower Colour Variation“, in: J. Needham / D. E. Green (Hg.), *Perspectives in Biochemistry*, Cambridge: Cambridge University Press, 1937, 230–243.
- Scott-Moncrieff, R., „The Genetics and Biochemistry of Flower Colour Variation“, in: *Ergebnisse der Enzymforschung* 8 (1939): 277–306.
- Scott-Moncrieff, R., „The Classical Period in Chemical Genetics: Recollections of Muriel Wheldale Onslow, Robert and Gertrude Robinson and J. B. S. Haldane“, in: *Notes and Records of the Royal Society of London* 36/1 (1981): 125–154.
- Seki, M., „Zur physikalischen Chemie der histologischen Färbung“, in: *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* 24/1 (1936): 186–203.
- Serban, M. / Holm, S., „Constitutive Relevance in Interlevel Experiments“, in: *British Journal for the Philosophy of Science* 71 (2020): 697–725.
- Servos, J. W., „History of Chemistry“, in: *Osiris* 1 (1985): 132–146.
- Seubert, E., „Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von *Avena*“, in: *Zeitschrift für Botanik* 17 (1925): 49–88.
- Sharpey-Schafer, E., „Developments of Physiology“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 207–208.
- Shear, C. L., „Cooperation and Individualism in Scientific Investigation“, in: *The Scientific Monthly* 9/4 (1919): 342–348.
- Sheppard, S. E., *Photo-chemistry. Text-Books of Physical Chemistry*, London u. a.: Longmans, Green, and co., 1914.
- Sherrington, C. S., „Physiology; its Scope and Method“, in: T. B. Strong (Hg.), *Lectures on the Method of Science*, Oxford: Clarendon Press, 1906, Lecture III, 59–80.
- Shine, I. / Wrobel, S., *Thomas Hunt Morgan. Pioneer of Genetics*, Lexington: The University Press of Kentucky, 1976.
- Shlaer, S., „The Relation between Visual Acuity and Illumination“, in: *The Journal of General Physiology* 21/2 (1937): 165–188.

- Shmailov, M. M., *Intellectual Pursuits of Nicolas Rashevsky. The Queer Duck of Biology*, Basel: Birkhäuser, 2016.
- Shrum, W., „Collaborationism“, in: J. N. Parker / N. Vermeulen / B. Penders (Hg.), *Collaboration in the New Life Sciences*, London u. a.: Routledge 2010, Kapitel 12, 247–258.
- Siegel, A., „Sir Robert Robinson's ‚Anthocyanin Period‘: 1922–1934. A Case Study of an Early Twentieth-Century Natural Products Synthesis“, in: *Ambix* 55/1 (2008): 62–82.
- Sills, D. L., „A Note on the Origin of ‚Interdisciplinary‘“, in: *Items* 50/1 (1986): 17–18.
- Simonsen, J. L., „Gertrude Maud Robinson. 1886–1954“, in: *Journal of the Chemical Society* (1954) 2667–2668.
- Singer, M., „Factors Which Control the Staining of Tissue Sections with Acid and Basic Dyes“, in: *International Review of Cytology* 1 (1952): 211–253.
- Skoog, F., „A Personal History of Cytokinin and Plant Hormone Research“, in: D. W. S. Mok / M. C. Mok (Hg.), *Cytokinins: Chemistry, Activity, and Function*, Boca Raton: CRC Press, 1994, 1–14.
- Sloan, P. R. / Fogel, B., „Introduction“, in: P. R. Sloan / B. Fogel (Hg.), *Creating a Physical Biology: The Three-Man Paper and Early Molecular Biology*, Chicago: University of Chicago Press, 2011, 1–36.
- Smith, A., *A Text-Book of Elementary Chemistry*, New York: The Century, 1916.
- Smith, R., „Biology and Values in Interwar Britain: C. S. Sherrington, Julian Huxley and the Vision of Progress“, in: *Past and Present* 178 (2003): 210–242.
- Snow, R., „Activation of Cambial Growth by Pure Hormones“, in: *The New Physiologist* 34/5 (1935): 347–360.
- Soddy, F., „Atoms and Molecules“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 230–233.
- Söding, H., „Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 64 (1925): 587–603.
- Söding, H., „Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 74/1 (1931): 127–151.
- Söding, H., „Die Ausführung des Went'schen Auxintestes am Tageslicht“, in: *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 53/3 (1935a): 331–334.
- Söding, H., „Ist der Wuchsstoff unspezifisch?“ in: M. J. Sirks (Hg.), *Zesde Internationaal Botanisch Congress. Amsterdam, 2–7 September, 1935. Proceedings*, Leiden: E. J. Brill, 1935b, Bd. 2, 272–273.
- Sommer, R. E. W., *A Textbook of Inorganic Chemistry*, Milwaukee: Herbert Hayward, 1906.
- Spenninger, C., *Stoff für Konflikt. Fortschrittsdenken und Religionskritik im naturwissenschaftlichen Materialismus des 19. Jahrhunderts, 1847–1881*, Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht, 2021.
- Spek, J. / Weber, F., „Vorwort“, in: *Protoplasma* 1 (1926): I–III.
- Spiro, K., „Einleitungsvortrag“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 208–219.
- Spoehr, H. A., „The Instruments of Plant Biology“, in: *Science* 70/1820 (1929): 459–463.
- Sretenova, N. M., „From Physics to Biology“, in: B. Hoppe (Hg.), *Biology Integrating Scientific Fundamentals: Contributions to the History of Interrelations between Biology, Chemistry, and Physics from the 18<sup>th</sup> to the 20<sup>th</sup> Centuries*, München: Institut für Geschichte der Naturwissenschaften, 1997, 382–396.
- Stark, P., „Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge, mit besonderer Berücksichtigung der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 60 (1921): 67–134.
- Stark, P., „Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen“, in: *Ergebnisse der Biologie* 2 (1927): 1–94.
- Starling, E. H., „On the Chemical Correlation of the Functions of the Body, I“, in: *Lancet* 83 (1905): 339–341.
- Stern, K., „Besprechungen: Keller, Rudolf, Die Elektrizität in der Zelle“, in: *Die Naturwissenschaften* 13/39 (1925): 818.

- Stern, K., *Pflanzenthermodynamik*, Berlin u. a.: Springer, 1933.
- Stoff, H., *Wirkstoffe. Eine Wissenschaftsgeschichte der Hormone, Vitamine und Enzyme, 1920–1970*, Stuttgart: Franz Steiner Verlag, 2012.
- Stoltzenberg, D., *Fritz Haber. Chemist, Nobel Laureate, German, Jew*, Philadelphia: Chemical Heritage Press, 2004.
- Stöltzner, M., „Philipp Frank and the German Physical Society“, in: W. DePauli-Schimanovich / E. Köhler / F. Stadler (Hg.), *The Foundational Debate. Complexity and Constructivity in Mathematics and Physics*, Dordrecht: Springer, 1995, 293–302.
- Stöltzner, M., „Scientific World Conception on Stage: The Prague Meeting of the German Physicists and Mathematicians“, in: R. Schuster (Hg.), *The Vienna Circle in Czechoslovakia*, Dordrecht: Springer, 2020, 73–95.
- Suárez-Díaz, E., „Molecular Evolution: Concepts and the Origin of Disciplines“, in: *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 40 (2009): 43–53.
- Szöllösi-Janze, M., *Fritz Haber, 1868–1934: eine Biographie*, München: Verlag C. H. Beck, 1998.
- Tanner, A., *Die Mathematisierung des Lebens: Alfred James Lotka und der energetische Holismus im 20. Jahrhundert*, Tübingen: Mohr Siebeck, 2017.
- Tansley, K., „The Regeneration of Visual Purple: Its Relation to Dark Adaptation and Night Blindness“, in: *The Journal of Physiology* 71/4 (1931): 442–458.
- Tansley, K., „Physiology of Vision“, in: *Nature* 150/3797 (1942): 166–167.
- Tatum, E. L. / Haagen-Smit, A. J., „Identification of *Drosophila* V<sup>+</sup> Hormone of Bacterial Origin“, in: *Journal of Biological Chemistry* 140 (1941): 575–580.
- Tautz, S., *Josef Gicklhorn (1891–1957) und das Fach „Geschichte der Naturwissenschaften“ an der Wiener Universität*, PhD Thesis, Universität Wien, 1980.
- Thimann, K. V., „On the Plant Growth Hormone Produced by *Rhizopus Suinus*“, in: *The Journal of Biological Chemistry* 109/1 (1935a): 279–291.
- Thimann, K. V., „Growth Substances in Plants“, in: *Annual Review of Biochemistry* 4 (1935b): 545–568.
- Thimann, K. V., „On an Analysis of the Activity of Two Growth-Promoting Substances on Plant Tissues“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam*, 38 (1935c): 896–912.
- Thimann, K. V. / Beadle, G. W., „Development of the Eye Colors in *Drosophila*: Extraction of the Diffusible Substances Concerned“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 23/3 (1937): 143–146.
- Thimann, K. V. / Bonner, J., „Studies on the Growth Hormone of Plants. II. The Entry of Growth Substance into the Plant“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 18 (1932): 692–701.
- Thimann, K. V. / Bonner, J., „The Mechanism of the Action of the Growth Substance of Plants“, in: *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 113/781 (1933): 126–149.
- Thimann, K. V. / Dolk, H. E., „Conditions Governing the Production of the Plant Growth Hormone by *Rhizopus* Cultures“, in: *Biologisches Zentralblatt* 53/1 (1933): 49–66.
- Thimann, K. V. / Skoog, F., „Studies on the Growth Hormone of Plants. III. The Inhibiting Action of the Growth Substance on Bud Development“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 19 (1934): 714–716.
- Thimann, K. V. / Went, F. W., „On the Chemical Nature of the Rootforming Hormone“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 37 (1934): 456–459.
- Thimann, K. V. / Koepfli, J. B., „Identity of the Growth-Promoting and Root-Forming Substances of Plants“, in: *Nature* (Supplement) 135 (1935): 101–102.

- Thirring, H., „Ziele und Methoden der theoretischen Physik“, in: *Die Naturwissenschaften* 9/51 (1921): 1023–1028.
- Thomas, J. M., *Michael Faraday and the Royal Institution. The Genius of Man and Place*, London u. a.: Taylor & Francis, 1991.
- Thomson, J. J., „On the Effect of Electrification and Chemical Action on a Steam-Jet, and of Water-Vapour on the Discharge of Electricity through Gases“, in: *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science* 36/221 (1893): 313–327.
- Thomson, J. J., „The Influence of Investigations on the Electrical Properties of Gases on our Conceptions of the Structure of Matter“, in: *Nature* 104/2610 (1919): 224–225.
- Todd, A. R., „Synthesis in the Study of Nucleotides. Nobel Lecture, December 11, 1957“, in: *Nobel Lectures in Chemistry (1942–1962)*, Amsterdam: Elsevier, 1964, 522–536.
- Todd, A. R., *A Time to Remember. The Autobiography of a Chemist*, Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- Todd, L. / Cornforth, J. W., „Robert Robinson, 13 September 1886–8 February 1975“, in: *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society* 22 (1976): 414–527.
- Trendelenburg, W., „Die Beziehung der Physiologie zur Physik“, in: *Nova Acta Leopoldina. Abhandlungen der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinisch Deutschen Akademie der Naturforscher* 2/1 (1935): 1–20.
- Troland, L. T., „A Definite Physico-Chemical Hypothesis to Explain Visual Response“, in: *American Journal of Physiology* 32/1 (1913): 8–40.
- Troland, L. T., „Biological Enigmas and the Theory of Enzyme Action“, in: *The American Naturalist* 51/606 (1917): 321–350.
- Troland, L. T., „The Present Status of Visual Science“, in: *Bulletin of the National Research Council*, Bd. 5,2, Washington, D. C.: The National Research Council, 1922.
- Troyer, J. R., „Error or Fraud in Science: Auxins a and b and Animal Tumor Proteins“, in: *Journal of the North Carolina Academy of Science* 124/1 (2008): 1–5.
- Tuchmann, A., *Science, Medicine, and the State in Germany: The Case of Baden, 1815–1871*, Oxford: Oxford University Press, 1993.
- Umrath, K., „Zell- und Gewebepotentiale“, in: *Kolloidchemische Beihefte* 28/7–10 (1929): 259–262.
- Urey, H. C., „Chemistry and the Future“, in: *Science* 88/2276 (1938): 133–139.
- van der Weij, H. G., „Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes“, in: *Recueil des travaux botaniques néerlandais* 29 (1932): 1–379.
- van Overbeek, J., „Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus“, in: *Recueil des travaux botaniques néerlandais* 30 (1933): 537–626.
- Vermeulen, N. / Penders, B., „Collecting Collaborations: Understanding Life Together“, in: J. N. Parker / N. Vermeulen / B. Penders (Hg.), *Collaboration in the New Life Sciences*, Farnham u. a.: Ashgate, 2010, Kapitel 1, 3–13.
- Verworn, M., *Allgemeine Physiologie: Ein Grundriss der Lehre vom Leben*, Jena: Gustav Fischer, 1901.
- Verworn, M., „Physiologie“, in: E. Korschelt / G. Linck / F. Oltmanns / K. Schaum / H. T. Simon / M. Verworn / E. Teichmann (Hg.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften: Nagelfluë – Pyridingruppe*, Jena: Gustav Fischer, 1912, Bd. 7, 873–880.
- von Kries, J., „Über die Bedeutung der Photochemie für die Theorie des Sehens“, in: *Zeitschrift für Elektrochemie* 18/12 (1912): 465–470.
- von Meyenn, K., „Die Vor- und Frühgeschichte des Neutrinos“, in: K. von Meyenn (Hg.), *Wolfgang Pauli. Wissenschaftlicher Briefwechsel mit Bohr, Einstein, Heisenberg u. a.*, Berlin u. a.: Springer, 2001, VII–LXV.
- von Möllendorff, W., „Untersuchungen zur Theorie der Färbung fixierter Präparate“, in: *Archiv für mikroskopische Anatomie* 97/4 (1923): 554–580.

- von Muralt, A., „Leon Asher, 1865–1943“, in: *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 123 (1943): 288–292.
- von Smoluchowski, M., „Theoretische Bemerkungen über die Viskosität der Kolloide“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 18/5 (1916): 190–195.
- von Smoluchowski, M., *Abhandlungen über die Brownsche Bewegung und verwandte Erscheinungen*, Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft, 1923.
- von Tschermak, A., *Allgemeine Physiologie: Grundlagen der Allgemeinen Physiologie*, Bd. 1, Berlin: Springer, 1916.
- Wadehn, F., „Neue Forschung auf dem Gebiete der Hormone“, in: *Zeitschrift für angewandte Chemie* 44 (1931): 317–323.
- Waelsch, H. H., „Untersuchungen mit Lösungen verschiedener Dielektrizitätskonstanten und Versuch einer Analyse der physiologischen Wirkung“, in: *Protoplasma* 18/1 (1933): 74–89.
- Waelsch, H. / Kittel, S., „Über das Kalium des Serums“, in: *Kolloid-Zeitschrift* 66/2 (1934): 200–205.
- Wald, G., „Vitamin A in the Retina“, in: *Nature* 132/3330 (1933): 316–317.
- Wald, G., „Carotenoids and the Vitamin A Cycle in Vision“, in: *Nature* 134/3376 (1934): 65.
- Wald, G., „Photo-labile Pigments of the Chicken Retina“, in: *Nature* 140/3543 (1937): 545–546.
- Wald, G., „Selig Hecht (1892–1947)“, in: *The Journal of General Physiology* 32/1 (1948a): 1–16.
- Wald, G., „Selig Hecht, Ph.D. 1892–1947“, in: *Archives of Ophthalmology* 39/1 (1948b): 101–103.
- Wald, G., „Molecular Basis of Visual Excitation. Nobel Lecture“, in: *Nobel Lectures, Physiology or Medicine 1963–1970*, Amsterdam: Elsevier, 1972, 292–315.
- Wald, G., „Selig Hecht 1892–1947“, in: E. J. Sherman (Hg.), *Biographical Memoirs*, Washington, D. C.: National Academy Press, 1991, Bd. 60, 80–101.
- Walden, P., *Geschichte der organischen Chemie seit 1880*, Berlin: Springer, 1941.
- Walter, H., „Bücherschau: Die Elektrizität in der Zelle. Von R. Keller. 3. Auflage, Mährisch-Ostrau 1932“, in: *Zeitschrift für Elektrochemie und angewandte physikalische Chemie* 39/6 (1933): 403.
- Warburg, E., „Verhältnis der Präzisionsmessungen zu den allgemeinen Zielen der Physik“, in: E. Lecher (Hg.), *Physik, Die Kultur der Gegenwart. Ihre Entwicklung und ihre Ziele*, Leipzig: B. G. Teubner, 1915, Bd. 1, Kapitel 31, 653–660.
- Weaver, W., „The Natural Sciences“, in: *The Rockefeller Foundation Annual Report 1938*, New York: The Rockefeller Foundation, 1938, 199–251.
- Weber, F., „Pflanze und Elektrizität, Teil 2“, in: *Naturwissenschaftliche Wochenschrift* 20/17 (1921): 249–255.
- Weber, M., *Philosophy of Experimental Biology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- Weigert, F., *Die chemischen Wirkungen des Lichts*, Stuttgart: Ferdinand Enke, 1911.
- Weigert, F., „Ideale und reale photochemische Prozesse“, in: *Die Naturwissenschaften* 39 (1914): 898–905.
- Weigert, F., „Ein photochemisches Modell der Retina“, in: *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie* 190 (1921): 177–197.
- Weigert, F., „Vision and the Photochemistry of Visual Purple“, in: *Nature* 146/3688 (1940): 31.
- Weigert, F. / Morton, J. W., „Photochemistry of Colour Vision“, in: *Nature* 143/3632 (1939): 989–990.
- Weintraub, R. L. / Brown, J. W. / Nickerson, J. C. / Taylor, K. N., „Studies on the Relation between Molecular Structure and Physiological Activity of Plant Growth-Regulators. I. Abscission-Inducing Activity“, in: *Botanical Gazette* 113/3 (1952): 348–362.
- Weisskopf, V. F., „Vorwort“, in: A. Hermann / K. v. Meyenn / V. F. Weisskopf (Hg.), *Wolfgang Pauli. Wissenschaftlicher Briefwechsel mit Bohr, Einstein, Heisenberg u. a.*, Bd. 1, Berlin u. a.: Springer, 1979.



- Went, F. A. F. C., „On the Investigations of Mr. A. H. Blaauw 152 on the Relation between the Intensity of Light and the Length of Illumination in the Phototropic Curvatures in Seedlings of *Avena sativa*“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 11 (1909): 230–234.
- Went, F. A. F. C., „Les conceptions nouvelles sur les tropismes des plantes“, in: *Revue générale des sciences pures et appliquées* 41/22 (1930): 631–643.
- Went, F. A. F. C., „The Connection between Growth-Producing Substances and Plant-Movement“, in: F. T. Brooks / T. F. Chipp (Hg.), *Fifth International Botanical Congress, Cambridge, 16–23 August, 1930, Report of Proceedings*, Cambridge: Cambridge University Press, 1931a, 443–444.
- Went, F. A. F. C., „Wachstum“, in: S. Kostytschew (Hg.), *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 2, Berlin: Springer, 1931b.
- Went, F. A. F. C., „Over groeistoffen bij planten“, in: *Chemisch Weekblad* 29/1495 (1932): 316–317.
- Went, F. A. F. C., „Die Bedeutung des Wuchsstoffes (Auxin) für Wachstum, photo- und geotropische Krümmungen“, in: *Die Naturwissenschaften* 21/1 (1933a): 1–7.
- Went, F. A. F. C., *Lehrbuch der Allgemeinen Botanik*, Jena: Gustav Fischer, 1933b.
- Went, F. A. F. C., „Hormone bei Pflanzen“, in: *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 115 (1934): 220–240.
- Went, F. A. F. C., „The Investigations on Growth and Tropisms Carried on in the Botanical Laboratory of the University of Utrecht during the Last Decade“, in: *Biological Review* 10 (1935): 187–207.
- Went, F. W., „Wuchsstoff und Wachstum“, in: *Recueil des travaux botaniques néerlandais* 25 (1928): 1–116.
- Went, F. W., „Eine botanische Polaritätstheorie“, in: *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 76/4 (1932): 528–557.
- Went, F. W., „On the Pea Test Method for Auxin, the Plant Growth Hormone“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 37 (1934a): 547–555.
- Went, F. W., „A Test Method for Rhizocaline, the Rootforming Substance“, in: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Amsterdam* 37 (1934b): 445–455.
- Went, F. W., „Reflections and Speculations“, in: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 25 (1974): 1–26.
- Went, F. W. / Thimann, K. V., *Phytohormones*, New York: The Macmillan Company, 1937.
- Weyer, J., *Geschichte der Chemie: 19. und 20. Jahrhundert*, Bd. 2, Berlin: Springer Spektrum, 2018.
- Wheeler, W. M., „The Dry-rot of our Academic Biology“, in: *Science* 57/1464 (1923): 61–71.
- Wheldale, M., „The Inheritance of Flower Colour in *Antirrhinum majus*“, in: *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 79/532 (1907): 288–305.
- Wheldale, M., „On the Formation of Anthocyanin“, in: *Journal of Genetics* 1/3 (1911): 133–158.
- Wheldale, M., „The Flower Pigments of *Antirrhinum majus*. I. Method of Preparation“, in: *Biochemical Journal* 7 (1913): 87–91.
- Wheldale, M., „Our Present Knowledge of the Chemistry of the Mendelian Factors for Flower Colour“, in: *Journal of Genetics* 4/2 (1914): 109–129.
- Wheldale, M., *The Anthocyanin Pigments of Plants*, Cambridge: Cambridge University Press, 1916.
- Wheldale Onslow, M., *The Anthocyanin Pigments of Plants*, Cambridge: Cambridge University Press, 1925.
- [Wheldale] Onslow, M., „Chemical Effect of a Mendelian Factor for Flower Colour“, in: *Nature* 128/3226 (1931): 373–374.
- Wheldale, M. / Bassett, H. L., *On a Supposed Synthesis of Anthocyanin*. Cambridge: Cambridge University Press, 1914.

- Wiesner, J., „Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie unter dem Einflusse anderer Wissenschaften“, in: *Österreichische Botanische Zeitschrift* 55/4 (1905): 125–150.
- Wildman, S. G., „The Auxin-A, B Enigma: Scientific Fraud or Scientific Ineptitude?“, in: *Plant Growth Regulation* 22 (1997): 37–68.
- Wilke, E., „Bücherschau: Ueber elektrostatische Zellkräfte und mikroskopischen Elektrizitätsnachweis. Von Rudolf Keller“, in: *Zeitschrift für Elektrochemie* 18/20 (1912): 926–927.
- Wille, R.-J., *De stationisten. Laboratoriumbiologie, imperialisme en de lobby voor nationale wetenschapspolitiek, 1871–1909*. PhD Thesis, Radboud Universiteit, Nijmegen 2015.
- Willstätter, R., „Über Pflanzenfarbstoffe“, in: *Berichte der deutschen Chemischen Gesellschaft* 47/3 (1914): 2831–2874.
- Willstätter, R., *Aus meinem Leben. Von Arbeit, Muße und Freunden*, Weinheim: Verlag Chemie, 1949.
- Willstätter R., „On Plant Pigments. Nobel Lecture, June 3, 1920“, in: *Nobel Lectures, Chemistry 1901–1921*, Amsterdam: Elsevier, 1966, 301–312.
- Willstätter, R. / Zechmeister, L. / Kinder, W., „Synthese des Pelargonidins und Cyanidins“, in: *Deutsche Chemische Gesellschaft Berichte* 57 (1924): 1938–1944.
- Wilmot, S., „J. B. S. Haldane: the John Innes Years“, in: *Journal of Genetics* 96/5 (2017): 815–826.
- Wilson, E. B., „Some Aspects of Progress in Modern Zoology“, in: *Science* 41/1044 (1915): 1–11.
- Wilson, E. B., *The Physical Basis of Life. The First William Thompson Sedgwick Memorial Lecture, Delivered in Huntington Hall, Boston, MA, December 29, 1923*.
- Wimsatt, W., „Foreword“, in: S. Glennan / P. Illari (Hg.), *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*, London u. a.: Routledge, 2018, xiv–xvi.
- Wimsatt, W. C., „Reductive Explanation: A Functional Account“, in: R. S. Cohen / C. A. Hooker / A. C. Michalos / J. W. V. Evra (Hg.), *PSA 1974*, Dordrecht: Springer, 1976, 671–710.
- Woodward, J., *Making Things Happen: A Theory of Causal Explanation*, Oxford: Oxford University Press, 2003.
- Woodward, J., „Interventionism and Causal Exclusion“, in: *Philosophy and Phenomenological Research* 91/2 (2015): 303–347.
- Wright, C. / Bechtel, W., „Mechanisms and Psychological Explanation“, in: P. Thagard (Hg.), *Philosophy of Psychology and Cognitive Science*, Amsterdam: Elsevier, 2007, 31–79.
- Wright, S., „Color Inheritance in Mammals: Results of Experimental Breeding Can Be Linked up with Chemical Researches on Pigments – Coat Colors of All Mammals Classified as Due to Variations in Action of Two Enzymes“, in: *Journal of Heredity* 8/5 (1917): 224–235.
- Ziman, J., „Disciplinarity and Interdisciplinarity in Research“, in: R. Cunningham (Hg.), *Interdisciplinarity and the Organisation of Knowledge in Europe*, Brüssel: Office for Official Publications of the European Communities, 1999, 71–82.
- Zollman, K. J. S., „Learning to Collaborate“, in: T. Boyer-Kassem / C. Mayo-Wilson / M. Weisberg (Hg.), *Scientific Collaboration and Collective Knowledge*, Oxford: Oxford University Press, 2018, Kapitel 3, 65–77.
- Zsigmondy, R., *Kolloidchemie. Ein Lehrbuch*, Leipzig: Otto Spamer, 1920.
- Zuckerman, H., *Scientific Elites: Nobel Laureates in the United States*, New Brunswick: Transaction Publishers, 1996.



# Personenregister

## A

- Abderhalden, Emil (1877–1950) 18n, 40, 64 f.,  
276, 330  
Abel, John Jacob (1857–1938) 157n, 161 f., 167,  
189n  
Anderson, Ernest G. (1891–1973) 163, 266  
Arrhenius, Svante (1859–1927) 50 f., 61 f., 65n,  
86, 108 f., 112–114, 304  
Asher, Else (18?–1950) 120, 131n  
Asher, Leon (1865–1943) 17n, 35n, 61, 64n, 120,  
131n, 318 f.  
Astbury, William (1898–1961) 182n, 379, 384n  
Auerbach, Felix (1856–1933) 55 f., 58  
Avery, George Sherman (1903–1994) 204  
Avery, Oswald T. (1877–1955) 128n

## B

- Baas Beeking, Lourens Gerhard Marinus  
(1895–1963) 162 f., 177  
Baeyer, Adolf von (1835–1917) 48, 158n  
Baltzer, Fritz (1884–1974) 318–320  
Baly, Edward Charles Cyril (1871–1948) 89,  
359n  
Barcroft, Joseph (1872–1947) 28, 128n  
Bartlett, Harley Harris (1886–1960) 233 f., 266,  
345  
Bassett, Harold Llewellyn (18?–19?) 224, 233,  
237n  
Bateson, William (1861–1926) 19, 63, 211–214,  
222, 226, 228, 232–235, 237n, 239n, 256, 295,  
335, 350n  
Bauer, Hans (1891–1953) 324n  
Baur, Erwin (1875–1933) 232n, 256  
Bayliss, William Maddock (1860–1924) 18, 20,  
29n, 38n, 51, 61n, 128n, 166 f., 170n, 275n, 301

- Beadle, George Wells (1903–1989) 210n, 267 f.,  
376, 379, 386n  
Beale, Geoffrey H. (1913–2009) 248n, 254n,  
257n, 262–264  
Bechhold, Heinrich (1866–1937) 322  
Beer, Theodor (1866–1919) 93  
Bell, Janet (?–?) 243–245  
Bethe, Albrecht (1872–1954) 51n, 93, 288n, 297,  
301  
Berliner, Arnold (1862–1942) 56 f., 132  
Bernal, John Desmond (1901–1971) 370n  
Bernard, Claude (1813–1878) 18n, 27n  
Bernstein, Julius (1839–1917) 286n, 295n, 297 f.,  
300n  
Beutner, Reinhard (1885–1964) 20 f., 61, 66,  
320 f.  
Beyer, Adolf (1902–?) 167n  
Blaauw, Anton Hendrik (1882–1942) 138, 146 f.,  
150, 164n  
Blackman, Frederick Frost (1866–1947) 112n  
Blackman, Vernon Herbert (1872–1967) 165,  
177 f., 222n  
Blüh, Otto (1902–1981) 56n, 272, 275n, 280–  
282, 284n, 295n, 303–308, 324n, 344n, 367,  
369n, 373, 379n  
Bodenstein, Max (1871–1942) 133  
Bohr, Niels (1885–1962) 54 f., 110n  
Bois-Reymond, Emil du (1818–1896) 21n  
Boll, Franz (1849–1879) 105 f., 115n, 132,  
Bonner, David (1916–1964) 268n  
Bonner, James (1910–1996) 15 f., 23, 26n, 35, 46,  
142 f., 174–176, 182–188, 192 f., 195 f., 202n,  
204n, 268n, 273, 323n, 341, 356n, 361, 368n,  
371–373, 377, 380 f., 386  
Born, Max (1882–1970) 307n, 367n, 370n

Borsook, Henry (1897–1984) 15n, 165, 198  
 Boysen Jensen, Peter (1883–1959) 147, 150 f.,  
 156 f., 167n, 191n, 204  
 Brauner, Leo (1898–1974) 145, 188n  
 Brink, Royal Alexander (1897–1984) 231, 236  
 Bronk, Detlev Wulf (1897–1975) 358, 365,  
 368n, 378n, 384, 395n  
 Brooks, Mathilda Moldenhauer (1888–1981)  
 322  
 Brücke, Ernst von (1819–1892) 21n  
 Bungenberg de Jong, Hendrik G. (1893–1977)  
 183  
 Bunsen, Robert Wilhelm (1811–1899) 29, 92,  
 95–98, 106 f., 113, 129n, 146, 333  
 Butenandt, Adolf (1903–1995) 137n, 159, 164n,  
 203, 266, 268, 270 f., 361n, 380n, 382n, 385n  
 Butler, Nicholas Murray (1862–1947) 20

## C

Cannon, Walter B. (1871–1945) 128n  
 Carnap, Rudolf (1891–1970) 11 f., 393n  
 Chase, Aurin M. (1904–1999) 121, 125 f.,  
 Cholodny, Nicolai Grigorevič (1882–1953)  
 145 f., 150n, 167n, 188n, 191n, 193, 323n  
 Coehn, Alfred (1863–1938) 274, 295, 301 f.  
 Compton, Arthur (1892–1962) 367, 372n  
 Cori, Carl Ferdinand (1896–1984) 373n  
 Cori, Carl Isidor (1865–1954) 284n, 295, 373n  
 Cranfield, B. (?–?) 214 f., 218, 239  
 Crocker, William H. (1876–1950) 235n, 377 f.,  
 391n, 396  
 Crozier, Blanche, née Benjamin (1891–1965)  
 162n  
 Crozier, William John (1892–1955) 20n, 34, 52, 64,  
 67n, 80n, 110, 114 f., 118 f., 122n, 127–130, 132 f.,  
 162n, 235n, 357n, 369n, 371n, 376, 377n, 395n  
 Czaja, Alphons Theodor (1894–1984) 179  
 Czapek, Friedrich (1868–1921) 290, 347

## D

Dale, Henry Hallett (1875–1968) 53n  
 Darwin, Charles (1809–1882) 147n, 164  
 Darwin, Francis (1848–1925) 147n  
 Debye, Peter (1884–1966) 54n, 295n, 304–307  
 Dejdjar, Emil (1904–1967) 279, 283 f., 312, 369  
 Delbrück, Max (1906–1981) 347n, 372n, 386n  
 Dobzhansky, Theodosius (1900–1975) 15n

Doisy, Edward Adelbert (1893–1986) 159,  
 164n, 174n  
 Dolk, Françoise Jurriana „Frans“, née Hoeck  
 (1903–1945) 136, 177  
 Dolk, Herman Elisa (1904–1932) 23, 46, 136,  
 138, 143–146, 148, 150 f., 156 f., 162–166, 171 f.,  
 174 f., 177 f., 180n, 347, 349–352, 362n  
 Donders, Frans Cornelis (1818–1889) 61n  
 Driesch, Hans (1867–1941) 39n  
 Drude, Paul Karl Ludwig (1863–1906) 55n,  
 274  
 Duane, William (1872–1935) 369n  
 Dumas, Jean-Baptiste (1800–1884) 35  
 Dunn, William (1833–1912) 51n

## E

Ehrlich, Paul (1854–1915) 277, 290, 301n, 322,  
 384n  
 Einstein, Albert (1879–1955) 54n, 291–293, 386n  
 Ellinger, Philipp (1887–1952) 319  
 Emerson, Robert (1903–1959) 47n, 204  
 Emerson, Rollins Adam (1873–1947) 233 f.,  
 266 f., 345  
 Emerson, Sterling (1900–1988) 47n, 163n, 269,  
 361n  
 Emich, Friedrich (1860–1940) 165, 289 f.  
 Ephrussi, Boris (1901–1979) 267 f.  
 Erxleben, Johanne Wilhelmine „Hanni“  
 (1903–2001) 23, 136, 140–142, 145, 166, 169,  
 178, 180 f., 189, 191, 194n, 203, 355n, 363n,  
 379 f., 382, 385  
 Euler-Chelpin, Hans von (1873–1964) 112n

## F

Fischer, Emil (1852–1900) 35, 59 f., 62, 158n,  
 171, 160, 203, 331, 384n  
 Fischer, Hans (1881–1945) 158n  
 Fitting, Hans (1877–1970) 147n, 188n, 192  
 Flexner, Simon (1863–1946) 51n, 80n, 130  
 Forbes, Alexander (1882–1965) 19 f., 66n  
 Franck, James (1882–1964) 56n  
 Frank, Philipp (1884–1966) 276n, 291 f., 369n,  
 392 f.  
 Freundlich, Herbert (1880–1941) 66n, 294n,  
 297, 302n  
 Frey-Wyssling, Albert (1900–1988) 183–186,  
 370 f., 373n, 381

Fürth, Hedwig (1901–1977) 272  
 Fürth, Reinhold (1893–1979) 15 f., 23, 46, 55,  
 164, 272, 274–277, 280–285, 288, 291–300,  
 303–309, 312–315, 320 f., 323 f., 333 f., 349–  
 351, 360–362, 364, 367, 369 f., 372, 381 f., 391 f.

**G**

Gairdner, Alice (1873–1954) 212n, 214n, 249  
 Gicklhorn, Josef (1891–1957) 11, 16, 23, 32, 46,  
 52, 272–285, 288–291, 293, 295–297, 299,  
 302 f., 308–312, 314–316, 318, 321–326, 332,  
 340, 343, 347n, 350 f., 360 f., 364, 366, 377,  
 379 f., 382, 391n, 393n  
 Gicklhorn, Renée, née Czernin von Dirkenau  
 (1897–1980) 389n, 325  
 Glaser, Otto (1880–1951) 79n, 92n, 99n, 109 f.,  
 121, 127n  
 Goldschmidt, Richard (1878–1958) 39n, 51 f.  
 Gortner, Ross Aiken (1885–1942) 21n, 212n  
 Gradmann, Hans (1892–1983) 167n  
 Grafe, Victor (1878–1936) 290  
 Gregory, Richard Arman (1864–1952) 46n  
 Grundfest, Harry (1904–1983) 372n

**H**

Haagen Smit, Arie Jan (1900–1977) 23, 136,  
 139–142, 145n, 166n, 169n, 174, 178–182,  
 189–191, 193 f., 196 f., 201 f., 206 f., 266–268,  
 363n, 374 f., 380  
 Haagen Smit, Maria „Zus“ Wilhelmina, née  
 Bloemers (1910–2006) 139  
 Haas, Arthur Erich (1884–1941) 54–56  
 Haber, Fritz (1868–1934) 16, 25–27, 61, 132 f.  
 Haberlandt, Gottlieb J. F. (1854–1945) 149n,  
 161n, 167 f.  
 Haeckel, Ernst (1834–1919) 31  
 Haldane, John Burdon Sanderson (1892–  
 1964) 46, 65, 208, 212 f., 215n, 221 f., 229 f.,  
 235–237, 239–241, 246, 249, 156n, 261–263,  
 267–269, 274, 331, 344, 349, 360n, 383, 391  
 Haldane, John Scott (1860–1936) 28n, 65  
 Hale, George Ellery (1868–1938) 25n, 32n, 36n,  
 170n  
 Halík, Ladislaus (1903–?) 279, 312, 314  
 Hall, Alfred Daniel (1864–1942) 214, 239n,  
 247–249, 257, 261 f., 353, 363  
 Hansen, Hans Marius (1886–1956) 369n

Hanson, Frank Blair (1886–1945) 204n, 375n,  
 379n  
 Hardy, William Bate (1864–1934) 32, 51, 294n  
 Haworth, Walter N. (1883–1950) 137n  
 Hecht, Cecilia Huebschmann (1892–1974)  
 79n, 90  
 Hecht, Maressa (1924–2010) 118n  
 Hecht, Selig (1892–1947) 11, 15, 20, 23, 31n, 34,  
 40, 46, 52 f., 62, 64, 67n, 78–104, 106–135,  
 137 f., 146n, 161 f., 169, 171, 235n, 274, 296,  
 327–331, 333–341, 343, 345–347, 349–355,  
 357–359, 368–373, 377, 380, 386, 388n,  
 390–392, 395n  
 Helmholtz, Hermann von (1821–1894) 21n,  
 56n, 88n, 110n  
 Henderson, Lawrence J. (1878–1942) 18n, 28,  
 39n, 50n  
 Henri, Victor (1872–1940) 107  
 Herbst, Curt (1866–1946) 39n  
 Heyn, Antonius Nicolaas Johannes (1906–  
 1992) 23, 46, 152 f., 173, 175–177, 181–183, 185,  
 187 f., 356n, 368, 373, 380 f., 388n  
 Hill, Archibald Vivian (1886–1977) 347n,  
 370 f.  
 Hill, Robert „Robin“ (1899–1991) 209n, 237n,  
 381n  
 Hirsch, Gottwald Christian (1888–1972) 17 f.,  
 318 f.  
 Hitler, Adolf (1889–1945) 367  
 Höber, Rudolf (1873–1953) 51n, 290, 347, 356 f.  
 Hoff, Jacobus Henricus van 't (1852–1911) 61n,  
 112, 129n, 138n  
 Hofmeister, Franz (1850–1922) 17n  
 Hopkins, Frederick Gowland (1861–1947) 16,  
 18, 21, 50 f., 60 f., 154n, 170, 208, 212, 215, 222,  
 232 f., 237, 257, 261, 264 f., 295, 374n  
 Hoppe-Seyler, Felix (1825–1895) 17n  
 Hückel, Walter (1895–1973) 158n

**I**

Ilse, Dora (1898–1979) 129n  
 Innes, John (1829–1904) 213n  
 Irwin Osterhout, Marian (1888–1973) 322

**J**

Jordan, Hermann Jacques (1877–1943) 163 f.  
 Jordan, Pascual (1902–1980) 372n, 379n

**K**

- Karrer, Paul (1889–1971) 123 f., 133 f., 137n, 158n, 206n, 210 f., 221, 241, 244, 290n, 349n, 359n, 361, 374, 380, 386, 388n
- Kaye, George William Clarkson (1880–1941) 16
- Keller, Rudolf [Kohn] (1875–1964) 20n, 46, 272–280, 284–307, 310–319, 321–326, 332 f., 342–245, 350 f., 354, 362, 367, 376, 385 f., 392 f.
- Khouvine, Yvonne (1896–1981) 16n, 27n, 32n, 267
- Kinoshita, Toosaku (18?–19?) 90 f., 102, 111
- Kluyver, Albert Jan (1888–1956) 371n
- Kögl, Fritz (1897–1959) 15, 20, 23, 35, 46, 62, 136 f., 139–142, 144 f., 150 f., 158–161, 165 f., 168–172, 174, 178–182, 187–189, 191, 193–195, 197–203, 205, 210, 265, 267 f., 324, 331–333, 341, 344 f., 348 f., 351–354, 358, 360–365, 374 f., 380–382, 385, 388, 390
- König, Arthur (1856–1901) 105, 132
- Koepfli, Joseph Blake (1904–2004) 11, 35, 46–48, 52n, 62, 161, 188 f., 197 f., 200 f., 349, 351, 363, 368n, 374–376, 381
- Köttgen, Else (1867–?) 91, 105, 111
- Kohn, Alfred (1867–1959) 286n, 289n, 292n
- Koningsberger, Victor J. (1895–1966) 147n, 162 f.
- Kries, Johannes von (1853–1928) 58, 104–107, 111
- Krogh, August (1874–1949) 71
- Kruyt, Hugo Rudolph (1882–1959) 164, 183
- Kühn, Alfred (1885–1968) 266, 268
- Kühne, Wilhelm (1837–1900) 105 f., 115n, 131 f.
- Kuhn, Richard (1900–1967) 124, 134, 137n, 158n, 205 f., 374n

**L**

- Ladenburg, Rudolf (1882–1952) 324n
- Larguier des Bancels, Jean (1876–1961) 107
- Lasareff, Piotr Petrovich (1878–1942) 98 f., 106, 108, 131n, 345, 347, 365, 371
- Laquer, Fritz (1888–1954) 160 f., 164n, 172n
- Lawrence, William John Cooper (1899–1985) 23, 46, 208 f., 213 f., 226–229, 235 f., 239, 247, 249–252, 254–256, 261, 263 f., 270, 350, 362, 383, 390

- Lecher, Ernst (1856–1926) 57, 66, 288
- Lenin, Wladimir Iljitsch (1870–1924) 26n
- Lepeschkin, Wladimir Wasiljewitsch (1876–1956) 152n, 162n, 319
- Liebig, Justus von (1803–1873) 35
- Liebus, Adalbert (1876–1946) 282n
- Liesegang, Raphael (1869–1947) 275n, 316, 330
- Lillie, Frank R. (1870–1947) 28, 35n, 52n, 234n, 347n, 364, 378, 392n, 395
- Lillie, Ralph S. (1875–1952) 20n, 297
- Linsbauer, Karl (1872–1934) 274n, 276 f., 279, 283 f., 288 f., 296 f., 316, 325
- Loeb, Jacques (1859–1924) 18, 21, 28–31, 39n, 50–52, 58 f., 61n, 79 f., 90, 92, 94, 128n, 163, 163, 165, 232n, 275, 297, 301 f., 359n, 377, 395n
- Loewi, Otto (1873–1961) 47n, 53n
- Ludwig, Carl (1816–1895) 21n, 61n, 131n
- Luther, Robert (1868–1945) 52

**M**

- Mach, Ernst (1838–1916) 57, 60, 70
- Mainx, Felix (1900–1983) 170n, 293n, 324n
- Mendeleev, Dmitri (1834–1907) 128n
- Meyer, Hans Leopold (1871–1942) 59n, 279n
- Meyerhof, Otto (1884–1951) 124, 133n, 380
- Michaelis, Leonor (1875–1949) 17, 297, 301 f.
- Milicka, O. (?–?) 306n, 309
- Millikan, Robert A. (1868–1953) 52n, 162n
- Möllendorff, Wilhelm von (1887–1944) 300, 322n
- Molisch, Hans (1856–1937) 210 f., 273, 285 f., 288–290
- Morgan, Thomas Hunt (1866–1945) 15–17, 20n, 39 f., 50, 56 f., 65 f., 79 f., 90, 128–130, 137 f., 144, 156, 162–165, 174 f., 177, 182 f., 200–202, 209, 228, 231, 234 f., 265–267, 295, 343, 350n, 352, 356 f., 376 f.
- Moser, Ludwig (1805–1880) 105
- Moyle [Needham], Dorothy (1896–1987) 223n

**N**

- Nagel, Wilibald (1870–1911) 88n, 90n, 101n, 115
- Needham, Joseph (1900–1995) 18, 28, 395n
- Němec, Bohumil (1873–1966) 279n
- Nernst, Walther (1864–1941) 57 f., 60 f., 274
- Neuberg, Carl (1877–1956) 290

Neurath, Otto (1882–1945) 11n  
 Nielsen, Niels (1900–?) 157, 166 f., 191n, 345  
 Nierenstein, Maximilian (1877–1946) 221n,  
 233n, 240n  
 Nistler, Alois (1904–?) 282  
 Northrop, John Howard (1891–1987) 92n,  
 162n  
 Noiüy, Pierre Lecomte du (1883–1947) 16n  
 Noyes, Arthur Amos (1866–1936) 162, 198

## O

Onslow, Huia Victor Alexander Herbert  
 (1890–1922) 235n  
 Oppenheimer, Carl Nathan (1874–1941) 17n  
 Ornstein, Leonard Salomon (1880–1941)  
 294n, 371n  
 Osterhout, Winthrop J. V. (1871–1964) 18, 39n,  
 50, 79 f., 90, 128, 130, 315n, 319, 322  
 Ostwald, Wilhelm (1853–1932) 107n  
 Overbeek, Johannes van (1908–1988) 23,  
 181–183, 357, 380

## P

Paál, Árpád (1889–1943) 147 f., 150, 156n, 167n  
 Palladin, Wladimir (1859–1922) 223n  
 Pauli, Wolfgang (1900–1958) 297 f., 324n  
 Pauling, Linus (1901–1994) 15, 162n, 198, 201 f.,  
 206, 373n, 376, 384, 386 f., 391n  
 Parker, George Howard (1864–1955) 93 f., 106,  
 118, 129  
 Pearl, Raymond (1879–1940) 50n, 62 f., 92n  
 Pechhold, Rudolf (1902–1987) 280 f., 306n  
 Pekarek, Josef (1899–1943) 279, 282, 314 f., 323,  
 342 f., 367, 369  
 Pellow, Caroline (1882–1963) 214n  
 Perkin Jr., William Henry (1860–1929) 48,  
 220n  
 Perrin, Jean (1870–1942) 291n, 297n  
 Péterfi, Tibor (1883–1953) 276, 311  
 Pfeffer, Wilhelm (1845–1920) 38 f., 57n, 61n  
 Piper, Hans (1877–1915) 88n, 101 f.  
 Poulson, Donald (1910–1989) 143n  
 Pregl, Fritz (1869–1930) 165, 289 f.  
 Prévost, Jean Louis (1838–1927) 35n  
 Price, James Robert „Jerry“ (1912–1999) 254,  
 262–264, 374, 380  
 Priestley, Joseph Hubert (1883–1944) 182 f.

Pringsheim, Ernst Georg (1881–1970) 18–20,  
 66n, 70, 155, 161n, 169n, 282n, 324n, 344n,  
 350, 370, 392 f.  
 Pringsheim, Hans (1876–1940) 17n, 161n  
 Przibram, Hans Leo (1874–1944) 66n, 288n  
 Przibram, Karl (1878–1973) 293n  
 Pulle, August (1878–1955) 163  
 Punnett, Reginald (1875–1967) 235n, 264  
 Pütter, August (1879–1929) 98–100, 104n,  
 114n, 131n, 345, 347

## R

Rashevsky, Nicolas (1899–1972) 369n, 372  
 Reynolds, Thelma Muriel (1907–1994)  
 243–245  
 Robbins, William Jacob (1890–1978) 204  
 Robertson, Alexander (1896–1970) 219, 221,  
 240n, 243n  
 Robertson, Thorburn Brailsford (1884–1930)  
 165  
 Robinson, Gertrude Maud, née Walsh (1886–  
 1954) 23, 217–219, 240–243, 246–247, 249,  
 254, 263, 332, 342, 363, 374  
 Robinson, Robert (1886–1975) 23, 46, 48, 62,  
 208–213, 215, 217–222, 225, 230, 233, 236–247,  
 249, 253–254, 257, 261–265, 270, 324, 332,  
 342, 344, 349, 351–353, 355, 360 f., 363–365,  
 374 f., 388n  
 Roscoe, Henry Enfield (1833–1915) 29, 92,  
 95–98, 106 f., 113, 129n, 146, 333  
 Rothert, Władysław (1863–1916) 147n  
 Rothschild, Edmond James de (1845–1934)  
 16, 26 f.  
 Rutherford, Ernest (1871–1937) 50n, 54 f.  
 Ružička, Leopold (1887–1976) 158n, 178n, 199

## S

Sachs, Julius (1832–1897) 147n, 152, 167 f., 345n  
 Sando, Charles Earl (1894–1974) 211, 233 f., 237,  
 345, 352n  
 Saunders, Edith Rebecca (1865–1945) 225n,  
 235n  
 Schottky, Walter (1886–1976) 324n  
 Schrödinger, Erwin (1887–1961) 280n, 295n,  
 306, 372n  
 Scott-Moncrieff, Rose (1903–1991) 11, 15 f., 23,  
 35, 46, 208 f., 212–226, 229 f., 235, 237–254,



- 256–264, 268–271, 327 f., 334–336, 338 f.,  
342–344, 346 f., 351–355, 357, 361–363, 365,  
374, 380–383, 390 f.
- Seki, Masaji (1894–1965) 318 f.
- Seubert, Elisabeth (1899–19?) 149n, 154, 167n
- Sharpey-Shafer, Edward Albert (1850–1935)  
62 f.
- Shear, Cornelius Lott (1865–1956) 32, 36
- Sheppard, Samuel Edward (1882–1948) 95,  
97n, 100n
- Shlaer, Simon (1902–1969) 120–122, 126
- Skoog, Folke K. (1908–2001) 163n, 175, 190 f.
- Smith, Emil L. (1911–2009) 121
- Smoluchowski, Marian (1872–1917) 292–295
- Snow, George Robert Sabine “Robin” (1897–  
1969) 188n, 191 f., 203n
- Söding, Hans (1898–2001) 152, 154, 167n, 176,  
192 f.
- Sörensen, Sören Peter Lauritz (1868–1939) 297
- Sommerfeld, Arnold (1868–1951) 324
- Spek, Josef (1895–1964) 62
- Spiro, Karl (1867–1932) 276, 302, 316 f., 321
- Spoehr, Herman Augustus (1885–1954) 71n,  
395 f.
- Stark, Peter (1888–1932) 149 f., 154, 167n
- Starling, Ernest Henry (1866–1927) 128n,  
166–169
- Stern, Kurt (1892–1938) 273, 317, 322
- Sturgess, Violet Celia (1913–?) 243, 262–264,  
374, 380
- Sutton, E. M. (?–?) 214
- T**
- Tansley, Katharine (1904–?) 123, 131 f.
- Tatum, Edward Lawrie (1909–1975) 203, 210n,  
267 f.
- Thimann, Kenneth Vivian (1904–1997) 11, 23,  
35, 46, 136, 138, 142–145, 151, 158, 164–166,  
171 f., 174–181, 186–192, 195–201, 203 f., 206,  
222, 266 f., 289, 323n, 327, 331, 341, 345,  
348–351, 354, 356n, 363, 365, 368, 373–376,  
378, 380, 383, 388 f.
- Thomson, Joseph John (1856–1940) 55, 274
- Timoféeff-Ressovsky, Nicolai (1900–1981)  
371n
- Todd, Alexander R. (1907–1997) 23, 46 f., 62,  
242 f., 374 f., 384
- Trendelenburg, Wilhelm (1877–1946) 47n,  
57n, 106
- Troland, Leonard Thompson (1889–1932)  
94 f., 100, 105n, 130 f., 136n
- Tschermak-Seysenegg, Armin (1870–1952)  
284n, 286n, 293n, 295, 297, 300 f.
- U**
- Ubisch, Gerta von (1882–1965) 144
- Uexküll, Jakob J. Baron von (1864–1944) 39n,  
93
- Umrath, Karl (1899–1985) 276n, 283 f., 315,  
322 f., 369
- Unna, Paul (1850–1929) 322
- V**
- Verworn, Max (1863–1921) 18, 62–64, 74
- Vries, Hugo de (1848–1935) 61n, 128n, 138n
- W**
- Waals, van der Johannes Diderik (1837–1923)  
138n
- Waelsch, Hans Herbert (1909–1978) 281n,  
308–310, 338n, 340, 343n, 346
- Waelsch, Heinrich B. (1905–1966) 284
- Wald, Frances, née Kinglsey (1906–1980) 124
- Wald, George (1906–1997) 18, 46, 79n, 99n,  
101, 109, 120, 122–126, 131–134, 137, 210, 349,  
354, 359, 361, 368n, 376–381, 386
- Warburg, Emil (1846–1931) 56n
- Warburg, Otto (1883–1970) 20, 23, 123 f., 131n,  
203
- Weaver, Warren (1894–1978) 16n, 26 f., 30, 32 f.,  
80, 202, 209n, 243n, 361n, 372–376, 379, 386
- Weber, Friedl (1886–1960) 62, 290
- Weigert, Fritz (1876–1947) 52, 95, 105n, 107 f.,  
113, 117, 133, 290, 359, 361
- Weigner, Nelly (1891–1986) 292n
- Weij, Hotze Gijsbert van der (1906–?) 23, 181
- Weismann, August (1834–1914) 31
- Went, F. A. F. C. (1863–1935) 20, 23, 92n, 136,  
138–140, 144–157, 161–166, 170–174, 177–182,  
184n, 189–192, 196n, 199 f., 203, 265, 273, 295,  
353, 360 f., 390n
- Went, Frits Warmolt (1903–1990) 11, 20, 23,  
46, 138n, 140, 143 f., 146–152, 156 f., 159 f.,  
163 f., 166–168, 175, 177, 179 f., 186, 188 f.,

- 192 f., 196–201, 204, 266, 276, 323, 327, 331,  
337 f., 346n, 349–351, 354 f., 362–364, 368n,  
379–381
- Westerdijk, Johanna (1883–1961) 163
- Wheldale [Onslow], Muriel (1880–1932) 208,  
212, 222–226, 230–237, 239, 254, 260, 263,  
268, 271, 327 f., 330 f., 333, 344 f., 349 f., 352 f.,  
357 f., 390 f.
- Widmer, Rose (?–?) 221, 244, 361
- Wieland, Heinrich Otto (1877–1957) 158n,  
164n
- Willstätter, Richard (1872–1942) 51n, 60, 62,  
158n, 210 f., 215 f., 220 f., 223–226, 235n, 237n,  
241, 253, 264, 332, 388n, 390
- Wilson, Edmund Beecher (1856–1939) 30, 39 f.
- Windaus, Adolf (1876–1959) 137n, 158n
- Winternitz-Marcus, Ida (1894–1958) 292 f.
- Winton, Dorothea de (1891–1982) 212n, 214,  
249
- Wöhler, Friedrich (1800–1882) 28n
- Wolf, Ernst (1902–1992) 120, 122n, 129, 380
- Wurmser, René Bernard (1890–1993) 130, 371
- Z**
- Zechmeister, László (1889–1972) 158n, 220n
- Zerrahn-Wolf, Gertrud (1909–1999) 122n
- Ziegner, Erika von (1906–1995) 159
- Zsigmondy, Richard (1865–1929) 61, 294



Marie-Christin Schönstädt

## Wissenschaft evaluieren

Der Wissenschaftsrat und das ostdeutsche Wissenschaftssystem während der Wende (1989/90)

WISSENSCHAFTSKULTUREN III – BAND 57

2024. 299 Seiten mit 9 s/w-Abbildungen

978-3-515-13590-0 GEBUNDEN

978-3-515-13594-8 E-BOOK

Evaluationen, Monitoring und Formen der Qualitätssicherung spielen heute eine zentrale Rolle im Wissenschaftssystem. Der Kölner Wissenschaftsrat verlieh dem Instrument der Forschungsbewertung nachhaltige Durchschlagskraft, indem er die Evaluation mit der deutschen Vereinigung 1990 besonders stark machte. Die Vereinigung ging auf wissenschaftlicher Ebene mit einer umfassenden Bestandsaufnahme ostdeutscher Forschungseinrichtungen einher, was zu Institutsschließungen, Abwicklungen sowie Neu- und Umgründungen führte. Dieser Prozess wird in den Fachdisziplinen bis heute ambivalent diskutiert. Marie-Christin Schönstädt zeigt mit ihrer Studie wissenschaftsgeschichtlich auf, dass die Transformation des ostdeutschen Wissenschaftssystems eigentlich dem Westen galt. Der Wissenschaftsrat richtete sein Handeln

konsequent an westdeutschen Problemlagen aus, ohne ostdeutsche Spezifika zu berücksichtigen. Gleichzeitig setzte die Evaluation der früheren DDR-Akademieinstitute Impulse für die vereinte Wissenschaftslandschaft und wirkte als Katalysator einer doppelten Ko-Transformation, an deren Ende die Systemevaluation in den beginnenden 2000er Jahren stand.

### DIE AUTORIN

Marie-Christin Schönstädt ist wissenschaftliche Bibliothekarin und leitet das Bibliotheksmanagement der FOM Hochschule in Essen. Dort ist sie für Lizenzgeschäfte und die digitale Literaturerwerbung zuständig.



Franz Steiner  
Verlag

Hier bestellen:  
[service@steiner-verlag.de](mailto:service@steiner-verlag.de)

BiblioScout



Andreas Neumann

## Gelehrsamkeit und Geschlecht

Das Frauenstudium zwischen deutscher Universitätsidee und bürgerlicher Geschlechterordnung (1865–1918)

WISSENSCHAFTSKULTUREN | REIHE III – BAND 56

2022. 420 Seiten mit 8 Farb- und 3 s/w-Abbildungen sowie 14 Tabellen

978-3-515-13165-0 GEBUNDEN

978-3-515-13166-7 E-BOOK

Weshalb durften Frauen an deutschen Universitäten im internationalen Vergleich erst spät studieren? Wieso entbrannte in Deutschland um das Thema ein Streit, der ein halbes Jahrhundert andauerte? Und wie wurde eine Einigung erzielt? Mit Antworten auf diese Fragen fügt Andreas Neumann der Geschichte des Frauenstudiums ein wichtiges Kapitel hinzu. Seine wissenschaftliche Diskursanalyse steht auf breiter Quellenbasis und entschlüsselt Machtpotenziale beteiligter Interessengruppen sowie verhandelte Wissensbestände. Der Mixed-Methods-Zugang verbindet die qualitative Analyse von Deutungen und Narrativen mit der quantitativen Analyse von sozialen Strukturen. Dieser Ansatz geht über deskriptive Darstellungen hinaus, weil er Erklärungen liefert: Deutlich wird, wie sich die Männeruniversität dynamisch stabilisierte. Bei der Zulassung von Frauen zum Studium handelte es sich deshalb um keine reine Fortschrittsgeschichte. Es gelang der bürgerlichen Frauenbewegung

zwar, die Bildungspolitik über die Öffentlichkeit zu beeinflussen – hier zeigt sich das deutsche Kaiserreich von seiner fortschrittlichen Seite. Grenzen dieser Modernität liegen jedoch in der Voreingenommenheit gegenüber „der akademischen Frau“, die schon die „gläserne Decke“ für Akademikerinnen im Wissenschaftsbetrieb erkennen lässt.

### DER AUTOR

Andreas Neumann ist wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Universitätsgeschichtlichen Forschungsstelle am Universitätsarchiv Jena und Lehrbeauftragter am Lehrstuhl für Geschlechtergeschichte an der FSU Jena. Seine Forschungsinteressen liegen auf dem Gebiet der Sozial- und Kulturgeschichte des 19. und 20. Jahrhunderts mit Schwerpunkt auf Universitäts- und Geschlechtergeschichte. Zur Zeit forscht er zu akademischen Ehrungen an der Schnittstelle zwischen Wissenschaft, Gesellschaft und Politik.



Franz Steiner  
Verlag

Hier bestellen:  
[service@steiner-verlag.de](mailto:service@steiner-verlag.de)

BiblioScout



Stefan Droste

## Offensive Engines

Projektmacher und Militärtechnik  
im langen 18. Jahrhundert

WISSENSCHAFTSKULTUREN | REIHE I – BAND 3

2022. 452 Seiten mit 17 Farb- und 21 s/w-Abbildungen

978-3-515-13242-8 GEBUNDEN

978-3-515-13243-5 E-BOOK

Das ‚Zeitalter der Projekte‘, das Daniel Defoe 1697 ausrief, war ein kriegerisches. In den Köpfen ehrgeiziger Erfinder entstand eine Vielzahl experimenteller Waffen und Kriegsmaschinen für die wachsenden Streitkräfte der europäischen Herrscher. Als gescheiterte Träumer diskreditiert, gerieten die meisten dieser Projektmacher in Vergessenheit. Doch aus den Bruchstücken ihrer Bemühungen lässt sich eine schillernde Wissenskultur rekonstruieren, in der um Innovation und die Legitimität praktischen Wissens gerungen wurde.

Stefan Droste zeigt mit Archivmaterial aus dem Alten Reich, England und den Niederlanden beispielhafte Fälle dieser ‚namenlosen‘ militärtechnischen Projektmacher auf: Sie enthüllen utopische Fiktionen frühneuzeitlicher Kriegsführung, Konflikte um die Deutungshoheit über die eigensinnigen Maschinen sowie Taktiken der Geheimhaltung in Systemen höfischer Patronage. Das moderne Rollenbild militärtechnischer

Experten, so zeigt Droste, entstand paradoxerweise gerade im Angesicht des Scheiterns ihrer Erfindungen.

### DER AUTOR

Stefan Droste hat am Göttinger Lehrstuhl für Geschichte der Frühen Neuzeit sowie als Dozent für Public History gearbeitet. Seine Forschungsschwerpunkte liegen in der Wissensgeschichte / History of Science und der Militär- und Technikgeschichte. Seine Promotion entstand im Rahmen des DFG-Graduiertenkollegs 1507 „Expertenkulturen des 12. bis 18. Jahrhunderts“.

### AUS DEM INHALT

Ein erfundener Krieg | Praktiken des Projektmachens | Wissen unter Waffen | Facetten einer Erfindung | Projektmacher als Experten | Die Praxis prekären Projektmachens | Quellen- und Literaturverzeichnis | Register



Franz Steiner  
Verlag

Hier bestellen:  
[service@steiner-verlag.de](mailto:service@steiner-verlag.de)

BiblioScout

Interdisziplinäre Forschung ist anspruchsvoll, aber oft der erfolgversprechendste Weg zur Lösung wissenschaftlicher Probleme. Diese Überzeugung setzte sich in den 1920er- und 1930er-Jahren zunehmend durch. Wie kamen Forscher\*innen dazu, über die eigenen Fachgrenzen hinaus zu denken und zu arbeiten? Wie fanden sie geeignete Kooperationspartner\*innen und wie koordinierten sie ihre unterschiedlichen Ressourcen, Fähigkeiten und Ziele? Diesen Fragen geht Caterina Schürch in vier Fallstudien nach. Wir begegnen Chemiker\*innen, die gespannt verfolgten, ob sich Haferkeimlinge krümmen oder Dahlienkreuzungen violette Blüten ausbilden, und Biologen, die Klaffmuscheln mit Fotoplatten verglichen oder an Wasserflöhen elektrohistologische Färbemethoden entwickelten. Schürch analysiert das Vorgehen dieser Forscher\*innen vor dem Hintergrund neuerer philosophischer Thesen zur Aufklärung biologischer Mechanismen. Ihre Aufarbeitung der konzeptionellen, materiellen und methodologischen Grundlagen der Projekte ermöglicht ein besseres Verständnis der Attraktivität und der Herausforderungen der Forschung an der Schnittstelle von Biologie, Physik und Chemie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.

[www.steiner-verlag.de](http://www.steiner-verlag.de)

**Franz Steiner Verlag**

ISBN 978-3-515-13125-4

