

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle a. S.)

**ZUR THEORIE DER FLIMMERBEWEGUNG  
(DYNAMIK, NUTZEFFEKT, ENERGIEBILANZ).**

Von

**WILHELM LUDWIG.**

Mit 25 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. August 1930.)

<b>Inhaltsverzeichnis.</b>		Seite
Einleitung		398
1. Kapitel:	Die Grundfrage in der Mechanik mikroskopischer Cilien (Ruder)	400
	a) Allgemeine Formulierung	400
	b) Die bisherige Ansicht	401
	c) Das Widerstandsgesetz	402
	d) Der Vortrieb durch starre, stets im Wasser befindliche Ruder von mikroskopischer Dimension	406
2. Kapitel:	Der Wimperschlag am lebenden Objekt	412
3. Kapitel:	Die Mechanik der Bewegung formveränderlicher Cilien	414
	a) Problemstellung	414
	b) Prinzipielles über Modellversuche	415
	c) Die Modellapparatur	417
	d) Kontrolle der Apparatur	420
	e) Gültigkeit des STOKESSCHEN Gesetzes beim Modell	423
	f) Einfluß der Wandung des Versuchsgefäßes	427
	g) Der Widerstand verschieden langer Ruder	429
	h) Der Widerstand der Wimper bei Bewegung senkrecht und parallel zu ihrer Achse	432
	i) Der Widerstand der Wimper bei Bewegung schief zu ihrer Achse	437
	k) Der Widerstand beliebig gebogener Ruder (Wimpern)	444
4. Kapitel:	Der „innere Wirkungsgrad (Nutzeffekt)“ der Cilienbewegung	445
	a) Problemstellung	445
	b) Der innere Wirkungsgrad der Cilie am ruhenden Cilienträger	448
	c) Diskussion der Ergebnisse	459
	d) Der innere Wirkungsgrad der Cilie am bewegten Cilienträger (Typus des Infusors)	463
	e) Diskussion der Ergebnisse. Die Befunde von GELEI	471
	f) Rückschlüsse auf die innere Mechanik der Wimper. Die Theorien der Cilienbewegung	476
5. Kapitel:	Kurze Rekapitulation des bisherigen Inhalts ohne Verwendung mathematischer Hilfsmittel	480

	Seite
6. Kapitel: Der Energiebedarf der Flimmerbewegung im Rahmen des Energiehaushalts der Flimmerzelle (Typ des Infusors) . . . . .	486
7. Kapitel: Ist der hohe Energiekonsum der Flimmerzelle eine Anpassung an die Flimmerbewegung? . . . . .	493
8. Kapitel: Bemerkungen zur Geißelbewegung . . . . .	498
Zusammenfassung . . . . .	502
Literaturverzeichnis . . . . .	503

### Einleitung.

Die Flimmerbewegung, unter der man die verschiedenen Formen der Bewegung von Geißeln und Wimpern zusammenfaßt, tritt im Tierreich bei isolierten Zellen auf und bei solchen, die einem Verbandsangehörigen. Die erste Gruppe, die der isolierten Flimmerzellen, wird im Tierreich vertreten durch viele Protozoen, durch die Gameten gewisser niederer und durch die männlichen Keimzellen der meisten höheren Tiere; zur zweiten Gruppe gehören die Zellen des Geißel- und Flimmerepithels und daneben noch die Individuen gewisser Flagellatenkolonien. Ohne Zweifel ist die Flimmerbewegung zuerst bei isolierten Zellen entstanden, und zwar bereits auf phylogenetisch sehr früher Stufe, in jenem Zeitpunkt, als zum erstenmal die Zellen von der passiven zur Eigenbewegung übergingen. Erst viel später, erst nach dem Entstehen vielzelliger Formen, konnte Flimmerepithel auftreten und dieses diente anfangs (Flimmerlarven, Turbellarien) noch dem gleichen Zweck, eine Eigenbewegung zu vermitteln. Die Verlagerung des Flimmerepithels in innere Hohlräume des Körpers, wo es jetzt nicht mehr der Eigenbewegung, sondern der Erzeugung von Flüssigkeitsströmungen parallel zur Körperoberfläche dient, ist sicherlich erst späteren Datums.

Die Flimmerbewegung umfaßt die Wimper- (= Cilien-) und die Geißelbewegung unter sich. Der ursprünglichste und darum auch einfachste Unterschied beider Bewegungen ist der, daß Geißeln in geringer (1 bis wenige), Cilien in relativ großer Anzahl pro Zelle vorhanden sind. Als charakteristische Typen wird meistens der eingeißelige Flagellat dem vielwimprigen Infusor gegenübergestellt und bei Betrachtungen nicht spezieller Art erscheint es, durchaus erlaubt, sich auf diese beiden Typen zu beschränken. Ein mit der verschieden großen Zahl der wimpernden Organellen verbundener weiterer Unterschied liegt darin, daß die Geißeln die Wimpern an Größe übertreffen und ein dritter ist dadurch gegeben, daß im allgemeinen die Bewegung der Wimpern eine rudende ist, während die der Geißeln zumindest den Anschein einer Rotation erweckt. Die Geißelbewegung mag im Gegensatz zu der der Cilien als die kompliziertere Bewegungsart erscheinen; dies liegt wohl weniger daran, daß aus der Anschauung vom Boote her die Ruderbewegung die vertrautere ist, als vielmehr in dem Umstand, daß im dreidimensionalen Raum verlaufende Bewegungen unserer Vorstellung weniger zugänglich sind als die

in einer Ebene verlaufende Ruderbewegung. Mit Wahrscheinlichkeit aber ist anzunehmen, daß ausgehend von ein- oder weniggeißelten Organismen über den Weg von holomastigaceenartigen Formen sich die kurz-wimprigen Ciliaten herausgebildet haben.

Unsere heutige Kenntnis von der Flimmerbewegung hat in jüngster Zeit durch GRAY („Ciliary Movement“, Cambridge 1928) eine Zusammenfassung erfahren, die zwar im Hinblick auf den geringen Umfang des Buches (162 Seiten) nicht in jeder Beziehung Anspruch auf Vollständigkeit machen kann, aber doch allen Teilfragen in gleichwertiger und genügender Weise gerecht wird. In dieser Zusammenstellung fällt auf, daß der Fragenkomplex der *Mechanik* der Cilien außerordentlich geringen Raum einnimmt: über die Mechanik der rudierenden Cilienbewegung wird fast nichts gesagt, über die der Geißelbewegung sind nur einige ältere, ziemlich rohe Überlegungen angeführt, die im wesentlichen auf den Vergleich der Geißelbewegung mit der eines Propellers oder einer Schiffschraube hinauslaufen, und die beiden in dem weiteren Abschnitte „efficiency of cilia“ behandelten Spezialfälle betreffen bereits nicht mehr die Cilienbewegung, sondern diejenige eines kleinen Objekts (Volvox), ohne Rücksicht darauf, daß dieses die Kraft zur Fortbewegung aus der Bewegung flimmernder Anhänge bezieht. In der Tat ist über die Mechanik der Flimmerbewegung sehr wenig bekannt. Eine exakte Analyse der rudierenden Wimperbewegung ist noch nicht versucht worden, über die Mechanik der rotierenden Geißeln liegen nur die Modellversuche METZNER'S vor, die indessen, worauf bereits der Physiker PRANDTL hingewiesen hat, infolge Nichtbeachtung einer wichtigen physikalischen Gesetzmäßigkeit (Modellregel) keine zwingenden Rückschlüsse auf die Geißelbewegung zulassen. Die Ursache unserer Unkenntnis in diesen Fragen liegt in der Kompliziertheit der zugrundeliegenden hydrodynamischen Probleme. Es ist derzeit unmöglich, sagt GRAY, „to obtain any real insight into the efficiency of cilia as propulsive units. The whole subject is beset with complex hydrodynamical problems which are, as yet, unsolved“. Die folgenden Untersuchungen, die eine Kombination von Beobachtungen, Berechnungen und Modellversuchen darstellen, sollen einen Weg anbahnen, auf dem diese Lücke in unseren Kenntnissen ausgefüllt werden kann.

Nach METZNER unterscheidet man bei der Flimmerbewegung zweckmäßig zwischen „äußerer“ und „innerer“ Mechanik: die äußere Mechanik handelt von der Art und Weise, wie durch die Bewegung der flimmernden Organelle (Flimmern, Geißeln) eine Verschiebung zwischen beflimmertem Objekt und umgebendem Medium zustande kommt, ohne die Frage zu berühren, durch welche Kräfte primär, von der Zelle her, die Wimpern oder Geißeln selbst in Bewegung gesetzt werden. Aufgabe der „inneren“ Mechanik ist es, diejenigen intraplasmatischen Prozesse zu

analysieren, durch die die Bewegung der Geißeln und Cilien relativ zur Zelle zustande kommt. Diese Unterscheidung zwischen innerer und äußerer Mechanik entspricht durchaus einer Betrachtungsweise der Hydro- oder Aerodynamik, wo man z. B. die Bewegung einer Schiffschraube oder eines Propellers durch irgendwelche Kräfte voraussetzt, ohne sich um die spezielle Art der Kräfte (Motoren), durch die diese Bewegung überhaupt zustande kommt, zu kümmern. Die folgenden Betrachtungen beschränken sich auf die *äußere* Mechanik der Cilienbewegung und gehen nur dort, wo aus der äußeren Mechanik sich Rückschlüsse auf die innere ergeben, auf diese ein.

Den Herren Professoren der Physik, HOFFMANN-Halle, BETZ-Göttingen, MARTIENSSEN-Kiel und SCHILLER-Leipzig, bin ich für Auskünfte in Fragen des hydrodynamischen Widerstandes zu großem Danke verpflichtet.

## 1. Die Grundfrage in der Mechanik mikroskopischer Cilien (Ruder).

### a) Allgemeine Formulierung.

Durch Bewegung eines an einem Körper befestigten Ruders in einer Flüssigkeit wird entweder, wenn der Körper durch äußere Kräfte relativ zur Flüssigkeit festliegt, eine Flüssigkeitsströmung hervorgerufen, oder es wird sich der Körper, wenn er in der Flüssigkeit frei beweglich ist, relativ zu dieser bewegen.

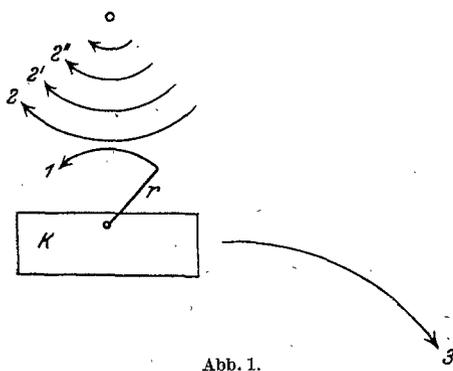


Abb. 1.

Schlägt (Abb. 1) das an  $K$  befestigte Ruder  $r$  dauernd (relativ zu  $K$ ) im Sinne des Pfeiles 1<sup>1</sup>, so werden im ersten Falle ( $K$  festliegend) die von  $r$  getroffenen Flüssigkeitsteilchen direkt bewegt und dadurch, daß diese Bewegung sich

auf benachbarte Teilchen überträgt, entsteht ein Flüssigkeitswirbel (2 2' 2''), der von  $r$  ab (in der Zeichnung) nach links oben gerichtet ist. Umgekehrt wird der Körper, wenn er frei beweglich ist, sich infolge der einseitigen Ruderrücklage, im Sinne des Pfeiles 3 nach rechts unten bewegen. Im ersten Falle geht die Bewegungsenergie des Ruders in die der Flüssigkeit, im zweiten Falle in die des beweglichen Körpers über<sup>2</sup>. Beide Fälle sind vom mechanischen Gesichtspunkt einander grund-

<sup>1</sup> Der Rückschlag möge außerhalb der Flüssigkeit vor sich gehen.

<sup>2</sup> Bzw. genauer: Zum größten Teil in die Bewegungsenergie des Körpers, während der Rest Flüssigkeitsströmungen erzeugt.

sätzlich gleichwertig, man kann sich im folgenden auf einen von ihnen beschränken und hierbei erweist sich der Fall des freibeweglichen Körpers als zweckmäßiger, einmal, weil er zoologisch das größere Interesse besitzt und andererseits deshalb, weil Geschwindigkeiten und Bewegungen an schwimmenden Körpern leichter meßbar sind als die gleichen Größen bei mikroskopischen Flüssigkeitsströmen.

Die rudernde Wimperbewegung unterscheidet sich von der üblichen Ruderbewegung an Booten in zwei wesentlichen Punkten: erstens besitzen die Ruder mikroskopische Dimensionen und zweitens geht der Rückschlag des Ruders nicht außerhalb, sondern ebenso wie der Hinschlag (wirksame Schlag) im Wasser vor sich. Als dritter, aber weniger bedeutender Unterschied kommt hinzu, daß die Wimpern stets in sehr großer Zahl — bei einem mittelgroßen holotrichen Infusor sind es etwa 10000 — vorhanden sind. Diese Unterschiede bedingen es, daß man keineswegs die üblichen Erfahrungen und Gesetzmäßigkeiten des Ruderns auf die Wimperbewegung übertragen darf, vielmehr muß zunächst die Grundfrage beantwortet werden: *ob und unter welchen Bedingungen durch dauernd im Wasser befindliche Ruder von mikroskopischer Dimension ein Vortrieb, d. h. eine Verschiebung des Ruderträgers bewirkt werden kann.*

*b) Die bisherige Ansicht.*

Die Antwort, die man bisher auf diese Frage gab und die im wesentlichen auf Überlegungen von O. WEISS zurückgeht, wurde kürzlich von GELLHORN (1925) im „Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie“ in folgenden Sätzen wiedergegeben: „Wenn auch eine exakte mechanische Analyse der Wimperbewegung noch nicht gelungen ist, so kann man unter gewissen Annahmen sich doch eine Vorstellung von dem Nutzeffekt der Cilienbewegung machen (WEISS). Wenn die Wimperbewegung in einer Ebene erfolgt, das Haar gerade ist und die halbe Schwingung mit konstanter Geschwindigkeit vor sich geht, so ist in Wasser der Widerstand  $p$  eines mittleren Punktes des Flimmerhaares dem Quadrat der Geschwindigkeit proportional:

$$p = k \cdot v^2;$$

hierin bedeutet  $k$  eine Konstante.

Die bei einer halben Schwingung geleistete Energie  $E$  beträgt, wenn die Amplitude  $s$  ist:

$$E = p \cdot s = k \cdot s \cdot v^2.$$

Wird die Amplitude in der Zeit  $t$  zurückgelegt, so ist der Nutzeffekt  $N$

$$N = \frac{p \cdot s}{t} = k \cdot v^3.$$

Der Nutzeffekt ist also proportional der dritten Potenz der Geschwindigkeit, und hieraus folgt, da die Geschwindigkeit der progressiven Periode etwa 5mal so schnell wie die der regressiven ist, daß der

Nutzeffekt der Vorschwingung 125mal größer als der der Rückschwingung ist. So wird die Fortbewegung von Partikelchen, die auf das Flimmerepithel aufgelegt werden, in der Richtung der progressiven Phase ebenso wie die Tatsache verständlich, daß die mittels Wimperschlags sich bewegenden Zellen entgegen der schnellen Phase vorwärtsschreiten.“

Diese Ausführungen erwecken den Eindruck, als ob der Vortrieb, den eine Wimperzelle durch eine einzelne Cilie beim wirksamen Schlag erhält, unter den angegebenen Bedingungen 125mal größer wäre als die durch den Rückschlag bewirkte Verschiebung in entgegengesetzter Richtung. Derartige trifft jedoch nicht zu, denn abgesehen von dem Umstande, daß im obigen das Wort Nutzeffekt in einem vom üblichen abweichenden Sinne gebraucht wird, *sind in der WEISS-GELLHORNSCHEN Rechnung zwei Fehler enthalten*: einmal ist das zugrunde gelegte Widerstandsgesetz, die Proportionalität des Widerstands mit dem Quadrat der Geschwindigkeit, auf die Ruder mikroskopischer Dimension nicht anwendbar und weiter erstreckt sich die Berechnung lediglich auf die Bewegung der Wimper selbst, von dem wesentlichen aber, von der durch die Wimperbewegung der Flüssigkeit erteilten Verschiebung bzw. (im Falle des frei beweglichen Körpers) von einem diesem erteilten Vortrieb ist überhaupt nicht die Rede.

Vor der Richtigstellung dieser Berechnungen ist es nötig, über das für die Wimperbewegung zutreffende Widerstandsgesetz Klarheit zu gewinnen.

### c) Das Widerstandsgesetz.

Der Widerstand  $W$ , den ein in einer Flüssigkeit sich bewegender Körper erfährt, hängt von folgenden Größen ab:

1. Von der Form und Größe des sich bewegenden Körpers,
2. von der Dichte ( $\rho$ ) und der Zähigkeit ( $\mu$ ) der Flüssigkeit, in der sich der Körper bewegt. Der Quotient  $\nu = \frac{\mu}{\rho}$  wird als kinematische Zähigkeit bezeichnet,

3. von der Relativgeschwindigkeit  $v$  des Körpers gegenüber der Flüssigkeit.

Ist nun  $l$  eine geeignet gewählte mittlere Linearausdehnung des sich bewegenden Körpers und bezeichnet man den Ausdruck

$$\Re = lv\nu^{-1} \tag{1}$$

als die REYNOLDSsche Zahl, so gelten die Gesetze:

Solange  $\Re$  klein gegenüber 1 bleibt, ist der Widerstand des Körpers (unter sonst gleichbleibenden Bedingungen) proportional zur Geschwindigkeit  $v$  (STOKESSches Gesetz), für Werte  $> 1^*$  jedoch proportional zum Quadrat der Geschwindigkeit (NEWTONSches Gesetz). In dem noch wenig erforschten Übergangsgebiet zwischen den Gültigkeitsbereichen

\* Bis zu gewissen Maximalwerten.

beider Gesetze findet ein allmählicher Übergang zwischen der Proportionalität zu  $v^1$  und  $v^2$  statt.

Da  $\nu$  für Wasser von  $20^\circ$  etwa den Wert 0,01 hat, so folgt aus (1), daß das STOKESSche Gesetz nur auf Bewegungen sehr kleiner Körper, auf sehr langsame Bewegungen oder auf Bewegungen in sehr zähen Flüssigkeiten anwendbar ist. Bei der Ableitung dieses Gesetzes macht man zur Voraussetzung, daß die bei solchen Bewegungen auftretenden sehr kleinen Trägheitseffekte so gering sind, daß sie vernachlässigt werden dürfen. Es sind indessen stets, auch bei Flüssigkeitsbewegungen mit sehr kleinen  $\Re$ -Zahlen, Trägheitseffekte vorhanden und ihre Vernachlässigung macht sich namentlich dann geltend, wenn man Bewegungsvorgänge betrachtet, deren  $\Re$ -Zahlen nahe an 1, also an der Grenze des Gültigkeitsbereichs des STOKESSchen Gesetzes liegen. Deshalb hat OSEEN (39) am STOKESSchen Gesetz eine Korrektur angebracht, die den geringen Trägheitseffekten Rechnung trägt. Die STOKESSche Formel für den Widerstand ( $W$ ) einer Kugel vom Radius  $a$ , die sich in einer Flüssigkeit mit der Geschwindigkeit  $v$  bewegt,

$$W = 6\pi a\mu v \quad (2)$$

modifiziert sich nach OSEEN zu

$$W = 6\pi a\mu v \left(1 + \frac{3}{8}\Re\right), \quad (3)$$

wo  $\Re$  die REYNOLDSSche Zahl  $2av\nu^{-1}$  bedeutet. Aus einem Vergleich der Formeln (2) und (3) erkennt man, daß bei REYNOLDSSchen Zahlen 0,1 0,01 bzw. 0,001 die Abweichungen zwischen den Widerstandswerten beider Gesetze 4%, 0,4% bzw. 0,04% betragen, so daß also bei  $\Re$ -Zahlen unter 0,05 volle Gültigkeit des STOKESSchen Gesetzes zu erwarten ist. Ganz neuerdings in diesem Sinne angestellte Versuche (45) an fallenden Kugeln in einem  $\Re$ -Bereich zwischen 0,05 und 1,5 ( $\Re = 2av\nu^{-1}$ ) ergaben gleichmäßige Übereinstimmung zwischen den empirischen und den nach OSEEN errechneten Widerständen in einem Bereich bis  $\Re = 1$ , während die nach STOKES errechneten  $W$ -Werte bei  $\Re > 0,20$  hinter den empirischen um so mehr zurückblieben, je größer die REYNOLDSSchen Zahlen wurden. Unterhalb  $\Re = 0,20$  stimmten im Rahmen der experimentellen Fehlerbreite die STOKESSchen und OSEENSchen Werte miteinander und mit den empirischen überein.

Die unter Anwendung der OSEENSchen Korrektur von LAMB (28) aufgestellte Formel für den Widerstand eines senkrecht zu seiner Achse bewegten Zylinders, die auf die Bewegung der nahezu zylindrischen Cilien anzuwenden wäre, lautet

$$W = F \frac{\rho}{2} v^2 \cdot c_W = F \frac{\rho}{2} v^2 \cdot \frac{4\pi}{\Re(1,309 - \log_{\text{nat}} \Re)}, \quad (4)$$

worin  $F$  die Projektion des Zylinders auf eine zur Bewegungsrichtung senkrechte Ebene,  $\rho$  die Dichte der Flüssigkeit bedeutet und  $\Re$  als

$a v \nu^{-1}$  ( $a$  = Zylinderradius) definiert ist. Diese Formel ist für  $\Re = 0,1$  noch durchaus mit der Erfahrung im Einklang (so ergab sich für  $\Re = 0,1$  anstelle der theoretischen Beizahl  $c_{\mathcal{W}} = 34,8$  der experimentelle Wert 34) und erst bei Werten von  $\Re = 0,5$  sind Abweichungen von etwa 25% zu erwarten.

Um die Anwendbarkeit der STOKES-OSEENSchen Formeln prüfen zu können, müssen zunächst die Größen der auftretenden  $\Re$ -Zahlen ermittelt werden. Für die Wimpern der Infusorien kann man eine mittlere Länge von 10—15  $\mu$  annehmen (15  $\mu$  etwa die obere Grenze bei normalen Cilien); die Dicke einer Wimper beträgt etwa 0,2—0,6  $\mu$ , im Mittel vielleicht 0,3  $\mu$ , wobei die Schätzungen früherer Autoren (BÜTSCHLI) mit neueren Befunden an mikrotomierten Ciliaten übereinstimmen (vgl. die GELLESchen Abbildungen über *Paramecium*-Längsschnitte mit dem von WETZEL an Flachschnitten ermittelten Cilienabstand von etwa  $1\frac{1}{5} \mu$ )\*. Nimmt man an, daß beim wirksamen Schlag die Cilien ausgestreckt bleiben, so ist der von der Wimperspitze bei einer Schlagamplitude von  $120^\circ$  durchmessene Weg gleich  $\frac{2}{3} l \pi$ , wo  $l$  die Länge der Wimper bedeutet. Nach METZNER (32) schlagen die (besonders kräftigen) Peristomcilien der Ciliaten (z. B. *Paramecium*) 28mal, die Körpercilien nur 10—11mal pro Sekunde; da (vgl. LUDWIG 30) die Peristomcilien am ruhenden Tier, die Körpercilien aber am bewegten Tier ihre größte Aktivität entfalten, die METZNERSchen Resultate aber offenbar am ruhenden Tier gewonnen wurden, kann man auch für Körpercilien etwa 30 Schläge pro Sekunde annehmen, wofür auch andere weiter unten angeführte Gründe sprechen. Da im Mittel der Hinschlag mit 3mal so großer Schnelligkeit wie der Rückschlag vor sich gehen dürfte, so brauchte der Hinschlag nur  $\frac{1}{4}$  der Schlagdauer, also etwa  $\frac{1}{120}$  Sekunde. Die somit bei der rudernden Wimperbewegung auftretende Höchstgeschwindigkeit, und das ist diejenige der Wimperspitze beim Hinschlag, beträgt  $v = \text{Weg} : \text{Zeit} = \frac{2}{3} l \pi \cdot 120 = 251 l$ , was für  $l = 10$  bzw.  $= 15 \mu$  die Werte  $v = 0,25$  bzw.  $0,38$  cm/sec ergibt. Berechnet man nun nach der für die OSEENSche Gleichung (4) maßgebenden Formel  $\Re = a v \nu^{-1}$  die Kennzahlen, so erhält man für eine mittlere Ciliendicke von 0,3  $\mu$  in Wasser von  $20^\circ$  bei einer Geschwindigkeit  $v = 0,25$  cm/sec den Wert  $0,000015 \cdot 0,25 \cdot 100 = 0,0004$ , bei  $v = 0,38$  den Wert 0,0006, im Mittel also etwa 0,0005. Weil in den folgenden Untersuchungen die Widerstandsformel (4) niemals zur Berechnung des Absolutwertes des Cilienwiderstand benutzt, sondern lediglich die Widerstände der gleichen Cilie bei verschiedenen Geschwindigkeiten (Hin- und Rückschlag) verglichen werden, so interessiert hier nur die diesbezügliche Abweichung vom STOKESSchen Gesetz. Nennen

\* Nur die hier nicht in Betracht kommenden Geißeln gewisser Bakterien (NEUMANN) haben geringere Dicke bis zu 0,025  $\mu$ , wo sie dann allerdings nur bei bester ultramikroskopischer Apparatur sichtbar sind.

wir  $v_2$  die ungefähre Maximalgeschwindigkeit mit der Kennzahl  $\Re_2 = 0,0005$ ,  $v_1$  die 10mal kleinere Geschwindigkeit mit  $\Re_1 = 0,00005$ , so verhalten sich die entsprechenden Widerstände  $W_1 : W_2$

- nach STOKES . . . . . wie 1:10,
- nach OSEEN (Formel 4) . . . . . wie 1:12,7,
- nach NEWTON (quadr. Widerstandsgesetz) . . wie 1:100,

ja selbst bei 100mal größeren Kennzahlen ( $\Re_1 = 0,005$ ,  $\Re_2 = 0,05$ ) ergeben sich nach OSEEN erst Verhältnisse  $W_1 : W_2 = 1 : 21$  statt 1 : 10 bei STOKES und 1 : 100 bei NEWTON. Weil die mittleren Geschwindigkeiten der Wimperbewegung kleiner sind als obige Werte für Maximalgeschwindigkeiten, weil ferner zwischen Vor- und Rückschlag niemals so große Differenzen wie 1 : 10 auftreten, sondern höchstens wie 1 : 5, im Mittel aber wie 1 : 3, so sind die Abweichungen vom STOKESSchen Gesetz im allgemeinen noch wesentlich kleiner als die Unterschiede von  $1/10$  gegen  $1/12,7$ , ja man könnte vielleicht sogar vermuten, daß für so extrem kleine REYNOLDSSche Zahlen das reine STOKESSche Gesetz eine bessere Angleichung an die Wahrheit darstellt als das OSEENSche (das ja auch bloß eine Approximation ist), wie denn auch in den Formeln (2, 3) für den Widerstand der Kugel die Abweichungen beider Gesetze bereits bei  $\Re$ -Zahlen = 0,1 nunmehr 0,4% betragen und bei noch kleineren  $\Re$ -Zahlen praktisch verschwinden. Dieser Vermutung steht andererseits die Tatsache gegenüber, daß laut Erfahrung bei schlanken Körpern die turbulente Bewegung bei kleineren REYNOLDSSchen Zahlen ( $\Re =$  etwa 1000) auftritt als bei äquivalent großen Kugeln ( $\Re = 3000$ ), woraus man schließen kann, daß bei langen dünnen Zylindern sich stärkere Abweichungen vom STOKESSchen Gesetz zeigen als bei Kugeln gleicher REYNOLDSScher Zahl. Im Bereich so kleiner  $\Re$ -Zahlen aber, wie sie bei der Flimmerbewegung vorliegen, spielt dieser Umstand kaum mehr eine Rolle, wie die Erfahrung zeigt: Für  $\Re = 0,01$  wurde (siehe oben) das OSEENSche Gesetz bestätigt gefunden und in den Versuchen PRZIBRAMS (41) mit rotierenden Stäben (Stablänge = 5—10 cm, Stabdicke = 0,43 bis 0,60 cm,  $\mu =$  etwa 3,5; Stäbe in der Mitte horizontal aufgehängt, Winkelgeschwindigkeit = 0,01—0,08) mit relativ hohen REYNOLDSSchen Zahlen sowie in den eigenen, im folgenden angeführten Modellversuchen ergab sich direkte Proportionalität zwischen Kraft und Geschwindigkeit und somit (im Rahmen der experimentellen Fehlerbreite) keine Abweichung vom STOKESSchen Gesetz. — Umgekehrt gibt es nach unten hin bei immer kleiner werdenden REYNOLDSSchen Zahlen erst dann eine Grenze für die Gültigkeit des STOKESSchen Gesetzes, wenn die Dimensionen des bewegten Körpers auf die Größenordnung der freien Weglänge in Gasen herabsinken, an die die bei der Wimperbewegung auftretenden Größen aber längst nicht heranreichen.

Der Nachweis, daß für die Wimperbewegung das quadratische Wider-

standsgesetz keinesfalls zutrifft, wurde so genau geführt, weil, von einer kleingedruckten Bemerkung GRAYS (18) abgesehen, in der bisherigen zoologischen Literatur sich stets nur das quadratische Widerstandsgesetz vorfindet, — ausgenommen die auf eine Arbeit METZNERS (34) bezügliche Zuschrift des Physikers PRANDTL („Sicher ist nur, daß alle Widerstände hier proportional der *ersten* Potenz der Geschwindigkeit sind, und daß alle Erklärungen, die *ersten* Widerstand proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit zugrundelegen, entschieden fehlerhaft sind“), die indessen bisher von biologischer Seite (vgl. GELLHORN) nicht beachtet wurde.

d) *Der Vortrieb durch starre, stets im Wasser befindliche Ruder von mikroskopischer Dimension.*

Wir nehmen (Abb. 2) einen beweglichen Körper  $K$  mit zwei symmetrisch angeordneten synchron schlagenden Wimpern. Jede Wimper bewege sich mit der konstanten Winkelgeschwindigkeit  $\omega_1$  von 1 nach 2

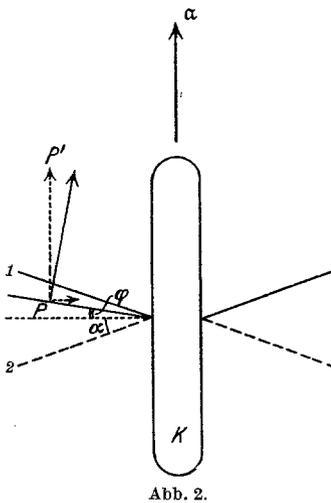


Abb. 2.

(wirksamer Schlag) und mit der geringeren Geschwindigkeit  $\omega_2$  zurück (Rückschlag); gesucht ist der *Vortrieb* (= die vortreibende Kraft), der durch diese Ruderbewegung dem Körper erteilt wird. Dieser Vortrieb wird im folgenden berechnet  $\alpha$ ) für das NEWTONSche,  $\beta$ ) für das STOKESSche und  $\gamma$ ) für das nach OSEEN korrigierte STOKESSche Gesetz.

$\alpha$ ) Das Element des Wimperzylinders bei  $P$ ,  $dr$ , dessen Entfernung vom Anheftungspunkt der Wimper  $r$  beträgt, erleidet nach dem quadratischen Widerstandsgesetz, wenn es sich mit der Geschwindigkeit  $r\omega_1$  bewegt, in jedem Moment des Schlags einen Widerstand

$$dW_1 = kr^2\omega_1^2 dr, \quad (5)$$

die ganze Wimper (Länge  $l$ ) somit einen Widerstand

$$W_1 = \int_0^l k\omega_1^2 r^2 dr = \frac{k}{3}\omega_1^2 l^3. \quad (6)$$

Hierfür läßt sich, wenn  $v_1 = \omega_1 l$  die Geschwindigkeit der Wimperspitze ist, auch schreiben

$$W_1 = \frac{k}{3}lv_1^2. \quad (7)$$

Von  $W_1$  wird als Vortrieb die in die Bewegungsrichtung  $\alpha$  fallende Komponente  $PP'$  (Abb. 2), also der Anteil  $W_1 \cos \varphi$  nutzbar und der gesamte

durch den Vorschlag, dessen Dauer  $T_1$  sei, dem Körper gegebene Impuls ist

$$Q_1 = \int_0^{T_1} \frac{k}{3} l v_1^2 \cos \varphi \cdot dt. \quad (8)$$

Beträgt nun die gesamte Schlagamplitude von 1 nach 2  $2\alpha$ , so ist

$$t = \frac{T_1}{2} \left( 1 + \frac{\varphi}{\alpha} \right)$$

$$dt = \frac{T_1}{2\alpha} d\varphi$$

also 
$$Q_1 = \frac{k}{3} l v_1^2 \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{T_1}{2\alpha} \cos \varphi \cdot d\varphi = \frac{k}{3} l T_1 v_1^2 \cdot \frac{\sin \alpha}{\alpha} \quad (9)$$

und der *durchschnittliche* Vortrieb beim Hinschlag ist

$$\frac{k}{3} l v_1^2 \cdot \frac{\sin \alpha}{\alpha}, \quad (10)$$

worin bei kleinen Schlagamplituden der Ausdruck  $\frac{\sin \alpha}{\alpha}$  gleich 1 gesetzt werden kann, so daß (10) mit (7) identisch wird.

Entsprechend gilt für den mit der Geschwindigkeit  $\omega_2$  während der Zeit  $T_2$  vor sich gehenden Rückschlag

$$Q_2 = \frac{k}{3} l T_2 v_2^2 \cdot \frac{\sin \alpha}{\alpha}. \quad (11)$$

Weil nun einerseits die einzelnen Wimperschläge sehr schnell aufeinanderfolgen, weil andererseits beim wirklichen Objekt zahlreiche metachron schlagende Cilien vorhanden sind und daher jede Phase des Vor- und Rückschlags gleichzeitig vertreten ist, so kann das bewegte Objekt den einzelnen Impulsen einer vor- und rückschlagenden Wimper nicht folgen, sondern es kommt während der Gesamtschlagdauer  $T = T_1 + T_2$  ein *mittlerer Vortrieb* zustande, der gleich ist

$$W = \frac{Q_1 - Q_2}{T}. \quad (12)$$

Wegen (11) kann dafür auch geschrieben werden

$$W = \frac{k}{3} \frac{l}{T} \frac{\sin \alpha}{\alpha} (v_1 T_1 - v_2 T_2) \quad (13)$$

oder, weil  $v_1 T_1 = v_2 T_2$  nichts anderes als der von der Wimperspitze durchlaufene Weg, also gleich  $2l\alpha$  ist,

$$W = \frac{2}{3} k \frac{l^2}{T} \sin \alpha (v_1 - v_2); \quad (14)$$

hieraus folgt, daß ein positiver Vortrieb zustande kommt, solange  $v_1 > v_2$  ist, solange also der Vorschlag schneller als der Rückschlag erfolgt.

Nimmt man analog den Ausführungen GELHORN-WEISS' die Geschwindigkeit beim Rückschlag 5mal so langsam als beim Vorschlag, also

$v_1 = 5 v_2$  an, so ist zwar nach (7) der Vortrieb beim Vorschlag 25mal und die sekundliche Leistung 125mal größer als beim Rückschlag, weil aber durch den 5mal länger dauernden Rückschlag Zeit verlorengelht und während dieser Zeit ein negativer Vortrieb erzeugt wird, so ist es verständlich, daß der mittlere Vortrieb (12) zum Vortrieb während des Schlags (10) sich verhält wie 2 : 15. Versteht man unter *Nutzeffekt* im üblichen Sinne das Verhältnis zwischen Nutzleistung und Gesamtaufwand, so gibt die folgende Untersuchung eine Vorstellung von der ungefähren Größenordnung des Nutzeffekts einer Wimperbewegung der besprochenen Art: Es wurde hier durch den Vorschlag eines Ruders und dessen 5mal so langsamen Rückschlag innerhalb des Wassers in jedem Moment ein mittlerer Vortrieb von der Größe  $W$  erzeugt; man kann sich diesen Vortrieb nun auch erzeugt denken durch ein gleichgroßes Ruder, das mit bestimmter Geschwindigkeit  $v^*$  „hin“schlägt, dann im Moment, wo es den Henschlag beendet hat, durch irgendwelche (außerhalb des Systems liegende Kräfte) aus dem Wasser genommen und außerhalb desselben mit  $\infty$ -großer Geschwindigkeit in die Anfangslage zurückgebracht wird, so daß ohne Pause, ohne zwischengeschalteten Rückschlag, Henschlag auf Henschlag folgt. Eine solche rückschlaglose Wimperbewegung, die natürlich nur als Gedankenexperiment möglich ist, soll im folgenden im Gegensatz zur gewöhnlichen als „ideale“ Wimperbewegung bezeichnet werden. Dann ist der durch eine solche Wimperbewegung bewirkte Vortrieb nach (10) gleich

$$W^* = \frac{k}{3} l v^{*2} \cdot \frac{\sin \alpha}{\alpha}. \quad (15)$$

Soll nun dieser „ideale“ Vortrieb  $W^*$  gleich dem durch die normale Bewegung bewirkten Vortrieb  $W$  sein, so muß die Geschwindigkeit der idealen Wimperbewegung betragen

$$v^* = \sqrt{\frac{T_1}{T}} v_1 (v_1 - v_2), \quad (16)$$

wie sich durch Gleichsetzung von (13) und (15) ergibt. Im Falle  $v_1 = 5 v_2$  ist dann

$$v^* = \frac{2}{\sqrt{30}} v_1. \quad (17)$$

Bei einer mit solcher Geschwindigkeit vor sich gehenden idealen Wimperbewegung ist demnach die Verschiebungswirkung auf den Ruderträger die gleiche wie bei der gewöhnlichen Wimperbewegung. Berechnen wir nun weiter den für die Hervorbringung dieser Wimperbewegung nötigen Energieaufwand und bezeichnen wir mit  $L$  denjenigen, der für die gewöhnliche, mit  $L^*$  den, der für die Hervorbringung der idealen Wimperbewegung notwendig ist, so ergibt sich wegen

Leistung = Vortrieb (Widerstand) · Geschwindigkeit  
nach (5)

$$dL^* = dW^* \cdot r\omega^* = kr^2\omega^{*2} dr \cdot r\omega^* = kr^3\omega^{*3} \cdot dr \quad (18)$$

$$L^* = \int_0^l kr^3\omega^{*3} dr = k\omega^{*3} \frac{l^4}{4} = \frac{k}{4} l v^{*3} \quad (19)$$

und entsprechend (19) gilt für den Vorschlag der gewöhnlichen Wimperbewegung

$$L_1 = \frac{k}{4} l v_1^3,$$

für den Rückschlag 
$$L_2 = \frac{k}{4} l v_2^3$$

und die „mittlere Leistung“ beim gewöhnlichen Rudern beträgt daher in jedem Moment

$$L = \frac{L_1 T_1 + L_2 T_2}{T} = \frac{k}{4T} l (v_1^3 T_1 + v_2^3 T_2). \quad (20)$$

Für unseren Fall des 5mal so langsamen Rückschlags wird somit der Quotient

$$\frac{L^*}{L} = \frac{13}{20} \sqrt[3]{30} = 3,5. \quad (21)$$

Dies bedeutet: Obwohl ideale und gewöhnliche Wimperbewegung den gleichen Vortrieb erzeugen, d. h. die gleiche Nutzleistung erzielen, ist doch der Leistungsaufwand bei der gewöhnlichen Bewegung 3,5mal größer als bei der idealen, es wird also bei jener „unnötigerweise“ das 3,5fache der notwendigen Energie verbraucht. Der Nutzeffekt der gewöhnlichen Bewegung muß daher  $\ll 1/3,5$ , d. h.  $\ll 28\%$  sein. Weil in Wirklichkeit von der vorwärtstreibenden Kraft ein wesentlicher Bruchteil durch Verwirbelung (siehe weiter unten) im Wasser verlorengeht, weil ferner dadurch, daß nicht alle Cilien parallel schlagen, Kraft verlorengeht und weil ferner bei der Umwandlung der chemischen in mechanische Energie ein Energie„verlust“ in Form von Wärme zu vermuten ist, so wird der wirkliche Nutzeffekt einer nach dem NEWTON-Gesetz verlaufenden Wimperbewegung mit starren Wimpern wesentlich kleiner als 28% sein, er wird vielleicht höchstens 10% betragen.  $100 - 28 = 72\%$  der aufgewendeten Energie gehen im vorliegenden Falle für die Lokomotion verloren, weil bei dem angegebenen Rudermechanismus der Rückschlag des Ruders innerhalb des Wassers erfolgen muß.

β) Für den Fall des STOKESSchen Gesetzes gelten durchaus die gleichen Überlegungen, nur daß (vgl. Gleichung 5) der Widerstand des Zylinderelements proportional zur ersten Potenz der Geschwindigkeit ist. Dann ergeben sich die folgenden Gleichungen, die korrespondierend zu denen des Abschnitts α bezeichnet sind:

$$dW_1 = kr\omega_1 \cdot dr \quad (5')$$

$$W_1 = \frac{k}{2} \omega_1 l^2 = \frac{k}{2} l v_1 \quad (6', 7')$$

$$Q_1 = \frac{k}{2} l T_1 v_1 \cdot \frac{\sin \alpha}{\alpha} \quad (9')$$

$$W = \frac{k \cdot l}{2 T} \frac{\sin \alpha}{\alpha} (v_1 T_1 - v_2 T_2) = 0, \quad (13')$$

d. h. beim STOKESSchen Gesetz ergibt sich, ungeachtet des Unterschieds der Rudergeschwindigkeit beim Vor- und Rückschlag, überhaupt kein Vortrieb; eine Ruderbewegung durch starre, dauernd im Wasser befindliche Ruder ist bei Gültigkeit dieses Gesetzes nicht möglich.

$\gamma$ ) Gilt das nach OSEEN modifizierte STOKESSche Gesetz, so modifiziert sich die Formel (13') unter Rücksicht auf (4), wenn man für Hin- und Rückschlag je eine mittlere (konstante) REYNOLDSSche Zahl  $\Re_1$  bzw.  $\Re_2$  annimmt, zu

$$W = \frac{k}{2} \frac{l}{T} \frac{\sin \alpha}{\alpha} v_1 T_1 \left( \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_1} - \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_2} \right). \quad (22)$$

Nimmt man wiederum  $v_1 = 5 v_2$ , also  $\Re_1 = 5 \Re_2$  an und verwendet für  $\Re_1$  den oben gewonnenen mittleren Wert 0,0005, so wird

$$W = \frac{k}{2} \frac{l}{T} \frac{\sin \alpha}{\alpha} v_1 T_1 \cdot 0,01721. \quad (23)$$

Schließt man hieran die gleichen Überlegungen über die ungefähre Größe des Nutzeffekts wie im Falle des NEWTONSchen Gesetzes an, so gelten die Gleichungen:

$$W^* = \frac{k}{2} l v^* \frac{\sin \alpha}{\alpha} \cdot \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re^*}, \quad (24)$$

wo

$$\Re_1 : \Re^* = v_1 : v^*. \quad (25)$$

Soll  $W^*$  gleich  $W$  sein, so folgt durch Gleichsetzen von (23) und (24)

$$\frac{v^*}{v_1} = \frac{T_1}{T} \cdot 0,01721 \cdot (1,309 - \log \text{nat } \Re^*). \quad (26)$$

Wegen (25) und weil  $T = 6 T_1$ , gilt

$$\frac{v^*}{v_1} = \frac{0,01721}{6} \cdot (1,309 - \log \text{nat } \Re_1 - \log \text{nat } \frac{v^*}{v_1}) \quad (27)$$

oder

$$\frac{v^*}{v_1} = 0,00660 \cdot (3,87 - \log^{10} \frac{v^*}{v_1}), \quad (28)$$

eine Gleichung, die durch

$$v_1 = 29 v^* \quad (29)$$

befriedigt wird.

Für den sekundlichen Energieaufwand bei der idealen Wimperbewegung gelten dann die Beziehungen

$$dL^* = r \omega^* \cdot k r \omega^* \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re^*} \cdot d\tau \quad (30)$$

$$L^* = \frac{k}{3} l^3 \omega^{*2} \cdot \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re^*} = \frac{k}{3} l v^{*2} \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re^*}; \quad (31)$$

entsprechend bei der gewöhnlichen Wimperbewegung für den Hinschlag

$$L_1 = \frac{k}{3} l v_1^2 \cdot \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_1} \quad (32)$$

und für den Rückschlag

$$L_2 = \frac{k}{3} l v_2^2 \cdot \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_2} \quad (33)$$

Die mittlere Leistung bei der gewöhnlichen Wimperbewegung ist somit

$$\begin{aligned} L &= \frac{L_1 T_1 + L_2 T_2}{T} = \frac{k}{3} \frac{l}{T} \left( v_1^2 T_1 \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_1} + v_2^2 T_2 \frac{1}{1,309 - \log \text{nat } \Re_2} \right) \\ &= \frac{k}{3} \cdot \frac{l}{T} v_1 T_1 (v_1 \cdot 0,11236 + v_2 \cdot 0,09515) \quad (34) \end{aligned}$$

und das Verhältnis  $L : L^*$  wird

$$\begin{aligned} \frac{L}{L^*} &= \frac{T_1}{T} \cdot \frac{v_1}{v_1^{*2}} (v_1 \cdot 0,11236 + v_2 \cdot 0,09515) (1,309 - \log \text{nat } \Re^*) \\ &= \frac{1}{6} \frac{v_1^2}{v_1^{*2}} (0,11236 + 0,01903) \cdot 12,3 = \frac{29^2}{6} \cdot 0,1314 \cdot 12,3 = \text{ca. } 226; \quad (35) \end{aligned}$$

d. h. im Gegensatz zum reinen Gesetz von STOKES ist nach dem von OSEEN modifizierten STOKESSchen Gesetz zwar ein Vortrieb durch dauernd im Wasser befindliche starre Ruder möglich, jedoch ist für den angeführten Fall ( $v_1 = 5 v_2$ ) der Nutzeffekt einer solchen Bewegung wesentlich kleiner als  $\frac{1}{226}$ , d. h. wesentlich kleiner als 0,44%; seine Größe dürfte sich in Anbetracht der oben (Fall  $a$ ) angeführten weiteren Energie-, „verluste“ auf 0,2% stellen oder noch geringer sein. Auch bei anderer Rudergeschwindigkeit (Vorschlag 3—10mal schneller als der Rückschlag) entfernt sich der Nutzeffekt nicht von dieser Größenordnung, da er eine gewisse (berechenbare) obere Grenze niemals überschreiten kann.

*Zusammenfassend läßt sich sagen:* Bei Geltung des quadratischen Widerstandsgesetzes führt eine Wimperbewegung durch starre, gerade, dauernd im Wasser befindliche Ruder solange zu einer Verschiebung des Ruderträgers, solange die Geschwindigkeit des Hinschlags größer als die des Rückschlags ist, doch ist der Nutzeffekt einer solchen Bewegung bereits klein; so gehen bei einem 5mal langsameren Rückschlag bereits 72% der aufgewendeten Energie durch den Rückschlagmechanismus verloren. Bei der Cilienbewegung kommt jedoch nicht das quadratische, sondern das STOKESSche Gesetz (mit oder ohne Korrektur nach OSEEN) in Frage. Bei dem reinen STOKESSchen Gesetz kommt eine Verschiebung des Ruderträgers überhaupt nicht, bei dem nach OSEEN korrigierten Gesetz nur bei einem Nutzeffekt von weniger als  $\frac{1}{2}$ % zustande, d. h. eine Wimperbewegung mit starren Cilien ist nicht möglich. Auch ist hier, da beim STOKESSchen Gesetz der Widerstand ein reiner Reibungswiderstand ist, der beim quadratischen Gesetz mögliche Fall ausgeschlossen, daß durch den gleich schnellen Hin- und Rückschlag gewölbter Ruderflächen eine Verschiebung erzielt wird. Im Einklang mit dieser Tatsache, daß durch starre Wimpern keine Verschiebung des zu bewegenden Objekts möglich ist, steht es, daß nach den übereinstimmenden Beobachtungen aller neueren Autoren die Cilie sich nicht als starres Gebilde verhält, sondern

in ausgestrecktem Zustande dem Vorschlag und ihrer Anheftungswand sich anschmiegend den Rückschlag vollzieht. Es wird daher Aufgabe des folgenden sein, nach einem kurzen Bericht über die vorliegenden Beobachtungen am lebenden Objekt den Mechanismus eines solchen Wimperschlags mit formveränderlichen Wimpern zu untersuchen.

## 2. Der Wimperschlag am lebenden Objekt.

Die älteren Autoren (z. B. KRAFT, VERWORN), die die Flimmerbewegung studierten, beschreiben den Wimperschlag als den Hin- und Herschlag einer mehr oder weniger geradlinigen Wimper, mit einer Schlagamplitude von mindestens  $90^\circ$ , wobei die Wimper in ihrer Mittellage etwa senkrecht auf ihrer Anheftungsmembran steht<sup>1</sup>. Doch bereits in der Arbeit von WILLIAMS (1907) über den Schlag der Cilien von Prosobranchierlarven findet man deutliche Hinweise auf das Vorhandensein eines „angeschmiegtten Rückschlags“, d. h. eines Rückschlags, bei dem die Cilie mehr parallel zur Anheftungsmembran liegt und bei dem infolgedessen der Abstand zwischen basalem und freiem Cilienende ziemlich bis wesentlich kleiner als die Länge der Cilie ist. Abb. 3c gibt die Befunde von WILLIAMS im Schema wieder: der Rückschlag vollzieht sich von 1 über die angeschmiegte Stellung 2 nach 3, der Hinschlag von 3 nach 1 (weiteres siehe Abbildungserklärung)<sup>2</sup>.

Alle neueren Autoren, die mit stroboskopischen Methoden oder mit Dunkelfeldbeleuchtung arbeiteten oder durch Verdickung des Mediums den Flimmerschlag verlangsamten, beschreiben übereinstimmend einen „angeschmiegtten“ Rückschlag in deutlichster Ausprägung: GRAY (1922) für die Frontalcilien von *Mytilus* (Abb. 3a), METZNER (1923) für die Cilien der Spermatozoiden von *Adiantum* (Farn, Abb. 3b), KRIJGSMAN (1925) für die rudernd sich bewegende Geißel von *Monas* (Abb. 3d, e, f, g, h) und schließlich GELEI (1926ff.) für Infusorien (vgl. Abb. 21; auf die Befunde GELEIS wird im 4. Kapitel genauer eingegangen).

KRIJGSMAN und GELEI gehen auf die Mechanik des Cilienschlags in obigem Sinne überhaupt nicht ein. METZNER, der in allen Arbeiten das quadratische Widerstandsgesetz für den Cilienschlag zugrunde legt und darin bereits von PRANDTL korrigiert wurde, betrachtet den angeschmiegtten Rückschlag quasi als günstige Begleiterscheinung und spricht ihm nur in den Fällen wesentliche Bedeutung zu, wo die Rückschlaggleich der Vorschlagdauer ist, wo also für starre Cilien auch beim quadratischen

<sup>1</sup> Für den hiervon etwas abweichenden „hakenförmigen Modus“ der älteren Autoren, bei dem die Cilie sich in ähnlicher Weise hin- und herbewegt, wie man den Zeigefinger krümmt und wieder ausstreckt, ist wesentlich, daß die Cilie beim Rückschlag alle Phasen des Hinschlags wiederum durchläuft, daß also beim Rückschlag keine Anschmiegung im Sinne des folgenden stattfinden soll.

<sup>2</sup> Andeutungen einer Verschiedenheit von Vor- und Rückschlag bereits in Abbildungen von VERWORN (49) (vgl. z. B. in HARTMANN Abb. 134, S. 158).

Widerstandsgesetz kein Vortrieb erzeugt würde. Nur GRAY spricht in einem einzigen Satz eine Ansicht aus, die gleichsinnig mit dem Ergebnis des vorigen Kapitels ist: „In the case of those cilia whose form during

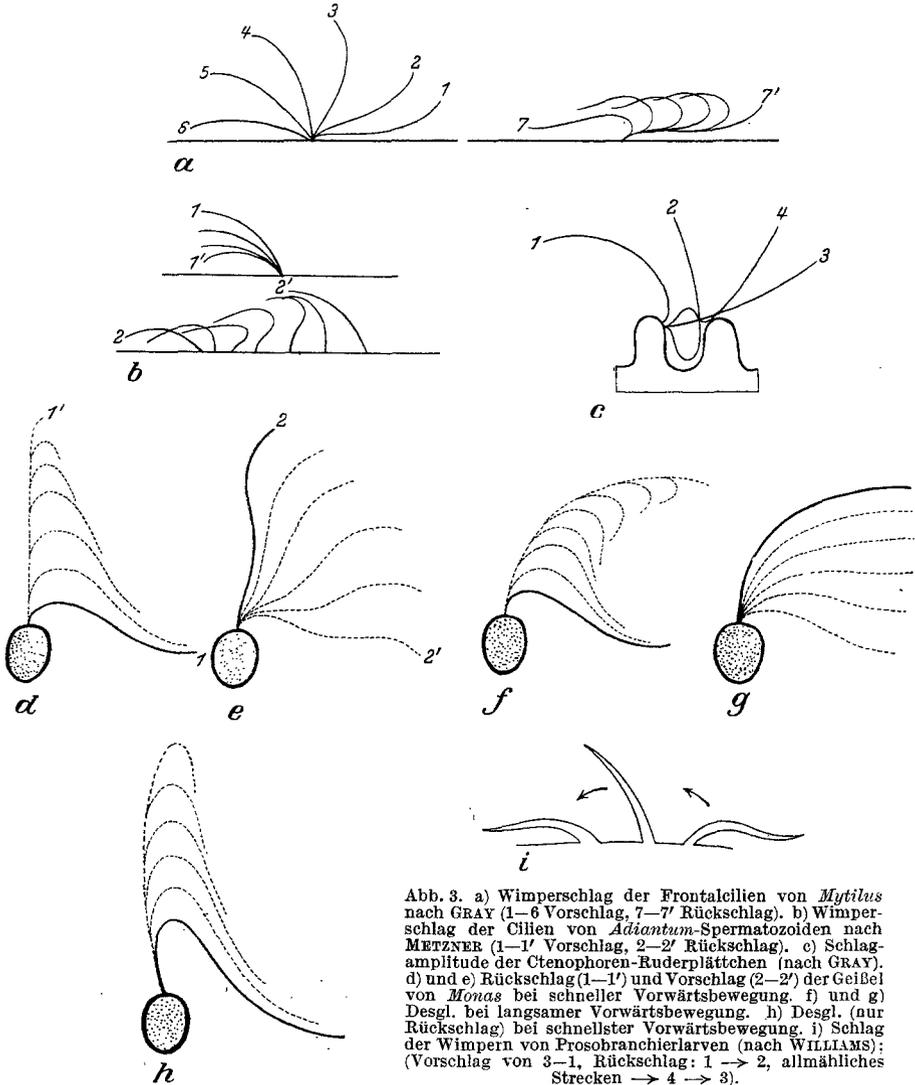


Abb. 3. a) Wimperschlag der Frontalcilien von *Mytilus* nach GRAY (1—6 Vorschlag, 7—7' Rückschlag). b) Wimperschlag der Cilien von *Adiantum*-Spermatozoiden nach METZNER (1—1' Vorschlag, 2—2' Rückschlag). c) Schlagamplitude der Ctenophoren-Ruderplättchen (nach GRAY). d) und e) Rückschlag (1—1') und Vorschlag (2—2') der Geißel von *Monas* bei schneller Vorwärtsbewegung. f) und g) Desgl. bei langsamer Vorwärtsbewegung. h) Desgl. (nur Rückschlag) bei schnellster Vorwärtsbewegung. i) Schlag der Wimpfern von Prosobranchierlarven (nach WILLIAMS); (Vorschlag von 3—1, Rückschlag: 1 → 2, allmähliches Strecken → 4 → 3).

the recovery stroke is approximately the same as during the effective stroke it is doubtful whether any sustained directional work could be performed even if the effective stroke were more rapid than the recovery stroke“ (GRAY 1928, S. 33).

Die Schlagamplitude ist in allen bisher beobachteten Fällen ziemlich groß (bis  $180^\circ$ ), mit einem Minimum, das vielleicht durch die METZNERschen Befunde an den *Adiantum*-Spermatozoiden dargestellt ist; als weiteres Beispiel sei nach GRAY (1928, Abb. 47) die Schlagamplitude von Ctenophorenplättchen in Abb. 3*i* wiedergegeben<sup>1</sup>.

Das Verhältnis zwischen Vor- und Rückschlagdauer ist nach KRAFT (1890) beim Flimmerepithel der Rachenschleimhaut des Frosches 1 : 5, nach METZNER bei stillstehenden Infusorien im Mittel 1 : 2, nach GELEI am bewegten Urozentrum 1 : 5, beim bewegten *Paramecium*, wie sich aus Befunden GELEIS schließen läßt, 1 : 2 bis 1 : 3.

Die *Ruhelage* der Wimper, d. h. diejenige Lage, in der sie bei Schädigung des Zellkörpers verschiedener Art oder bei Narkotisierung zur Ruhe kommt, ist in den meisten Fällen die Endstellung des wirksamen Schlags (ENGELMANN 1868 für das Wimperepithel des Frosches, Frontalcilien von *Mytilus* nach GRAY, Cilien der Prosobranchierlarven nach WILLIAMS); nach GRAY sollen allerdings die *Latero-Frontalcilien* von *Mytilus*, ebenso die Velarcilien von *Vorticella* (?) und die Ruderplättchen der Ctenophoren, die für die Wimperbewegung im hier behandelten Sinne allerdings kaum mehr in Betracht kommen, am Ende des Rückschlags zur Ruhe kommen, wobei in diesen Fällen nach GRAY die *Ruhestellung als diejenige definiert ist, in der die Cilien während kleiner Schlagpausen verharren* (!).

### 3. Die Mechanik der Bewegung formveränderlicher Wimpern.

#### a) Problemstellung.

Im ersten Abschnitte wurde gezeigt, daß für die Wimperbewegung das STOKES- bzw. STOKES-OSEENSche Widerstandsgesetz Geltung hat und daß infolgedessen durch eine Bewegung von starren und dauernd im Wasser befindlichen Wimpern keine oder fast keine Nutzleistung, d. h. keine Verschiebung des Ruderträgers erzielt werden kann. Im Einklang damit stehen die Beobachtungen der neueren Autoren, daß tatsächlich bei der rudern den Wimperbewegung die Cilie sich nicht als starres Gebilde verhält, sondern in ausgestreckter Gestalt den Hinschlag und, dem Körper sich anschmiegend, den Rückschlag vollzieht: *Daß ein solcher Rudermechanismus eine Nutzleistung (Verschiebung) erzielen kann, ist allerdings zunächst noch eine Vermutung und bedarf des Beweises. Es wird sich im folgenden darum handeln, diesen Beweis zu führen und gleichzeitig soll versucht werden, ungefähr die Größenordnung des Nutzeffekts einer solchen Ruderbewegung zu bestimmen.* Es stellt ja der Cilienapparat des Körpers eine Maschine dar und das wesentliche Kriterium für die Be-

<sup>1</sup> Beim Flimmerepithel der Wirbeltiere scheint die Amplitude im allgemeinen kleiner zu sein als bei den Wimpern der Zellen von Wirbellosen.

urteilung einer Maschine ist die Größenordnung ihres Nutzeffektes; denn weil der sekundliche Energievorrat der Flimmerzelle ein beschränkter ist, ist, wie bereits im Falle des OSEENSchen Gesetzes erkennbar war, nicht die Tatsache, daß überhaupt eine Nutzleistung möglich ist, das wesentliche, sondern von ausschlaggebender Bedeutung ist die Frage, bei welchem Gesamtleistungsaufwand sie möglich ist und ob die Zelle diese Gesamtleistung überhaupt aufbringen kann. Schließlich wird es sich im folgenden noch darum handeln, *diejenige Ruderbewegung zu ermitteln, die unter den naturgegebenen Bedingungen den größten Nutzeffekt besitzt und die darum am zweckmäßigsten ist, und zu untersuchen, wie nahe der beobachtete diesem „theoretisch besten“ Rudermechanismus kommt.*

Es schien in diesem Untersuchungsabschnitt geboten, sich nicht auf Berechnungen zu beschränken, sondern — da Beobachtungen und direkte Experimente bei diesem Fragekomplex nicht möglich sind — die Berechnungen durch genaue Modellversuche zu stützen. Zwar ist die direkte Nachahmung des „angeschmiegt“en Wimperschlags durch das Modell nicht möglich, doch genügt es durchaus, ihn in Einzelkomponenten zu zerlegen und bezüglich dieser Komponenten die Berechnungen mit den Ergebnissen von Modellversuchen zu vergleichen. Gelingt es so, die Berechnungen über die Einzelkomponenten experimentell zu verifizieren, dann kann man hinterher wiederum die einzelnen Vorstellungen über die Komponenten zusammenfassen und hat somit die Theorie des Wimperschlags auf experimenteller Basis fundiert.

Die folgenden Untersuchungen nehmen (wie in Abschnitt 1) ihren Ausgang von dem Schlag eines Ruders, das sich an einem relativ zur Flüssigkeit ruhenden Körper befindet und gehen erst später zur Wimperbewegung am bewegten Objekt über. Die erste Aufgabe besteht zunächst in der Darlegung der Grundlage und Technik der Modellversuche.

#### *b) Prinzipielles über Modellversuche.*

Aus den hydrodynamischen Grundgleichungen für reibende Flüssigkeiten läßt sich ein „Gesetz der mechanischen Ähnlichkeit von Flüssigkeitsbewegungen“ (Ähnlichkeitsgesetz) ableiten, welches besagt, daß zwei Flüssigkeitsbewegungen nur dann mechanisch ähnlich sind, daß also z. B. bei der Bewegung eines Körpers gegen eine Flüssigkeit nur dann die gleichen Widerstandsgesetze wie in einem anderen Falle Geltung haben, wenn die REYNOLDSSchen Zahlen beider Bewegungen die gleichen sind. Erst hierdurch gewinnt die REYNOLDSSche Zahl ihre große Bedeutung, indem sie Aussagen gestattet über die „Tragweite von Einzelversuchen“, über die „Übertragbarkeit von Messungsergebnissen auf nicht gemessene Fälle“. Das Ähnlichkeitsgesetz bildet somit die Grundlage für jeden Modellversuch: Macht man von einer Wimper (15  $\mu$  lang, 0,3  $\mu$  dick) ein Modell in 10000fachem Maßstabe (15 cm lang, 3 mm dick), so sind nur

dann Rückschlüsse bezüglich des Widerstands vom Modell auf das Original erlaubt, wenn die beiden REYNOLDSSchen Zahlen einander gleich sind. Ist  $\Re = \frac{av}{\nu}$  die  $\Re$ -Zahl des Originals,  $\Re' = \frac{a'v'}{\nu'}$  diejenige des Modells, so läßt sich dafür, weil das Cilienmodell der wirklichen Cilie geometrisch ähnlich sein soll, auch schreiben

$$\Re = \frac{l^2}{\nu T} \qquad \Re' = \frac{l'^2}{\nu' T'} \qquad (36, 36')$$

worin  $l$  die Linearausdehnung der Cilie,  $T$  ihre Schwingungszeit und  $l'$  und  $T'$  die analogen Größen beim Modell bezeichnen sollen. Besitzt nun das Modell 10000fache Größe, ist also  $l' = 10000 l$  und wollte man in beiden Fällen die gleiche Flüssigkeit benutzen ( $\nu = \nu'$ ), so müßte

$$T' = \frac{\nu}{\nu'} \cdot \left(\frac{l'}{l}\right)^2 \cdot T = 100\,000\,000 T \qquad (37)$$

sein, d. h. eine einmalige Wimperschwingung, die in Wirklichkeit in  $\frac{1}{30}$  Sekunde vor sich geht, müßte im Modell etwa 1000 Stunden dauern. Um nun im Modellversuch annehmbare Experimentiergeschwindigkeiten von etwa  $T' = 10$ — $20$  Sekunden zu erhalten, muß man, wie aus der durch Gleichsetzen von (36) und (36') entstandenen Beziehung

$$\nu' = \left(\frac{l'}{l}\right)^2 \cdot \frac{T}{T'} \cdot \nu \qquad (38)$$

hervorgeht, im Modell Flüssigkeiten verwenden, deren kinematische Zähigkeit  $\nu'$  330 000- bis 160 000mal größer als die des Wassers ist und die um so zäher sein müssen, je langsamere Cilienschläge man nachahmt (bei  $T = \frac{1}{10}$  Sekunde wäre  $\nu' = 10^6 \nu$ ). Nun liegt allerdings, vom hydrodynamischen Gesichtspunkt, die betrachtete Cilienbewegung mitten im Geltungsbereich des STOKES- bzw. STOKES-OSEENSchen Gesetzes, d. h. weit entfernt von dem Bereich der 1-nahen REYNOLDSSchen Zahlen, von wo ab das STOKESSche allmählich in das quadratische Widerstandsgesetz übergeht; man braucht daher, da für die Geltung des STOKES-OSEENSchen Gesetzes beim wirklichen Wimperschlag durch die sehr kleinen  $\Re$ -Zahlen volle Gewähr geleistet ist, nur dafür Sorge zu tragen, daß es auch beim Modell noch volle Gültigkeit hat: d. h. die REYNOLDSSchen Zahlen des Modells brauchen, worauf bereits PRANDTL (40) hingewiesen hat, in diesem speziellen Falle nicht exakt gleich denen des Originals zu sein, sie dürfen im vollen Bereiche des STOKESSchen Gesetzes, also von beliebig kleinen Werten bis zu etwa 0,1 als vorsichtig gewählter oberer Grenze, variieren, und deshalb könnte man (PRANDTL) im obigen Falle als Modellschwingungszeit getrost  $\frac{1}{100}$  des theoretischen Wertes  $T'$  nehmen. Von dieser Möglichkeit (der Verkürzung der Schwingungszeit) wird indessen in den folgenden Versuchen kein Gebrauch gemacht. — In gewissen Ausnahmefällen ist die strenge Gültigkeit des Ähnlichkeitsgesetzes in Frage gestellt; solche Fälle treten ein a) wenn von inkompressiblen

Flüssigkeiten (Wasser) auf kompressible (Luft) geschlossen wird, b) wenn die Widerstandsverhältnisse an der freien Oberfläche der Flüssigkeiten verschiedene sind, c) bei verschiedener „Rauhigkeit“ des bewegten Körpers. Da c nur für sehr große  $R$ -Zahlen, b nur für an der Flüssigkeitsoberfläche bewegte Objekte (Schiff) in Frage kommt und a in unserem Falle nicht statthat, ist für die Nachahmung der Wimperbewegung die Gültigkeit der Ähnlichkeitsregel sichergestellt.

c) Die Modellapparatur.

Bei den Modellversuchen über die Bewegung eines feststehenden Ruders (d. h. eines an einem relativ zur Flüssigkeit fixen Körper be-

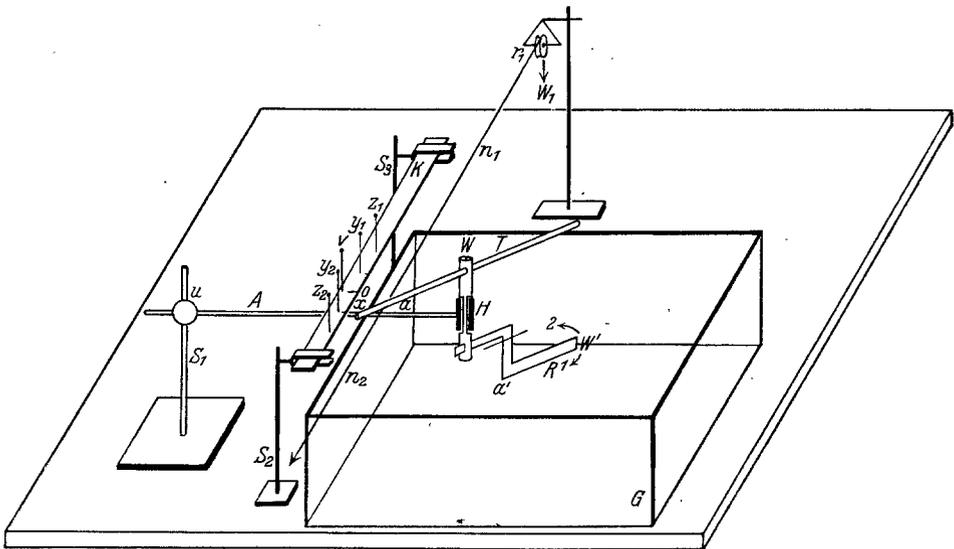


Abb. 4. Schema der Ruderapparatur.

festigten Ruders) wurde folgender Apparat angewendet (Abb. 4): An dem Stativ  $S_1$  ist der Horizontalarm  $A$  durch die Universalschraube  $U$  in jeder Stellung fest fixierbar. An  $A$  ist senkrecht zur Längsrichtung von  $A$  das Hohlstück  $H$  befestigt, in dem das  $T$ -Stück  $T$  unter möglichst geringer Reibung drehbar ist. An dem unteren Ende von  $T$  ist durch eine Klemmschraube das Ruder  $R$  (Draht, Blechstück) befestigbar. Der Horizontalarm von  $T$  trägt eine Reihe von kleinen Öffnungen; an der nach Bedarf zweckmäßigsten werden zwei Seidenfäden  $n_1$  und  $n_2$  befestigt;  $n_1$  läuft genau horizontal über die Präzisionsrolle  $r_1$  und trägt die Wagschale  $W_1$ ,  $n_2$  desgleichen über  $r_2$  nach  $W_2$ . Die Stücke  $ar_1$  und  $ar_2$  sind je ungefähr 80 cm lang. Das Ruder  $R$  taucht in die Flüssigkeit (siehe unten) ein, die das Gefäß  $G$  ( $22 \times 29 \times 12$  cm) bis  $\frac{1}{2}$  cm unter dem Rande füllt. Beim Ruderversuch steht stets das Führungsstück  $H$  genau lotrecht, der

Querarm des  $T$ -Stücks also genau horizontal. Wird die Wagschale  $W_1$  überbelastet, so dreht sich das Ruder  $R$  in der Flüssigkeit im Sinne des Pfeiles 1, ist  $W_2$  überbelastet, nach 2. — Zwei weitere Stative  $S_2$  und  $S_3$  tragen die horizontale Skala  $K$ , deren Nullstrich  $o$  genau oberhalb der Längsachse von  $A$  liegt. Auf diesem Nullstrich ist die senkrechte Nadel  $v$  genau so angebracht, daß bei einer Ruderbewegung das der Skala zugewendete Ende  $x$  des Horizontalstabs von  $T$  in einem Abstand von etwa  $\frac{1}{2}$  mm an der Nadel vorbeigleitet. Nach dem gleichen Gesichtspunkt sind die weiteren Nadeln  $y_1$  und  $y_2$  angebracht, so daß der Schwingungswinkel  $\alpha = y_2 w v = v w y_1 =$  etwa  $36^\circ$  beträgt. In gewissem Abstand von  $y_1$  und  $y_2$  befinden sich noch die weiteren Nadeln  $z_1$  und  $z_2$ , der Winkel  $y_2 w z_2 = y_1 w z_1$  beträgt wiederum etwa  $36^\circ$ . Diese fünf Nadeln dienen folgendem Zweck: Soll sich im Versuch das Ruder in der Richtung des Pfeiles 1 bewegen, so wird die Wagschale 1 überbelastet und das der Skala zugekehrte Ende  $x$  des  $T$ -Stabs gleitet der Reihe nach an den Nadeln  $z_2 y_2 v y_1 z_1$  vorüber. Stets zeigt beim Beginne des Versuchs der horizontale Stab des  $T$  nach  $z_2$ , oder besser nach einem Punkte, der zwischen  $z_2$  und dem diesseitigen Ende der Skala liegt. Der Anfangsteil der Schwingung bis zum Momente, wo  $x$  an  $y_2$  vorübergleitet, dient als „Anlauf“ und wird nicht berücksichtigt; beim Vorübergleiten an  $y_2$  und  $y_1$  wird mit der Stechuhr gestoppt und somit die für die Durchlaufung dieser Amplitude von  $72^\circ$  nötige Zeit ermittelt. Auf diese Weise werden die Schwingungszeiten bestimmt, die sich bei verschiedener Belastung der Wagschale und dem gleichen Ruder oder bei Rudern verschiedener Form und Größe ergeben.

Der ganze Apparat wurde unter dem Gesichtspunkt angefertigt, daß die Reibung des Apparats 1. möglichst gering und 2. bei allen Rudergeschwindigkeiten möglichst gleich groß war. Zunächst erwies es sich im Hinblick auf die Stabilität des Apparats als zweckmäßig, beide Wagschalen (Eigengewicht = 5,3 g) *dauernd* mit 20 g zu belasten, damit dauernd die Schnüre  $n_1 n_2$  einigermaßen gespannt blieben und auf den Rollen  $r_1 r_2$  ein gewisser Druck lastete. Bezüglich der Eigenreibung des Apparats ergab sich, daß der  $T$ -Stab mit dem Ruder dann gedreht wurde, wenn die Überbelastung einer Wagschale mehr als  $5\frac{3}{4}$ —6 g betrug, gleichgültig, ob sich das Ruder durch Luft, Wasser, Glycerin oder noch visköseren Flüssigkeiten bewegte. Daraus folgte (und dies wurde später aufs genaueste bestätigt gefunden), daß die Kraft von 6 g stets zur Überwindung der Eigenreibung verbraucht wird, so daß z. B. bei Überbelastung einer Wagschale mit 60 g 6 g auf Kosten der Reibung in Abzug gebracht werden müssen, während der Rest von 54 g für die Überwindung des Ruderwiderstands in Frage kommt.

Schwierig war die Suche nach einer geeigneten Ruderflüssigkeit. Denn diese sollte einen solchen Grad von Viskosität besitzen; daß 1. bei

einem Cilienmodell von 10000facher Größe bei den experimentell praktischsten Schwingungszeiten von 10—60 Sekunden die REYNOLDSSche Zahl ungefähr die gleiche wäre wie bei der natürlichen Wimperbewegung und daß 2. die zu einer solchen Ruderbewegung notwendigen Kräfte (Wagschalenbelastungen) einigermaßen groß gegenüber der für die Eigenreibung verbrauchten Kraft (6 g) wären. Nach verschiedenem Probieren mit Glycerin-, Schellack- und Dextrinlösungen wurde eine solche Flüssigkeit in einem käuflichen Sirup gefunden, der vollkommen homogen war und ungefähr die Konsistenz leichtflüssigen Honigs hatte. Seine kinematische Zähigkeit, deren genauer Wert für das folgende ohne Bedeutung ist, war ungefähr 10000—15000, d. h.  $1-1\frac{1}{2}$  Millionen mal größer als die des Wassers und 10mal zäher als die zäheste bisher zu Versuchszwecken angewandte Flüssigkeit (LADENBURG, Ann. Physik. 22, 23;  $\mu = 1300$ ); der  $\mu$ -Wert des Sirups wurde aus dem Widerstand eines durch die Flüssigkeit bewegten Zylinders nach der OSEENSchen Formel berechnet, ein Vergleich der Widerstandswerte eines Ruders in Sirup und Glycerin ließ ungefähr auf den gleichen Wert schließen. — Die REYNOLDSSche Zahl der Modellbewegung war entweder gleich oder (meistens) 10mal kleiner als die der Originalbewegung; denn nach (37) folgt

$$T' = \frac{0,01}{10000} \cdot 10^8 T,$$

woraus für  $T = \frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{120}$  sich  $T' = 10$  bis 0,8 Sekunden ergibt, während die wirklichen Schwingungszeiten 50—6 Sekunden betragen. Nach den Ausführungen des vorigen Abschnitts (b) sind, weil der Geltungsbereich des STOKESSchen Gesetzes nach unten hin keine Grenze besitzt, diese Abweichungen der REYNOLDSSchen Zahlen ohne Belang.

Als Ruder wurden entweder (Abb. 5b) Drähte von 2 mm Dicke und 7—15 cm Länge verwendet, die den natürlichen Cilien geometrisch ungefähr ähnlich waren, oder Ruder aus starrem,  $\frac{1}{2}$  mm dickem Blech von der in Abb. 5a dargestellten Form. Experimente mit dieser zweiten Ruderart waren deshalb angenehmer und exakter, weil das  $T$ -Stück des Ruderträgers mit der Befestigungsschraube für das Ruder sich stets außerhalb der Flüssigkeit befand, so daß schnelles und sauberes Auswechseln der Ruder möglich war. — Bei Versuchen mit Drahrudern mußte der Widerstand des sich um seine Achse drehenden unteren Teils des  $T$ -Stücks (Abb. 5b) mitberücksichtigt werden, der indessen, wie sich ergab, gegenüber dem Widerstand des Ruders selbst außerordentlich klein war. Bei den Plattenrudern war andererseits neben dem Widerstand des eigentlichen Ruders (schräffiert) der des vertikalen Verbindungsstücks (punktirt) mit in Betracht zu ziehen, doch läßt sich dieser genau mit in Rechnung setzen. Da die Versuche zeigten, daß zwischen den an Draht- und Plattenrudern gefundenen Gesetzmäßigkeiten kein

Unterschied vorhanden war, wurden einwandfreien Experimentierens halber für die Hauptversuche nur Plattenruder verwendet.

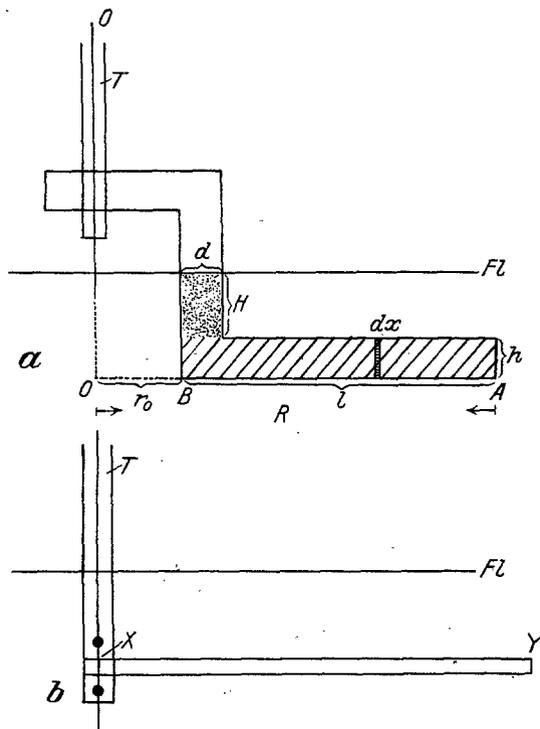


Abb. 5. a) Plattenruder;  $R = OA$ . b) Stabrudder.

#### d) Kontrolle der Apparatur.

Die Versuchsmethodik bestand in folgendem: Nach Einsetzen eines bestimmten Ruders wurde die linke oder rechte Wagschale mit einem bestimmten Übergewicht belastet. Die durch dieses Gewicht ausgeübte Kraft setzte das  $T$ -Stück samt dem Ruder in Bewegung und gemessen wurde die Zeit, die das Ruder zur Durchlaufung der Amplitude  $2\alpha$  ( $72^\circ$ ) benötigte. Es galt nun zunächst festzustellen, mit welcher Genauigkeit der Apparat arbeitet, d. h. welche Schwankungen innerhalb von Versuchsreihen mit gleichem Gewicht und gleichem Ruder auftraten. Tabelle 1 gibt darüber Auskunft.

In dieser und den folgenden Tabellen bedeutet  $\bar{U}$  das auf die Wagschale gelegte Gewicht, „No“ zeigt die Verwendung eines Normalruders an, das (Abb. 5 a) ungefähr folgende Ausdehnungen hatte:  $h=d=1$  cm,  $R=10$  cm,  $r_0=1,8$  cm,  $H=3$  cm. „ $l$ “ bedeutet Belastung der linken Wagschale, so daß der Hebelarm  $lx$  von rechts nach links, das Ruder von links nach rechts wanderte; für „ $lr$ “ gilt das Umgekehrte. In jeder Tabelle folgt zeitlich auf jede Schwingung  $lr$  die un-

mittelbar daneben stehende Schwingung  $rl$ , hierauf die als zweite angeführte Schwingung  $lr$  usf. Die Stoppuhr gestattete Ablesung von 0,2 Sekunden; die angeführten Zeiten müssen daher in der zweiten Dezimale eine gerade Ziffer aufweisen; wo dies in den Tabellen nicht der Fall ist, hatte sich ausnahmsweise der Zeiger der Uhr zwischen zwei Teilstriche eingestellt.

Aus der Tabelle I, in der der Mittelwert jeder Beobachtungsreihe, dessen mittlerer Fehler sowie dieser in Prozenten des Mittelwerts angegeben ist, folgt, daß der mittlere Fehler kleiner ist als  $\frac{1}{2}\%$  des Mittelwerts. Daraus ist auch erkennbar, daß die Unsicherheit der Einzelbestimmung ( $\sigma$ ) kleiner ist als die Ablesegenauigkeit von 0,2 Sekunden. — Zwischen den Schwingungszeiten  $lr$  und  $rl$  bei gleichem Ruder und gleichem Gewicht können Verschiedenheiten auftreten, die konstant sind und deren Ursache in der „asymmetrischen“ Reibung ermittelt wurde,

Tabelle I. Apparatgenauigkeit.

V. 1. 30 g $\bar{U}$ , No.		V. 2. 30 g $\bar{U}$ , No. 20,2° C.		V. 3. 50 g $\bar{U}$ , No. 18,5° C.	
$rl$	$lr$	$lr$	$rl$	$lr$	$rl$
31,8	33,0	28,0	28,6	18,6	19,0
32,0	32,6	27,8	28,2	18,8	19,1
31,8	32,8	27,8	28,6	19,0	19,0
31,4	32,6	27,6	28,6	18,7	19,0
31,4	32,2	28,0	28,2	18,6	18,8
31,6	32,2	27,8	28,7	18,8	19,0
		27,8	28,4	18,8	19,0
		27,8	28,2	18,8	19,0
		0,0	28,6	18,8	18,8
		28,0	28,6	18,8	18,8
		28,0	0,0		
31,67	32,57	27,86	28,47	18,79	18,95
$\pm 0,09$	$\pm 0,12$	$\pm 0,04$	$\pm 0,06$	$\pm 0,03$	$\pm 0,03$
$f = 0,3\%$	0,4%	0,13%	0,2%	0,2%	0,2%

die der Ruderträger  $T$  im Führungsstück  $H$  erfährt. Durch frische Ölung konnte diese Differenz stets behoben werden, doch ist sie deshalb ohne Bedeutung, weil sie für die gesamte Versuchsdauer konstant bleibt und weil nur die Dauern gleichsinniger Schwingungen verglichen wurden.

Die Temperatur des Sirups war bei allen Hauptversuchen etwa 20° C, da diese stets zur gleichen Tageszeit vorgenommen wurden; gesamte Schwankungsbreite 19—21°. Während der Dauer einer Versuchsreihe (2—3 Stunden) blieb sie vollkommen konstant. — Im übrigen nahm wie beim Wasser mit steigender Temperatur die Viskosität der Flüssigkeit ab, die Schwingungszeit daher gleichfalls ab (Tabelle 2).

Tabelle 2. Einfluß der Temperatur.

12 Uhr : 18,0° C . . . . .	$rl = 20,93 \pm 0,05$	$lr = 20,87 \pm 0,05$
16 Uhr : 21,2° C . . . . .	$rl = 16,76 \pm 0,03_5$	$lr = 16,80 \pm 0,05_6$

Ein weiterer zu beachtender Punkt war die Möglichkeit der allmählichen Bildung einer stärker viskösen Haut an der Oberfläche der Flüssigkeit als Folge von Verdunstung. Blieb der Sirup einige Zeit (12 Stunden) nicht oder ungenügend bedeckt, so war solches der Fall. Es äußert sich in verlängerter Schwingungsdauer beim ersten Versuch und allmählicher Abnahme der Schwingungszeit im Laufe der Versuchsreihe trotz gleichen Ruders und gleichen Gewichts (Tabelle 3, V. 4, 5). Rührt man zu Beginn des Versuchs die oberflächliche Flüssigkeit durcheinander, so hat die Flüssigkeit die normale Konsistenz wiedergewonnen, was aus der Konstanz der Schwingungszeiten hervorgeht (Tabelle 3, V. 6, 7; nach der ersten Schwingung wurde umgerührt); man beachte den Sprung in den Schwingungszeiten. Schließt man nach Beendigung der täglichen Versuchsreihe die Flüssigkeit luftdicht ab, so tritt keine Bildung einer verdickten Oberflächenhaut ein.

Tabelle 3. Oberflächenhaut.

V. 4. 20 g $\bar{U}$ , No. 1 Tag Pause.		V. 5. 50 g $\bar{U}$ , No. 2 Tage Pause.		V. 6. 50 g $\bar{U}$ , No. 1 Tag Pause.		V. 7. 50 g $\bar{U}$ , No. 4 Stunden Pause.	
$rl$	$lr$	$lr$	$rl$	$lr$	$rl$	$lr$	$rl$
54,2	57,6	18,4	18,6		22,6		17,2
53,8	57,2	18,6	0,0	20,4	20,2	16,8	16,8
53,4	56,4	18,4	0,0	20,4	20,4	(16,4)	16,6
0,0	55,0	18,0	18,0	20,4	20,4	16,8	16,8
52,0	53,8	18,0	18,0	20,2	20,4	16,8	17,0
51,4	53,6	17,8	17,4	20,4	20,2	16,8	16,6
		17,4	17,4			16,6	0,0
		17,4	0,0				
Abnahme		Abnahme		20,36	20,32	16,76	16,76
2,8	4,0	1,2	1,2	$\pm 0,035$	$\pm 0,045$	$\pm 0,035$	$\pm 0,07$

Um die Schwingungszeiten zweier verschiedener Ruder zu vergleichen, ist es nötig, nach Bestimmung der Schwingungszeit des ersten den Träger  $T$  samt Ruder aus der Flüssigkeit herauszunehmen, das erste Ruder ab- und das zweite anzumontieren und jetzt den Ruderträger samt zweitem Ruder genau in die gleiche Lage wie vordem zurückzubringen. Um die bei einem solchen Ruderwechsel unvermeidlichen Fehlerquellen zu bestimmen, wurde das gleiche Ruder mehrmals ab- und wieder anmontiert und jeweils die Schwingungszeiten bei gleichen übrigen Bedingungen ermittelt. Tabelle 4, die den ersten derartigen Versuch wiedergibt, zeigt, daß bei dreimaliger neuer Montierung die auftretenden

Differenzen in den Schwingungszeiten 0 bis 3,1%, im Mittel 1,75% betragen; alle weiteren Versuche aber lieferten, infolge zunehmender Übung, geringere Abweichungen. Tabelle 5 gibt die unmittelbar hintereinander gemessenen Schwingungszeiten dreier praktisch gleichgroßer Ruder (Normalruder) wieder. Die Abweichungen der Schwingungszeiten betragen im Mittel 1,60%. Da fast alle folgenden Versuche auf einen Vergleich der Schwingungszeiten verschiedener Ruder hinauslaufen, ist dieser Wert von wesentlicher Bedeutung. Bei sehr vorsichtiger Schätzung läßt sich sagen, daß, *sofern nicht andere Fehlerquellen hinzukommen, jeder Schwingungswert auf 2% genau ist, was bei einer durchschnittlichen Schwingungszeit von 20 Sekunden eine Unsicherheit von nur 0,4 Sekunden bedeutet.*

Tabelle 4. Ruderwechsel.

V. 8.		<i>lr</i>	<i>rl</i>
1.	Montierung . . . . .	18,79 ± 0,03	18,95 ± 0,03
2.	„ . . . . .	19,2 ± 0,00	1,90 ± 0,00
3.	„ . . . . .	18,6 ± 0,00	18,6 ± 0,00
	Fehler 2 gegen 1 . . . . .	2,1%	0,0%
	„ 3 „ 1 . . . . .	−1,1 „	−2,1 „
	„ 3 „ 2 . . . . .	−3,1 „	−2,1 „
Durchschnittlicher Fehler bei 6 Versuchen . . . . .		1,75%.	

Tabelle 5. Ruderwechsel.

V. 9.		<i>lr</i>	<i>rl</i>
1. Ruder . . . . .		20,8	21,2
		20,8	21,0
		20,7	21,2
		20,77 ± 0,03	21,13 ± 0,05
2. Ruder . . . . .		00,0	21,6
		21,0	21,6
		21,0	21,4
		21,00 ± 0,00	21,53 ± 0,05
3. Ruder . . . . .		00,0	21,0
		20,4	21,0
		20,4	21,0
		20,6	00,0
		20,47 ± 0,05	21,00 ± 0,00
	Fehler 1 gegen 2 . . . . .	1,2%	1,9%
	„ 1 „ 3 . . . . .	1,4 „	0,6%
	„ 2 „ 3 . . . . .	2,1 „	2,5 „
Durchschnittlicher Fehler . . . . .		1,6%	1,6%

e) Gültigkeit des STOKESSchen Gesetzes beim Modell.

Nach der Ermittlung der Genauigkeit des Apparats folgt als zweite Aufgabe festzustellen, ob im Modellversuch, wie zu erwarten ist, das

STOKESSche Gesetz gilt und welche Abweichungen im Sinne von OSEEN sich dabei ergeben. Vor dieser Prüfung ist es, zugleich als Grundlage für

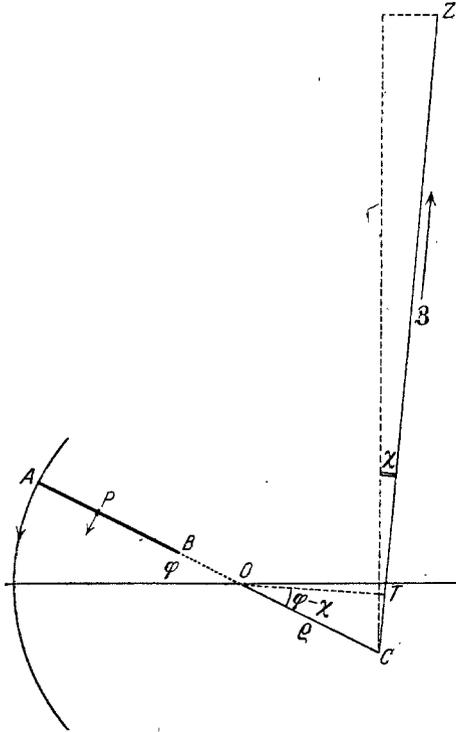


Abb. 6. Wirkungsschema der Ruderapparatur.

alle weiteren Versuche, zweckmäßig, sich die Wirkungsweise des Apparats vom mechanischen Gesichtspunkt aus klarzulegen. Abb. 6 gibt den Grundriß des Apparats im Schema wieder.  $O$  sei die Drehungsachse des Ruders,  $OC$  der Arm, an dem die Zugkraft des Fadens angreift,  $Z$  der Mittelpunkt der Rolle, über die der Faden läuft. Wir betrachten zunächst den Widerstand eines Flächenruders (Abb. 5a), und zwar nur des eigentlichen Ruders (schraffiert) ohne das (punktiierte) Zwischenstück.  $AB$  ( $= W' a'$  in Abb. 4) stellt dieses Ruder im Aufriß dar. Nehmen wir nun als Voraussetzungen, die erst verifiziert werden sollen, an, daß 1. das reine STOKESSche Gesetz Geltung habe und daß 2. der

Widerstand einer Ruderfläche bei Bewegung senkrecht zu dieser proportional zur Größe der Ruderfläche sei, so folgt (Abb. 6):

Der Widerstand des Ruderelements  $dr$  bei  $P$ , das von  $O$  den Abstand  $r$  und daher die Geschwindigkeit  $r\omega$  in Richtung des bei  $P$  gezeichneten Pfeiles besitze, erleidet nach dem STOKESSchen Gesetz den Widerstand

$$dW = c \cdot r\omega \cdot dF, \quad (1)$$

wo  $c$  ein Proportionalitätsfaktor und  $dF$  die Größe dieses Ruderelements bedeutet; da  $dF = h \cdot dr$  ist (Abb. 5a), so ist weiter gleich

$$dW = ch\omega \cdot r dr \quad (2)$$

und der Widerstand des ganzen Ruders ist in jedem Moment gleich

$$W = \int_{r_0}^R ch\omega r dr = ch\omega \frac{R^2 - r_0^2}{2}. \quad (3)$$

Dieser Widerstandskraft entgegen wirkt (Abb. 6) die Zugkraft  $\mathfrak{Z}$  des von  $C$  nach  $Z$  gespannten Fadens. Der Ruderträger fungiert als Hebel, bezüglich dessen gelten muß

Widerstand  $\times$  Widerstandsarm = Zugkraft  $\times$  Zugkraftarm, d. h.

$$\int_{r_0}^R (c h \omega r dr \cdot r) = \mathfrak{Z} \cdot OT, \quad (4)$$

wo  $OT$  senkrecht auf  $CZ$  steht und gleich ist (Abb. 6)  $OC \cdot \cos(\varphi - \chi) = \varrho \cos(\varphi - \chi)$ . Nun ist der Winkel  $\chi$ , da  $CZ$  (siehe oben) etwa 80 cm lang ist, stets kleiner als  $1/2^\circ$ , so daß er gegen  $\varphi$  vernachlässigt werden kann. Dann geht (4) über in

$$c h \omega \frac{R^3 - r_0^3}{3} = \mathfrak{Z} \varrho \cos \varphi \quad (5)$$

und daraus folgt

$$\frac{1}{\omega} = \frac{c h}{\mathfrak{Z} \varrho} \cdot \frac{R^3 - r_0^3}{3} \cdot \frac{1}{\cos \varphi}. \quad (6)$$

Nun ist die Winkelgeschwindigkeit  $\omega$  definiert als

$$\omega = \frac{d\varphi}{dt},$$

also ist  $t = \int \frac{d\varphi}{\omega}$  und die zur Durchschwingung einer Amplitude  $2\alpha$  nötige Zeit  $T$  wird gleich

$$T = \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{d\varphi}{\omega}. \quad (7)$$

Daraus folgt nach (6)

$$T = \frac{c}{\mathfrak{Z} \varrho} \cdot \frac{1}{3} \cdot h (R^3 - r_0^3) \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{d\varphi}{\cos \varphi} = \frac{1}{3} \frac{c}{\varrho} \cdot \frac{1}{3} (R^3 - r_0^3) h \cdot 2 \operatorname{tang} \left( 45^\circ + \frac{\alpha}{2} \right). \quad (8)$$

In dieser Gleichung ist auf den Widerstand des eigentlichen Ruders (schraffiert), nicht aber auf den des Verbindungsstücks Rücksicht genommen. Bezieht man diesen in die Rechnung mit ein, so ergibt sich aus (4) statt (5) die Gleichung

$$c \omega H \frac{r_1^3 - r_0^3}{3} + c \omega h \frac{R^3 - r_0^3}{3} = \mathfrak{Z} \varrho \cos \varphi \quad (9)$$

und daraus folgt für  $T$

$$T = \frac{c}{\mathfrak{Z} \varrho} \cdot \frac{1}{3} [H(r_1^3 - r_0^3) + h(R^3 - r_0^3)] \cdot 2 \operatorname{tang} \left( 45^\circ + \frac{\alpha}{2} \right). \quad (10)$$

In dieser Gleichung ist  $c$  ein (beim STOKESSCHEN Gesetz) für alle Versuche konstanter Proportionalitätsfaktor,  $\varrho$  und  $\alpha$  sind Konstante des Apparats,  $h$ ,  $H$ ,  $R$ ,  $r_0$  und  $r_1$  Abmessungen des Ruders. Der Ausdruck  $H(r_1^3 - r_0^3) = C$  enthält nur Maßgrößen des Verbindungsstücks, die für alle Versuche gleich gewählt werden können, so daß  $C$  eine Konstante wird.

Für das gleiche Ruder und für verschiedene Zugkräfte folgt aus (10)

$$T_1 : T_2 = Z_2 : Z_1, \quad (11)$$

es verhalten sich also beim reinen STOKESSCHEN Gesetz die Schwingungszeiten umgekehrt wie die Zugkräfte. Treten aber Abweichungen im Sinne

von OSEEN auf, so fallen die tatsächlichen Schwingungszeiten bei vergrößerten Zugkräften größer, bei verkleinerten Zugkräften kleiner als die nach (11) zu erwartenden aus.

Tabelle 6 gibt die tatsächlichen Experimente wieder.

Hierin bedeuten die Zahlen der ersten Spalte die Wagschalenbelastungen in Gramm; nach Abzug von 6 g für die Eigenreibung des Apparats erhält man die jeweilige Zugkraft  $\mathfrak{Z}$ . Die theoretischen Werte für die Schwingungszeiten wurden nach Gleichung (11) erhalten, wobei in jedem Versuch die empirische Schwingungszeit für den Wert 30 g als Ausgang diente. Die Klammern bei Differenzwerten von 0,1 Sekunden deuten an, daß diese kleiner sind als das Genauigkeitsmaß der Uhr. Als Ruder wurden Normalruder verwendet. Temperatur 20,2—20,5°.

Drückt man in Tabelle 6 den in jeder Zeile angegebenen Differenzwert in Prozenten der zugehörigen Schwingungszeit aus, so erhält man bei V 11 und 12 1%, bei V 13 0,6 und bei V 10 0,4% als Mittelwert, d. h.

Tabelle 6. STOKESSches Gesetz für Plattenruder.

	Belastung	Schwingungszeit <i>rt</i> empirisch	Schwingungszeit berechnet	Differenz
V. 10.	20 g	48,6	49,0	—0,4
	30 „	28,6	28,6	0,0
	40 „	20,4	20,2	0,2
	50 „	15,6	15,6	0,0
	60 „	12,6	12,7	(—0,1)
	70 „	10,6	10,7	(—0,1)
V. 11.	20 „	46,6	48,0	—1,4
	30 „	28,0	28,0	0,0
	40 „	19,8	19,8	0,0
	50 „	15,2	15,3	(—0,1)
	60 „	12,2	12,4	—0,2
	70 „	10,4	10,5	(—0,1)
V. 12.	20 „	51,0	51,1	(—0,1)
	30 „	29,8	29,8	0,0
	40 „	21,0	21,0	0,0
	50 „	16,2	16,2	0,0
	60 „	12,8	13,2	—0,4
	70 „	10,8	11,1	—0,3
V. 13.	20 „	49,8	50,0	—0,2
	30 „	29,2	29,2	0,0
	40 „	20,8	20,6	0,2
	50 „	15,8	15,9	(—0,1)
	60 „	12,8	12,9	(—0,1)
	70 „	10,8	10,9	(—0,1)

die empirischen Schwingungszeiten weichen von den nach dem reinen STOKESSchen Gesetz berechneten um weniger als 1% ab, was eine außerordentlich gute Übereinstimmung zwischen Theorie und Erfahrung be-

deutet. Merkliche Abweichungen im Sinne von OSEEN ergaben sich nicht, man könnte höchstens die Differenz von 0,8% in der ersten Zeile des V 10 oder die der ersten Zeile des V 11 als solche deuten, doch ist der erstere Wert zu klein, als daß man auf ihn Gewicht legen könnte, die letztere aber vermutlich durch einen zufälligen Fehler verursacht.

Einen Versuch über Stabruder gibt Tabelle 7 wieder. Der als Ruder verwendete Draht hatte eine Länge von 124 mm und war etwas weniger als 2 mm dick. Die Abweichungen zwischen Theorie und Erfahrung sind

Tabelle 7. STOKESSches Gesetz für Stabruder.

Belastung in g	Schwingungs- zeit	Schwingungs- zeit berechnet	Differenz	Differenz in %
V. 14 a.				
100	$lr\ 15,8 \pm 0,00$	15,8	0,0	0,0
80	$20,4 \pm 0,00$	20,1	(0,3)	1,5
60	$27,6 \pm 0,2$	27,5	(0,1)	0,4
V. 14 b.				
100	$15,0 \pm 0,00$	15,0	0,0	0,0
130	$11,1 \pm 0,07$	11,0	0,0	0,0
V. 14 c.				
100	$rl\ 15,8 \pm 0,00$	15,8	0,0	0,0
80	$20,1 \pm 0,07$	20,1	0,0	0,0
60	$27,4 \pm 0,00$	27,5	(-0,1)	0,0

hier noch geringer, sie berechnen sich im Mittel zu 0,27%, betragen in Wirklichkeit aber 0%, da die einzigen Differenzen in Zeile 2 und 3 offenbar durch eine gewisse Störung (zufällig vergrößerte Reibung des Apparats) verursacht sind, wie aus dem Vergleich mit den zugehörigen *rl*-Werten (Zeile 6—8) erkennbar ist.

f) *Einfluß der Wandung des Versuchsgefäßes.*

Alle Widerstandsformeln und auch das STOKESSche Gesetz sind abgeleitet für die Bewegung eines Körpers in einer  $\infty$ -ausgedehnten Flüssigkeit. Geht die Bewegung aber in einer begrenzten, in ein Gefäß eingeschlossenen Flüssigkeit vor sich, so wirkt die Gefäßwandung hemmend auf die Bewegung der Flüssigkeit, so daß der Widerstand des bewegten Körpers und daher im vorliegenden Falle auch die Schwingungszeit des Ruders größer als die erwartete ausfällt. Die Bedeutung des Einflusses der Gefäßwand ist deshalb im vorliegenden Falle von geringer Bedeutung, weil einerseits keine Absolut-, sondern nur Vergleichswerte bestimmt

Tabelle 8. Variabilität am Rande. V. 15 (50 g *U*, *No*; 21,2° C).

<i>lr</i> : 16,8	(16,4)	16,8	16,8	16,8	16,6: $16,76 \pm 0,03_s$	$f = 0,2\%$
<i>rl</i> : 16,8	16,8	16,8	17,0	16,6	— : $16,8 \pm 0,05_s$	$f = 0,34\%$

werden und alle Versuche im gleichen Gefäß stattfinden, und weil andererseits der Einfluß des Gefäßes um so geringer wird, je visköser die darin befindliche Flüssigkeit ist. Immerhin erschien es mit Rücksicht darauf, daß die wirkliche Wimper an der Körperwand befestigt ist, von Interesse zu untersuchen, ob sich im Modellversuch Unterschiede ergeben, wenn, wie bisher, das Ruder sich etwa in der Mitte oder wenn es sich am Rande des Gefäßes befindet. Im letzteren Falle müßte sich eine größere Schwingungszeit als im ersten Falle ergeben. Tabelle 9 zeigt, daß

Tabelle 9. Schwingungszeit am Gefäßbrand.

V. 15 (50 g $\dot{U}$ , 18°)	<i>lr</i>	<i>rl</i>
Gefäßmitte . . . . .	20,36 ± 0,03 <sub>5</sub>	20,32 ± 0,04 <sub>5</sub>
An den Gefäßrand gerückt . . .	20,87 ± 0,05	20,93 ± 0,05
Differenz der Mittelwerte . . .	2,5%	3%
V. 16 (30 g $\dot{U}$ , 21°)	<i>lr</i>	<i>rl</i>
Gefäßrand . . . . .	30,32 ± 0,045	30,66 ± 0,21
In die Gefäßmitte gerückt . . .	30,00 ± 0,00	30,53 ± 0,05
Differenz der Mittelwerte . . .	1%	0,4%

diese Erwartung auch zutrifft, doch sind die Differenzen nur unbedeutend, die durchschnittliche Differenz betrug nur 1,7%. Zugleich ist aus dieser und aus Tabelle 8 zu ersehen, daß die Unsicherheit ( $\sigma$ ) der Einzelbestimmung am Rande etwas größer sein kann als in der Mitte (V. 15 und 16), es aber nicht zu sein braucht. Tabelle 10 zeigt, daß auch für das am Rande befindliche Ruder das STOKESSCHE Gesetz ohne Abweichung Gültigkeit besitzt. Die Abweichungen der theoretischen von den empirischen Werten sind hier praktisch gleich 0.

Tabelle 10. STOKES-Gesetz am Gefäßbrand. V. 17 (21,1°,  $N_0$ ).

Belastung	Schwingungszeit <i>lr</i>	Schwingungszeit berechnet	Differenz
20 g	54,1 ± 0,2	53,83	(0,00)
30 „	31,4	31,4	0,00
(Pause)			
30 g	30,32 ± 0,045	30,32	0,00
40 „	21,1 ± 0,1	21,3	—0,1
50 „	16,4	16,5	(—0,1)
60 „	13,4	13,4	0,00
70 „	11,4	11,4	0,00
<i>rl</i>			
20 g	55,3 ± 0,25	54,9	(0,0)
30 „	32,0	32,0	0,00
(Pause)			
30 g	30,66 ± 0,21	30,66	0,00
40 „	21,8 ± 0,00	21,64	0,16
50 „	16,8	16,7	(0,1)
60 „	13,6	13,6	0,00
70 „	11,6	11,5	(0,1)

g) *Der Widerstand verschieden langer Ruder.*

Die zweite der im vorletzten Abschnitt (e) aufgestellten und noch zu verifizierenden Forderungen war die, daß der Widerstand eines senkrecht zu seiner Längsachse bewegten Ruders um so größer sei, je länger das Ruder ist. Für die wirkliche Wimper folgt dann aus Gleichung (3), in der wir  $R = l =$  Wimperlänge und  $r_0 = 0$  setzen können,

$$W = \frac{1}{2} ch\omega \cdot l^2, \quad (12)$$

d. h. der Widerstand der mit der Geschwindigkeit  $\omega$  schwingenden Wimper oder der durch diese Bewegung dem Wimperträger erteilte Vortrieb ist proportional zum Quadrat der Wimperlänge.

Für den Modellapparat folgt bei Verwendung eines Stabruders (Abb. 5a), bei dem ebenso wie bei der Wimper  $r_0 = 0$  ist, aus Gleichung (8) bei gleicher Wagschalenbelastung

$$T_1 : T_2 = R_1^3 : R_2^3, \quad (13)$$

für das Plattenruder entsprechend aus (10) unter Berücksichtigung des Verbindungsstücks

$$T_1 : T_2 = [C + h(R_1^3 - r_0^3)] : [C + h(R_2^3 - r_0^3)], \quad (14)$$

wobei für beide verglichenen Ruder alle Maßgrößen außer  $R_1$  und  $R_2$  gleich sein sollen und  $C = H(r_1^3 - r_0^3)$  bedeutet ( $r_1 = r_0 + d$ ).

Die Tabellen 11 und 12 zeigen für Plattenruder, wie genau die empirischen mit den berechneten Werten übereinstimmen, die auftretenden Differenzen liegen durchaus innerhalb derjenigen Fehlerbreite von im Mittel 1,75 bis maximal 3%, die sich im Abschnitt d als unvermeidlich beim Ruderwechsel ergab. — Für Stabruder, bei denen erst durch Vergleich zweier Schwingungswerte der Einfluß des in die Flüssigkeit eintauchenden unteren Endes des  $T$ -Stabs eliminiert werden muß, ergibt sich ähnliche Übereinstimmung.

Die Beziehung (12), welche aussagt, daß der durch eine Wimper bewirkte Vortrieb bei gleichen sonstigen Bedingungen proportional zum Quadrat der Wimperlänge ist, läßt eine erste *Möglichkeit* erkennen, *durch die auch beim STOKESSchen Gesetz eine produktive Wimperbewegung möglich ist: nämlich dadurch, daß die Wimper beim Rückschlag sich kontrahiert*, d. h. ihre Länge im Verhältnis zum Vorschlag verkürzt. Nimmt man beispielsweise an, die Wimper verkürze sich beim Rückschlag um die Hälfte, so würde bei gleichbleibendem Wimpervolumen ihr Durchmesser aufs  $\sqrt{2}$ fache steigen; nehmen wir nun an, was in Annäherung richtig ist, daß der Widerstand eines Zylinders mit dem Durchmesser  $h\sqrt{2}$   $\sqrt{2}$ mal so groß wie der eines gleich langen Zylinders vom Durchmesser  $h$  ist, so ist der durch den Rückschlag (Geschwindigkeit  $\omega_2$ ) bewirkte Vortrieb nach (12) unter Berücksichtigung einer Überlegung des ersten Kapitels gleich

Tabelle 11. Verschiedene Ruderlänge.

V. 18. (Plattenruder,  $r_0 = 18$  mm,  $h = 10$  mm,  $d = 10$  mm,  $H = 30$  mm.  $19,5^\circ$ .)

	$R$ in mm	$\bar{U}$	Schwingungszeit empirisch $lr$	Schwingungszeit empirisch $rl$	
1.	99	40 g	22,2	22,2	
			22,2	22,2	
			22,2	22,4	
			$22,2 \pm 0,00$	$22,27 \pm 0,05$	
2.	88,5	40 g	17,2	17,2	
			17,1	17,0	
			17,2	17,0	
		$17,17 \pm 0,03$	$17,07 \pm 0,05$		
		30 g	24,2 (24,3)	24,0 (24,18)	
3.	80	40 g	12,0	12,2	
			12,0	12,3	
			12,0	12,4	
		$12,0 \pm 0,00$	$12,3 \pm 0,06$		
			30 g	17,2	18,0
		17,0		18,0	
		17,0		17,8	
		00,0		17,8	
$17,07 \pm 0,05$ (17,0)	$17,9 \pm 0,05$ (17,43)				
4.	69	40 g	8,0	8,2	
			0,0	8,4	
			8,2	8,2	
		$8,1 \pm 0,07$	$8,27 \pm 0,05$		
			30 g	11,9	12,4
		11,9		12,0	
11,9	12,2				
		$11,9 \pm 0,00$ (11,5)	$12,2 \pm 0,11$ (11,72)		

	$lr$			$rl$		
	$T$ empirisch	$T$ berechnet	Differenz	$T$ empirisch	$T$ berechnet	Differenz
1.	$22,2 \pm 0,00$	22,2	0,0	$22,27 \pm 0,05$	22,27	0,0
2.	$17,17 \pm 0,03$	16,65	0,5	$17,07 \pm 0,05$	16,7	(0,3)
3.	$12,0 \pm 0,00$	12,1	(-0,1)	$12,3 \pm 0,06$	12,1	(0,2)
4.	$8,1 \pm 0,07$	8,13	0,0	$8,27 \pm 0,05$	8,16	(0,1)

(Die hinter den 30 g-Mittelwerten angegebenen eingeklammerten Zahlen sind diejenigen Schwingungszeitwerte, die sich nach dem STOKES-Gesetz aus den 40 g-Werten für eine Belastung von 30 g errechnen lassen.)

Tabelle 12. Verschiedene Ruderlänge.

V. 19. (Plattenruder,  $r_0 = 18$  mm,  $h = 10$  mm,  $d = 10$  mm,  $H = 42$  mm. 21,2°.)

	$R$ in mm	$\dot{U}$	Schwingungszeit empirisch $l r'$	Schwingungszeit empirisch $r l$
1.	98	40 g	23,0	23,0
		50 „	17,7 ± 0,05 (17,7)	17,6 ± 0,00 (17,7)
2.	88,5	50 „	13,47 ± 0,05	13,57 ± 0,1
		40 „	17,8 (17,43)	17,6 (17,56)
3.	75	30 „	15,8 ± 0,09	16,48 ± 0,08
		40 „	11,2 (11,15)	11,4 (11,6)
(Pause)				
		40 g	11,07 ± 0,05	11,45 ± 0,05
		30 „	15,6 ± 0,17 (15,68)	16,3 ± 0,07 (16,22)
4.	64	30 „	10,55 ± 0,05	11,3 ± 0,00
		20 „	18,8 ± 0,00 (18,1)	18,8 ± 0,09 (19,37)
5.	49	20 „	11,07 ± 0,05	11,37 ± 0,03
6.	28	20 „	etwa 4,7	etwa 4,9

	$\dot{U}$	Schwingungszeit empirisch $l r$	Schwingungszeit berechnet $l r$	Differenz	Schwingungszeit empirisch $r l$
1.	50 g	17,7 ± 0,05	17,7	0,00	17,6 — 17,7
2.	50 „	13,47 ± 0,05	13,55	(0,1)	13,57 ± 0,1
3.	30 „	15,6 — 15,8	15,65	0,0	! 16,3 — 16,5
4.	30 „	10,55 ± 0,05	10,48	0,0	! 11,3 ± 0,0
5.	20 „	11,07 ± 0,05	11,07	0,0	! 11,37 ± 0,03
6.	20 „	4,7	4,65	0,0	! 4,9

$$W_2 = \frac{c}{2} h \sqrt{2} \frac{\sin \alpha}{a} \omega_2 \frac{l^2}{4}, \quad (15)$$

ferner der durch den Hinschlag bewirkte Vortrieb gleich

$$W_1 = \frac{c}{2} h \frac{\sin \alpha}{a} \omega_1 l^2 \quad (16)$$

und der mittlere Vortrieb ist

$$W = \frac{W_1 T_1 - W_2 T_2}{T} = \frac{c h \sin \alpha}{2 T a} \left( \omega_1 l^2 T_1 - \omega_2 \frac{l^2}{4} T_2 \sqrt{2} \right). \quad (17)$$

Nehmen wir nun die Geschwindigkeit des Vorschlags gleich der des Rückschlags an, so daß  $\omega_1 = \omega_2 = \omega$  und  $T_1 = T_2 = \frac{T}{2}$  wird, so folgt aus (17)

$$W = \frac{c h \sin \alpha}{4 a} \omega \frac{l^2}{4} (4 - \sqrt{2}) \quad (18)$$

und die durchschnittliche Leistung ist

$$L = \frac{L_1 T_1 + L_2 T_2}{T} = \frac{c h}{3 T} \left( l^3 \omega^2 T_1 + \frac{l^3}{8} \omega^2 T_2 \sqrt{2} \right) = \frac{c h}{48} \omega^2 l^3 (8 + \sqrt{2}). \quad (19)$$

Ersetzt man nun ähnlich wie im ersten Kapitel diese Ruderbewegung durch eine „ideale“ rückschlaglose Wimperung eines Ruders von der

Länge  $l$ , die den gleichen Vortrieb  $W$  erzeugt und mit der Geschwindigkeit  $\omega^*$  vor sich geht, so berechnet sich  $\omega^*$  aus

$$\frac{c\hbar \sin \alpha}{4} \omega \frac{l^3}{4} (4 - \sqrt{2}) = \frac{c\hbar \sin \alpha}{2} \omega^* l^2 \quad (20)$$

zu 
$$\omega^* = \frac{4 - \sqrt{2}}{8} \omega. \quad (21)$$

Für  $L^*$  folgt dann

$$L^* = \frac{c\hbar}{3} l^3 \omega^{*2} = \frac{c\hbar}{3 \cdot 64} l^3 \omega^2 (4 - \sqrt{2})^2 \quad (22)$$

und der Quotient  $L : L^*$  wird

$$\frac{L}{L^*} = 4 \frac{8 + \sqrt{2}}{(4 - \sqrt{2})^2} = \text{etwa } 5,6.$$

Man erkennt daraus, daß der „Nutzeffekt“ einer solchen Wimperbewegung, bei der sich die Wimper während des Rückschlags auf die Hälfte verkürzt, zwar auch noch keinen sehr hohen Wert darstellt (denn  $100 (1 - 1 : 5,6) = 78\%$  der aufgewendeten Energie gehen immer noch im Rückschlag verloren); und der „wirkliche Nutzeffekt“ dürfte kaum größer als 10% sein, immerhin aber wäre eine solche Bewegung für die Wimperzelle noch erträglich. In Wirklichkeit aber hat, soweit bis jetzt Beobachtungen vorliegen, eine solche Verkürzung in keinem Falle statt, es ist auch nicht wahrscheinlich, daß sie irgendwo in der Natur vertreten ist. Der Grund ist offenbar darin zu suchen, daß auf noch einfachere Weise eine gleich wirksame Bewegung erzielt werden kann.

*h) Der Widerstand der Wimper bei Bewegung senkrecht und parallel zu ihrer Achse.*

Eine produktive Wimperbewegung kommt bei Gültigkeit des STOKES'schen Gesetzes nur dann zustande, wenn, ohne Rücksicht auf die Schlaggeschwindigkeit, der Widerstand der Wimper beim Vorschlag größer als beim Rückschlag ist. Es gibt zwei Möglichkeiten, durch die solches bewirkt werden könnte. Da die eine der beiden, die Verkürzung der Wimper (vgl. Abschnitt g), in Wirklichkeit nicht statthat, bleibt nur die andere übrig, die darin besteht, daß die Wimper nicht wie beim Hinschlag senkrecht (Abb. 7a), sondern parallel (7b) oder schief (7c) zu ihrer Achse durchs Wasser bewegt wird. Es wurde im zweiten Kapitel gezeigt, daß diese Möglichkeit bei der wirklichen Wimperbewegung in Form des „angeschmiegt“

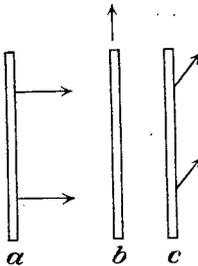


Abb. 7.

Rückschlags vertreten ist. Voraussetzung für diese zweite Möglichkeit aber ist, daß der Widerstand eines parallel oder schief zu seiner Achse durch das Wasser bewegten Zylinders kleiner ist als wenn der Zylinder

sich senkrecht zu ihr durchs Wasser bewegt. Diese Voraussetzung bedarf erst eines Beweises, sie ist, da beim STOKESSchen Gesetz der Widerstand ein reiner Reibungswiderstand ist, keinesfalls selbstverständlich, andererseits interessiert hier vor allem der genaue numerische Wert, um wieviel für die Dimensionen der Wimper oder ihres Modells der Widerstand beim Übergang von der senkrechten über die schiefe nach der parallelen Bewegung abnimmt.

Für diese Berechnung kann man Formeln von OBERBECK und GANS heranziehen. Diese Autoren haben den Widerstand von ELLIPSOIDEN bei Gültigkeit des reinen STOKESSchen Gesetzes rechnerisch ermittelt. Verlängerte Rotationsellipsoide, bei denen die Rotationsachse wesentlich länger als die andere Achse ist, haben die Form von (beiderseits zugespitzten) Stäbchen, abgeplattete Rotationsellipsoide, bei denen die Rotationsachse klein gegenüber der anderen ist, die Form (gegen den Rand zu dünner werdender kreisförmiger) Scheiben. Nach GANS ist der Widerstand eines solchen Stabes bei Bewegung senkrecht zu seiner Achse gleich

$$W_n = 6 \pi \mu \frac{l}{2} v \delta_n^{-1}, \quad (23)$$

worin  $\mu$  den Viskositätskoeffizienten der Flüssigkeit,  $l$  die Stablänge bedeutet und  $\delta_n$  ein komplizierter Ausdruck ist, der außer Zahlen nur Länge und Breite ( $b$ ) des Stabes erhält und für lange dünne Stäbe ( $l \gg b$ ) gleich wird

$$\delta_n = \frac{3}{8} \left( 2 \operatorname{lognat} \frac{2l}{b} + 1 \right). \quad (24)$$

Der Widerstand des gleichen Stabes bei Bewegung parallel zu seiner Achse ist nach GANS gegeben durch

$$W_l = 6 \pi \mu \frac{l}{2} v \delta_l^{-1}, \quad (25)$$

wo für lange dünne Stäbe gilt

$$\delta_l = \frac{3}{4} \left( 2 \operatorname{lognat} \frac{2l}{b} - 1 \right). \quad (26)$$

Demnach verhalten sich bei langen dünnen Stäben

$$\begin{aligned} W_n : W_l &= \delta_l : \delta_n = 2 \left( 2 \operatorname{lognat} \frac{2l}{b} - 1 \right) : \left( 2 \operatorname{lognat} \frac{2l}{b} + 1 \right) \\ &= \xrightarrow{l \gg b} 2 : 1, \end{aligned} \quad (27)$$

und dieses Verhältnis wird, wie angedeutet, falls  $l$  genügend groß gegenüber  $b$  ist, gleich  $2 : 1$ , d. h. der Widerstand des Stabes bei Bewegung parallel zu seiner Achse beträgt nur die Hälfte desjenigen bei darauf senkrechter Bewegung. Dieser Gesetzmäßigkeit liegt als einzige Voraussetzung Geltung des STOKESSchen Gesetzes zugrunde und da für das Modell und ebenso für die wirkliche Wimper — hier eventuell von unwesentlichen Abweichungen abgesehen — dieses zutrifft, so muß auch hier  $W_l = \text{etwa } \frac{1}{2} W_n$  sein.

Für die Wimper dürfte sogar, da sie am freien Ende zugespitzt ist und das andere Ende sich an der Bewegung nicht beteiligt, für die Berechnung des *absoluten* Widerstands die GANSSche Formel geeigneter sein als die OSEENSche (4, in Kapitel 1), um so mehr, als hier vielleicht (vgl. oben) das STOKESSche Gesetz eher zutrifft als das nach OSEEN korrigierte. Die Abweichungen der nach diesen beiden Formeln berechneten Widerstände sind verhältnismäßig sehr gering, sie betragen 0—100%, wie die folgenden Zahlen zeigen:

$l$	$b$	$\mathfrak{R}$	$l:b$	$W_{\text{OSEEN}}$	$W_{\text{GANS}}$
0,001	0,00003	0,0004	33:1	$0,34 \cdot 10^{-5}$	$0,68 \cdot 10^{-5}$
0,2	0,02	0,1	10:1	$7,0 \cdot 10^{-4}$	$7,2 \cdot 10^{-4}$
1,0	0,02	0,1	50:1	$3,4 \cdot 10^{-3}$	$2,4 \cdot 10^{-3}$

Im übrigen werden absolute Widerstandswerte bei den folgenden Überlegungen nicht verwendet.

Es gilt also zunächst, im Modellversuch zu verifizieren, daß bei langen dünnen Stäben  $W_l = \text{etwa } \frac{1}{2} W_n$  ist. Nun hat GANS zu den für Stäbchen gültigen Formeln (23) bis (27) die analogen für Scheiben (abgeplattete Rotationsellipsoide) aufgestellt und für diese lautet die der Stäbchengleichung (27) entsprechende Beziehung zwischen  $W_l$  und  $W_n$

$$W_n : W_l = \frac{3}{2} \left( 1 - \frac{8}{3\pi} \frac{d}{b} \right) = \frac{3}{2} \quad \text{für } d \ll b. \quad (27')$$

Hierin bedeutet  $b$  die Breite (Durchmesser) und  $d$  die Dicke der Scheibe und die Bezeichnungen sind so zu verstehen, daß  $W_n$  den Widerstand bei Bewegung senkrecht ( $n$  in Abb. 8e),  $W_l$  denjenigen bei Bewegung parallel zur Plattenebene bedeutet ( $l$  in Abb. 8e). Für sehr dünne Platten wird nach (27')  $W_n : W_l = 1,5$  anstatt gleich 2 im Falle der Stäbchen.

Da mit dem Modellapparat die Plattenbeziehung (27') leichter verifizierbar ist als die analoge Beziehung (27) für Stäbchen, wurde die Gültigkeit jener zuerst geprüft. Man befestigt am  $T$ -Stabe (Abb. 8a), dessen unteres Ende in die Flüssigkeit taucht ( $\alpha\alpha = \text{Flüssigkeitsoberfläche}$ ), ein Ruder der in der Abb. dargestellten Form: Das Verbindungsstück  $X$  trägt eine Platte  $P$ , die entweder ( $l$ ) horizontal liegt und beim „Rudern“ sich auch horizontal bewegt oder vertikal steht ( $n$ ) und dann mit der Breitseite voran durch die Flüssigkeit bewegt wird. Im ersten Falle erleidet das Plattenruder  $P$  den Widerstand  $W_b$ , im zweiten Falle  $W_n$  und bezeichnet man das Verhältnis  $W_l : W_n = \gamma$ , so muß auf Grund von (14) gelten, falls man den Widerstand des sich um seine Achse drehenden basalen Endes des  $T$ -Trägers vernachlässigt:

$$\left[ AB^3 + \frac{DC'}{BC'} (AB^3 - AE^3) \right] : \left[ AB^3 + \frac{DC'}{BC'} \gamma (AB^3 - AE^3) \right] = T_n : T_l, \quad (28)$$

worin  $T_n$  und  $T_l$  die entsprechenden Schwingungszeiten bedeuten. Eine experimentelle Prüfung dieser Formel gibt Versuch V. 20.

V. 20.  $AB = 53 \text{ mm}$ ,  $AE = 23 \text{ mm}$ ,  $AC = 10 \text{ mm}$ ;  $C'D = 48 \text{ mm}$ ,

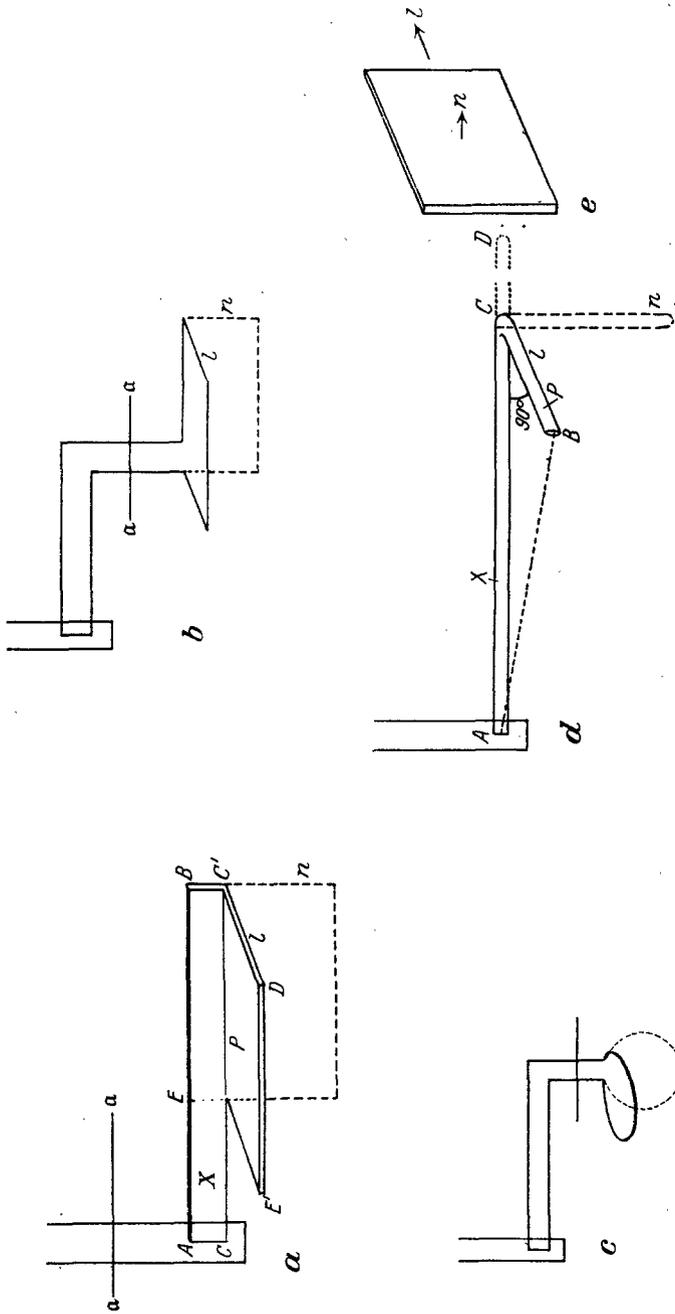


Abb. 8. Ruder zur Bestimmung des Widerstandes bei Bewegung parallel zur Plattenebene bzw. Stabachse.

Dicke des Bleches 0,5 mm.  $T_l = 11,22 \pm 0,05$ ,  $T_n = 16,0 \pm 0,0$ . Es ergibt sich aus (28)  $\gamma = 0,64$  an Stelle eines theoretischen Wertes von etwa 0,67.

Durch ein Ruder von der Form 8b kann man den sehr geringen Einfluß, den die Reibung des  $T$ -Stabes ausübt, vermeiden. Entsprechende Versuche mit einer Platte, die gleichgroß derjenigen des V.20 war, lieferten für den Wert 0,71 an Stelle des theoretischen Wertes 0,67 (V. 21). Versuche mit kreisrunden Platten (Abb. 8c), die am genauesten der GANSSchen Formel entsprechen, hatten ein ähnliches Ergebnis.

Da diese Versuche, für Platten den Wert  $W_l : W_n$  experimentell zu bestimmen, zu sehr guter Übereinstimmung mit der Theorie geführt haben, ist die Vermutung berechtigt, daß die ganz analog für Stäbchen abgeleitete Formel in gleich genauer Weise den tatsächlichen Sachverhalt wiedergibt. Die direkte experimentelle Bestimmung des Verhältnisses  $W_l : W_n$  für Stäbchen stößt bei dem zur Verfügung stehenden Apparate auf Schwierigkeiten: Geht man hier analog wie bei den Platten vor (Abb. 8d), so daß beim Ruderversuch der gegen  $X$  rechtwinklig geneigte Stabteil  $P$  einmal in lotrechter Lage ( $n$ ) und einmal in wagrechter Lage ( $l$ ) sich durch die Flüssigkeit bewegt, so wird durch ersteren Versuch zwar  $W_n$  ermittelt, da  $P$  hier mit der Breitseite voran durch die Flüssigkeit wandert, im letzteren Falle aber steht, da die Diagonale  $AB$  länger als der Arm  $AC$  ist,  $BC$  schief an Stelle parallel zur Fortbewegungsrichtung. Der Widerstand in letzterem Falle ( $l$ ) muß daher größer als der nach der GANSSchen Formel berechnete ausfallen und dies bestätigt auch der Versuch:

V. 22. Maßgrößen (vgl. Abb. 8d):  $AC = 81,5$  mm,  $CB = CB' = CD = 54$  mm,  $AD$  also gleich 135,5 mm. Stabdicke =  $2 \pm 0,05$  mm. Temperatur =  $20,0^0$ . Schwingungszeiten ( $lr$ ):

$T_1$ : ganze Länge ( $AD$ )	: 21,6	$\pm 0,00$	(Widerstand $W_1$ )
$T_2$ : gebogen wie $ACB'$	: 14,9	$\pm 0,07$	(Widerstand $W_0 + W_n$ )
$T_3$ : gebogen wie $ACB$	: 11,95	$\pm 0,03$	(Widerstand $W_0 + W_l$ )
$T_0$ : Arm $X$ allein	: 4,8	$\pm 0,0$	(Widerstand $W_0$ ).

(Nach Formel 13 ergäbe sich aus  $T_1 : T_0 = 135,5^3 : 81,5^3$  für  $T_0$  der Wert 4,73 an Stelle des experimentellen Wertes 4,8 Sekunden, d. h. völlige Übereinstimmung innerhalb der Ablesegenauigkeit der Uhr.) — Es berechnet sich aus  $(W_0 + W_n) : W_1 = 14,9 : 21,6$   $W_n = 1170950$ , weiter aus  $(W_0 + W_l) : W_1 = 11,95 : 21,6$   $W_l = 834150$  und man erhält für  $\gamma = W_l : W_n$  den experimentellen Wert 0,712, der gegenüber dem theoretischen 0,64 um 0,07 (11%) zu hoch ist.

Man kann aber, da Formel (27') für Platten durch das Experiment bestätigt wurde, schließen, daß gleiches, auch für die Stäbchenformel (27) der Fall wäre. Aus (27) kann dann, was im folgenden Abschnitt geschieht, ohne weitere Voraussetzungen der Widerstand von *schief* zur

Flüssigkeit bewegten Stäbchen berechnet werden und die so erhaltenen Formeln sind durch das Experiment prüfbar. Stimmen dann die experimentellen mit den theoretischen Werten überein, so bedeutet dies zugleich rückwirkend eine Verifizierung der zugrunde gelegten Gleichung (27). Von diesem Gesichtspunkt aus wird der Versuch V. 22 nochmals betrachtet werden.

i) *Der Widerstand der Wimper bei Bewegung schief zu ihrer Achse.*

Für die Bewegung eines Stäbchens schief zu seiner Längsachse gelten nach GANS folgende Beziehungen:

Wirkt auf das Stäbchen  $S$  (Abb. 9) mit der Längsachse  $l$  eine Kraft  $K$ , so daß  $\mathfrak{R}$  mit  $l$  den Winkel  $\vartheta$  einschließt, so resultiert eine Bewegung des Stäbchens in der Richtung  $v$  mit der Geschwindigkeit  $v$ , wobei  $v$  mit  $l$  den Winkel  $\varphi$  einschließt und  $\vartheta > \varphi$  ist. In umgekehrter Ausdrucksweise kann man auch sagen: Bewegt sich  $S$  mit der Geschwindigkeit  $v$  in der Richtung  $v$  durch eine Flüssigkeit, so ist dabei ein Widerstand zu überwinden, der gleich  $K$  ist und der mit  $l$  den Winkel  $\vartheta$  einschließt. Zerlegt man sowohl  $v$  als auch  $K$  in Komponenten längs  $l$  und  $n$ , so erhält man

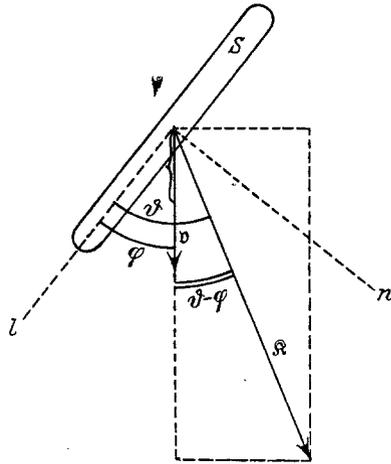


Abb. 9. Widerstand eines schief zur Flüssigkeit bewegten Stäbchens nach GANS.

$$\begin{aligned} K_l &= K \cos \vartheta & K_n &= K \sin \vartheta \\ v_l &= v \cos \varphi & v_n &= v \sin \varphi. \end{aligned} \quad (29)$$

Unter Benutzung dieser Beziehungen folgt aus (23)

$$K_l = K \cos \vartheta = 3 \pi \mu l \delta_l^{-1} v_l = 3 \pi \mu l \delta_l^{-1} v \cos \varphi \quad (30 a)$$

$$K_n = K \sin \vartheta = 3 \pi \mu l \delta_n^{-1} v_n = 3 \pi \mu l \delta_n^{-1} v \sin \varphi. \quad (30 b)$$

Hieraus berechnet sich  $K$ , d. h. der vom Stäbchen bei Bewegung in der Richtung  $v$  erlittene Widerstand zu

$$W = K = 3 \pi \mu l v \sqrt{\frac{\cos^2 \varphi}{\delta_l^2} + \frac{\sin^2 \varphi}{\delta_n^2}}. \quad (31)$$

Bezeichnet man nun wiederum das Verhältnis  $W_l : W_n = \delta_n : \delta_l = \gamma$ , so geht (31) über in die endgültige Formel (der Ausdruck  $3 \pi \mu \delta_n^{-1}$  ist fortan als Konstante  $c$  zusammengefaßt):

$$W = c l v \sqrt{\sin^2 \varphi + \gamma^2 \cos^2 \varphi}. \quad (32)$$

Bewegt sich das Stäbchen in der Richtung  $v$  um das Stück  $ds$ , so leistet es dabei die Arbeit

$$dA = W ds \cdot \cos(\vartheta - \varphi) = cv \sqrt{\sin^2 \varphi + \gamma^2 \cos^2 \varphi} \cdot \cos(\vartheta - \varphi) ds. \quad (33)$$

Hierin wird, wie GANS gezeigt hat, der Winkel  $\vartheta - \varphi$  nie sehr groß, sein Maximalwert beträgt für Stäbchen  $19^\circ 28'$ , für Platten (wo eine analoge Formel gilt)  $11^\circ 32'$ . Der  $\cos$  dieses Winkels liegt demnach immer zwischen 1 und 0,94 bei Stäbchen bzw. zwischen 1 und 0,98 bei Platten. Wegen dieser im Mittel sehr geringen Abweichung von 1 kann der Faktor  $\cos(\vartheta - \varphi)$  in (33) vernachlässigt werden.

Die Gültigkeit der für die Beurteilung der Wimperbewegung wichtigen Beziehung (32) wurde zuerst am Plattenruder zu verifizieren versucht. Dabei war die Apparaturanordnung eine solche, daß die Ergebnisse unmittelbar auf die wirkliche Wimper angewendet werden konnten.

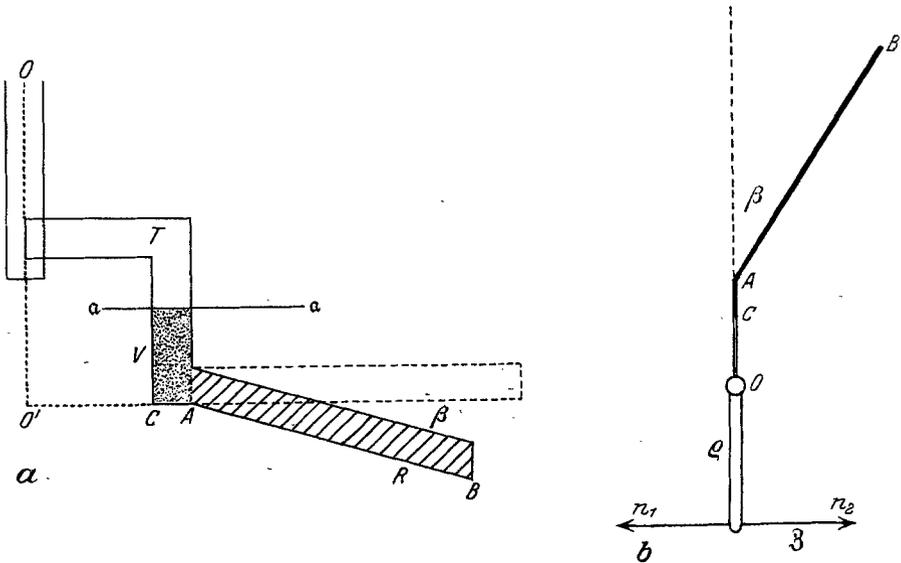


Abb. 10. Abgebogenes Ruder.

Der Ruderträger, dessen unteres Ende in Abb. 10a wiedergegeben ist (Drehungsachse  $OO'$ ), trägt ein Ruder der abgebildeten Form. Das eigentliche Ruder  $R$  ist von dem Tragstück  $T$  in einem bestimmten Winkel  $\beta$  seitlich abgelenkt, vom Tragstück befindet sich der punktierte Teil  $V$  (Verbindungsstück) noch innerhalb der Flüssigkeit. Abb. 10b gibt das gleiche Ruder beim Blick von oben wieder ( $\varrho$  ist der Hebelarm des Ruderträgers, an dem die zu den Wagschalen ziehenden Fäden  $n_1$  und  $n_2$  ansetzen). Da es sich hier um den Widerstand von Platten handelt, muß die für Stäbchen gültige Gleichung (32) durch die analoge Platten-gleichung

$$W = cbv \sqrt{\cos^2 \varphi + \gamma^2 \sin^2 \varphi} \quad (32')$$

ersetzt werden, worin  $b$  ein Linearmaß der Platte (Durchmesser) und  $\gamma$  wiederum den Quotienten  $W_l : W_n$  (vgl. Abb. 8e) bedeutet.

Die experimentelle Prüfung der Beziehung (32') bestand darin, daß die Schwingungszeiten von Rudern verglichen wurden, die sich nur durch die Größe des Winkels  $\beta$  (Abb. 10), d. h. durch den Grad der Abbiegung von der Geraden, unterschieden, während Belastung, Schwingamplitude und alle anderen Größen bei diesen Versuchen konstant blieben. Es ist daher die nächste Aufgabe, auf Grund von (32') die Abhängigkeit der Schwingungszeit  $T$  vom Abbiegewinkel  $\beta$  des Ruders zu bestimmen. In Abb. 11 ist ähnlich wie in 10 der Ruderapparat im Schema nochmals dargestellt (Blick von oben):

Das Element des Ruders bei  $P$  von der Länge  $dr$  und der Höhe  $h$ , bewegt sich bei einer Schwingung des gesamten Ruders mit der Geschwindigkeit  $v$  in der Richtung  $\alpha$ , die senkrecht auf  $\bar{s}$  steht. Es erleidet hierbei nach (32') einen Widerstand

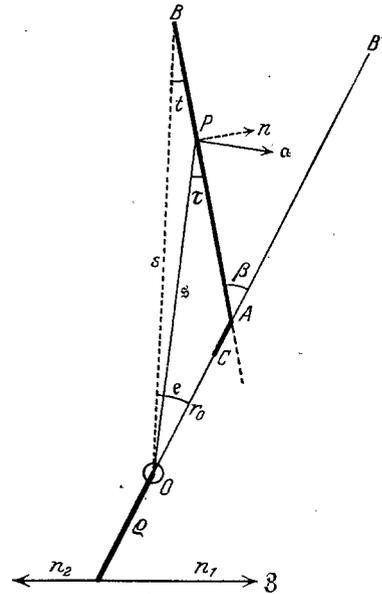


Abb. 11. Schema der Widerstandsverhältnisse am abgelenkten Ruder.

$$dW = chvdr \sqrt{\cos^2 \tau + \gamma^2 \sin^2 \tau} \quad (34)$$

Hierin ist  $v = \bar{s} \omega$  und nach Umformung des Wurzelausdrucks läßt sich schreiben

$$dW = ch\omega \cdot \bar{s} dr \sqrt{1 - (1 - \gamma^2) \sin^2 \tau} \quad (35)$$

und der Widerstand des ganzen Ruders  $AB$  (zunächst ohne Rücksicht auf das Verbindungsstück) ist, falls man zur Vereinfachung

$$1 - \gamma^2 = \delta \quad (36)$$

setzt, gleich

$$W = ch\omega \int_A^B \bar{s} \sqrt{1 - \delta \sin^2 \tau} dr \quad (37)$$

Nach dem Hebelgesetz (vgl. S. 425) muß gelten

$$3q \cos \varphi = \int_A^B (\bar{s} \cdot ch\omega \bar{s} \sqrt{1 - \delta \sin^2 \tau}) dr \quad (38)$$

und daraus folgt

$$\frac{1}{\omega} = \frac{ch}{3q \cos \varphi} \int_A^B \bar{s}^2 \sqrt{1 - \delta \sin^2 \tau} dr \quad (39)$$

Das hierin auf der rechten Seite auftretende Integral soll im folgenden kurz als  $I$  bezeichnet werden. Für die Schwingungszeit ergibt sich nach Formel (7)

$$T = \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{d\varphi}{\omega} = \frac{c h I}{3 \varrho} \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{d\varphi}{\cos \varphi},$$

so daß also bei Versuchen mit zwei verschiedenen Winkeln  $\beta_1$  und  $\beta_2$  die Schwingungszeiten unter sonst gleichen Bedingungen ( $\beta$ ,  $\varrho$ ,  $\alpha$ , Rudergröße) sich verhalten wie die zugehörigen Integrale  $I$ :

$$T_1 : T_2 = I_1 : I_2. \quad (40)$$

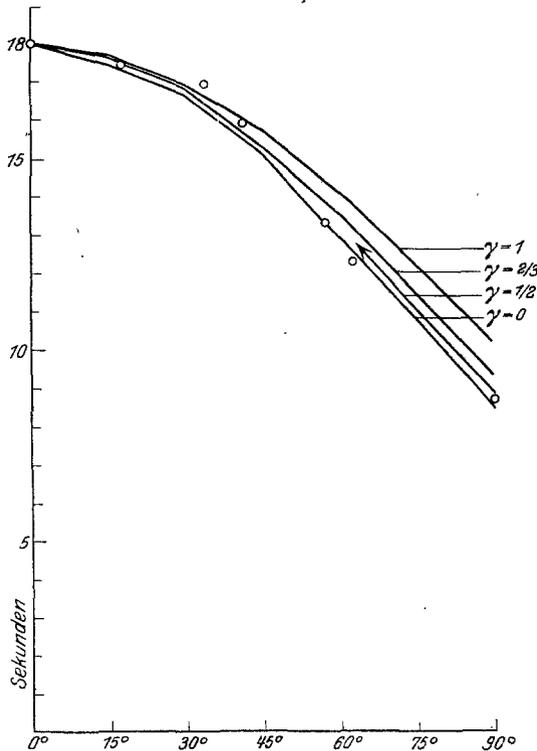


Abb. 12.

Es erübrigt sich also nur noch, die Integrale  $I$  zu berechnen. Aus einer planimetrischen Beziehung (Abb. 11) folgt

$$\bar{s} = \frac{r_0 \sin \beta}{\sin \tau}, \quad (41)$$

aus der weiteren planimetrischen Beziehung

$$r : \sin \epsilon = r_0 : \sin \tau$$

ergibt sich

$$dx = -\frac{r_0}{\sin^2 \tau} \sin \beta d\tau \quad (42)$$

und durch Einsetzen von (41) und (42) in den Ausdruck für  $I$  erhält man

$$I = -r_0^3 \sin^3 \beta \int_{\beta}^t \frac{1}{\sin^4 \tau} \sqrt{1 - \delta \sin^2 \tau} d\tau. \quad (43)$$

Da der Integrand von (43) im Intervall  $t \ll \tau \ll \frac{\pi}{2}$  konvergiert, kann man den Wurzelausdruck des Integranden nach der Binomialreihe entwickeln, diese gliedweise integrieren und erhält schließlich für  $I$

$$I = -r_0^3 \sin^3 \beta \left[ \left( 1 + \frac{\delta}{4} + \frac{15}{18} \delta^2 \right) \frac{\delta^2}{8} \tau + \left( 1 - \frac{\delta}{2} \right) \cotg \tau + \frac{1}{3} \cotg^3 \tau - \frac{\delta^3}{32} \left( 1 + \frac{15}{32} \delta \right) \sin \tau \cos \tau - \frac{5\delta^4}{512} \cos \tau \sin^3 \tau \dots \right]_{\beta}^t. \quad (44)$$

Für verschiedene Werte von  $\gamma$  nimmt diese Formel folgende Gestalten an:

$$\gamma = 1; \quad I = -r_0^3 \sin^3 \beta (\cotg \tau + \frac{1}{3} \cotg^3 \tau) \quad (44 a)$$

$$\gamma = \frac{2}{3}; \quad I = -r_0^3 \sin^3 \beta (0,0453 \tau + 0,722 \cotg \tau + \frac{1}{3} \cotg^3 \tau - 0,00676 \sin \tau \cos \tau \dots) \quad (44 b)$$

$$\gamma = \frac{1}{2}; \quad I = -r_0^3 \sin^3 \beta (0,0881 \tau + 0,625 \cotg \tau + \frac{1}{3} \cotg^3 \tau - 0,0175 \sin \tau \cos \tau \dots) \quad (44 c)$$

$$\gamma = 0; \quad I = -r_0^3 \sin^3 \beta (0,1709 \tau + \frac{1}{2} \cotg \tau + \frac{1}{3} \cotg^3 \tau - 0,0459 \sin \tau \cos \tau \dots) \quad (44 d)$$

Für den Fall  $\gamma = 0$  läßt sich der Ausdruck (43) auch direkt integrieren zu

$$\gamma = 0; \quad I = \frac{1}{3} (s^3 - r_0^3), \quad (44 e)$$

so daß diese Gleichung, die dieselben Werte wie (44d) ergeben muß, als Prüfstein für die Güte der Annäherung (44) verwendet werden kann. Ein Versuch (V. 23) hatte folgendes Ergebnis.

V. 23. Maßgrößen (Bezeichnungen vgl. Abb. 10):  $O'C = 15$  mm,  $CA = 10$  mm,  $AB = 70$  mm,  $h = 10$  mm,  $aC = 42$  mm; Temperatur =  $21,0^{\circ}$ ;  $\ddot{U} = 50$  g. — Die folgenden Zahlen (Tab. 13) geben die Schwingungszeiten bei verschiedenen Winkeln wieder, wobei, da die  $r$ -Werte keine konstanten Abweichungen gegen die  $l$ -Werte zeigten, jeweils das arithmetische Mittel aller Schwingungswerte genommen wurde.

Tabelle 13. Schiefe Ruder. V. 23.

	I	II	III
$\beta = 0^{\circ}$	$19,27 \pm 0,02$	18,16	17,96
$\beta = 18^{\circ} \pm 1^{\circ}$	$18,84 \pm 0,03$	17,73	17,53
$\beta = 34^{\circ} \pm 1^{\circ}$	$18,31 \pm 0,05$	17,20	17,01
$\beta = 41^{\circ} \pm 1^{\circ}$	$17,19 \pm 0,04$	16,08	15,90
$\beta = 57^{\circ} \pm 1^{\circ}$	$14,59 \pm 0,06$	13,48	13,33
$\beta = 62^{\circ} \pm 1^{\circ}$	$13,49 \pm 0,06$	12,38	12,24
$\beta = 90^{\circ}$	$9,85 \pm 0,04$	8,74	8,64

Tabelle 14.

	I $\gamma=0$ nach 44 e	II $\gamma=0$ nach 44 d	III $\gamma=2/3$	IV $\gamma=1$
$\beta = 0^\circ$	17,96	17,96	17,96	17,96
$\beta = 15^\circ$	17,3	17,4	17,62	17,65
$\beta = 30^\circ$	16,67	16,68	16,71	16,78
$\beta = 45^\circ$	15,0	15,1	15,26	15,66
$\beta = 60^\circ$	12,9	12,91	13,44	14,04
$\beta = 75^\circ$	10,67	10,67	11,34	12,1
$\beta = 90^\circ$	8,41	8,49	9,3	10,12

In Tabelle 14 sind für verschiedene Winkel die zugehörigen Werte  $I: r_0^2$  nach den Formeln (44a, b, d, e) berechnet. (Die Werte für  $\gamma=1/2$  sind denen für  $\gamma=2/3$  fast gleich und daher weggelassen.) Ein Vergleich der Spalten I und II zeigt die Äquivalenz der Formeln (44d) und (e) und somit die Güte der Annäherung (44).

Um die experimentellen Werte der Tabelle 13 mit den theoretischen der Tabelle 14 vergleichen zu können, muß zunächst von ersteren die durch das Verbindungsstück bewirkte Verlängerung der Schwingungszeit ( $T_v$ ) subtrahiert werden.  $T_v$  berechnet sich aus der Gleichung

$$[(95^3 - 25^3) + (25^3 - 15^3) \cdot 4,2] : [(25^3 - 15^3) \cdot 4,2] = 19,27 : T_v$$

zu 1,11 und die um diese Größe verminderten experimentellen Schwingungswerte finden sich in Spalte II der Tabelle 13. Aus diesen Werten ( $T'$ ) berechnen sich die mit denjenigen der Tabelle 14 vergleichbaren Werte  $T''$  aus der Proportion

$$T' : T'' = 17,96 : 18,16$$

und die daraus erhaltenen  $T''$ -Werte sind in Spalte III der Tabelle 13 aufgeführt.

Trägt man die theoretischen (Tabelle 14) und die reduzierten empirischen Werte (Tabelle 13 III) in ein Koordinatensystem ein (Abb. 12), so ist zunächst zu erkennen, daß mit Rücksicht auf die bei derartigen Versuchen unvermeidlichen Fehlerquellen die empirischen gut mit den theoretischen übereinstimmen (1 cm Ordinate = 1 Sekunde) und daß jene im allgemeinen in der Nähe der für  $\gamma=1/2$  bzw.  $\gamma=2/3$  errechneten Werte liegen. Weiter aber geht aus einem Vergleich der theoretischen Werte allein hervor, daß die Größe von  $\gamma$  die Schwingungszeiten nur geringgradig beeinflusst, selbst bei dem maximalen Abbiegwinkel von  $90^\circ$  beträgt der Unterschied in den Schwingungszeiten zwischen den beiden Extremen  $\gamma=0$  und  $\gamma=1$  nur 20%. Dieser Umstand findet seine Erklärung in folgendem:  $\gamma=0$  bedeutet, daß (Abb. 13a) der Widerstand eines beliebig gekrümmten (aber nirgends irgendwie rückgebogenen) Ruders  $OA$  ( $O$  = Drehungsachse) gleich dem eines geradlinigen Ruders ist, das in  $O$  beginnt und in  $A$  endet. Wenn nun bei Gültigkeit eines beliebigen  $\gamma$ -Wertes zwischen 0 und 1 der Widerstand eines gebogenen

Ruders nicht wesentlich von demjenigen differiert, der sich für  $\gamma = 0$  ergibt, so bedeutet dies, daß die Widerstands- (oder die Schwingungs-  
zeits)-verminderung bei abgebogenem Ruder im wesentlichen darauf zurückzuführen ist (Abb. 13b), daß der Ruderendpunkt beim abgebo-  
genen Ruder um so weniger von der Drehungsachse entfernt ist, je stärker es gebogen ist. Wenn also bei der Wimperbewegung durch Ver-  
biegung des Ruders beim Rückschlag („angeschmiegener Rückschlag“) eine Widerstandsverminderung bewirkt wird, so kommt diese in erster Linie dadurch zustande, daß die Wimperspitze jetzt weniger weit vom Anhef-  
tungspunkte absteht als beim Hinschlag; in zweiter Linie erst tritt noch eine weitere Widerstandssenkung dadurch ein, daß der umgebogene Wimperteil sich nicht mehr senkrecht zur Flüssigkeit bewegt und daher einen geringeren

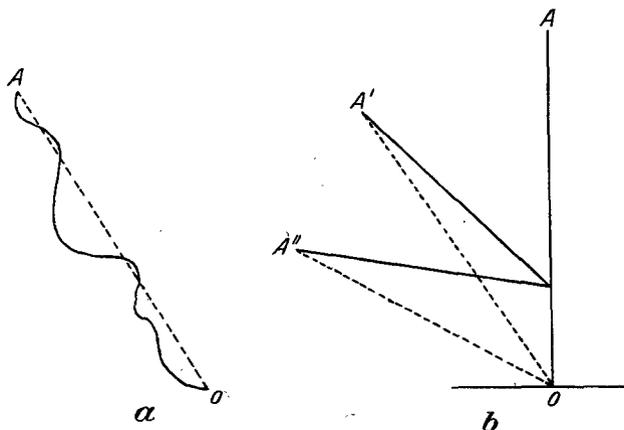


Abb. 13.

Widerstand erfährt. — PRANDTL hat am Ende seiner Zuschrift (40) den ersten Punkt bereits als Vermutung ausgesprochen: „... Vermutung, daß... eine um so größere Verschiebungswirkung durch ein seitlich herausgestrecktes Organ erreicht wird, je weiter ab vom Körper die Bewegung ausgeführt wird... diese Auffassung läßt sich, wie ich glaube, auch theoretisch verstehen. Die Entscheidung durch zweckmäßig ange-  
stellte Versuche dürfte nicht allzuschwer sein.“

Auf Grund der obigen Berechnungen läßt sich das Ergebnis des V. 22 (rechtwinklig abgebogenes Stabruder) auf seine Exaktheit prüfen (Abb. 8d). Da für das umgebogene Stabende  $BC$  (2 mm dick, 54 mm lang)  $\gamma$  den Wert  $0,64 = \text{etwa } \frac{2}{3}$  annimmt, berechnet sich nach (44b) für das Stück  $BC$  der Ausdruck  $I : r_0^3$  zu  $0,44248$ ; der gleiche Ausdruck lautet für das Stabende in der Lage  $CD$

$$\frac{135^3 - 81,5^3}{3 \cdot 81,5^3} = 1,199,$$

das Verhältnis beider ist 0,37. Andererseits ergibt sich aus

$$[T(ACB) - T(AC)] : [T(AD) - T(AC)] = (11,95 - 4,73) : (21,6 - 0,73) = 0,41,$$

es steht also dem empirischen Wert 0,41 der theoretische 0,37 gegenüber, was eine Abweichung von 10% bedeutet.

*k) Der Widerstand beliebig gebogener Ruder (Wimpern).*

Die Ergebnisse des Abschnittes i gestatten es, den Widerstand beliebig gebogener Ruder zu berechnen wie auch ohne Berechnung Widerstand und Schwingungszeit solcher Ruder ungefähr gegeneinander abzuschätzen; dieses illustriert Versuch V. 24 am Stab- und V. 25 am Plattenruder.

V. 24. Die verwendeten Stabruder sind in Abb. 14a formgetreu, aber verkleinert wiedergegeben; die Länge des Drahtes betrug in allen sechs

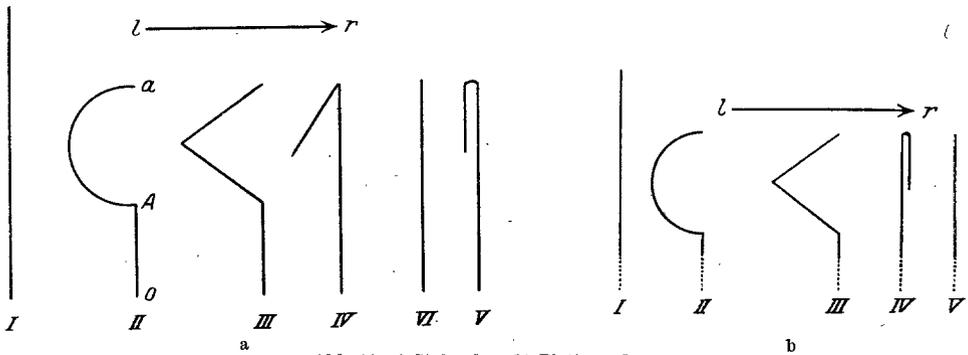


Abb. 14. a) Stabruder. b) Plattenruder.

Fällen 127 mm, die Luftlinie *Oa* in I 127 mm, in II—VI 91 mm (0 = Drehungsachse). Temperatur = 18°.  $\bar{U} = 50$  g. Die experimentellen Schwingungszeiten sind in Tabelle 15 aufgeführt.

Tabelle 15. Verschiedene Stabruder.

	Schwingungszeit $lr$	Schwingungszeit $rl$
I.	34,65 ± 0,07	35,00 ± 0,00
II.	17,3 ± 0,04	17,52 ± 0,04
III.	15,87 ± 0,05	16,2 ± 0,00
IV.	16,4 ± 0,00	16,6 ± 0,00
V.	14,8 ± 0,00	15,0 ± 0,00
VI.	12,6 ± 0,00	12,6 ± 0,00

Über die Schwingungszeiten dieser Ruder lassen sich folgende Vermutungen aussprechen: Die Schwingungszeiten  $lr$  und  $rl$  werden, da beim STOKESSCHEN Gesetz der Widerstand ein reiner oder fast reiner Reibungs-

widerstand ist, einander gleich sein oder nur minimale Differenzen zeigen. Die Schwingungszeit der Ruder II—VI wird bedeutend kleiner als die des Ruders I sein, da dieses viel weiter von der Schwingungsachse absteht. Zwischen den Schwingungszeiten II und III ist nur ein geringer Unterschied zu erwarten, doch wird der Widerstand von II größer als der von III sein, weil einerseits bei II der distale Ruderabschnitt ( $Aa$ ) im Mittel weiter von  $O$  abliegt als bei III und weil außerdem im Mittel bei II ein größerer Ruderteil senkrecht zur Bewegungsrichtung liegt als bei III. Tabelle 15 zeigt, daß diese Vermutungen sich bestätigen.

Tabelle 16. Verschiedene Plattenruder.

	Schwingungszeit $t_r$
I.	$21,06 \pm 0,1$
II.	$10,1 \pm 0,05$
III.	$8,8 \pm 0,05$
IV.	$8,45 \pm 0,04$
V.	$7,6 \pm 0,00$

Für Plattenruder gelten die gleichen Überlegungen. Ein entsprechender Versuch ist in Tabelle 16 wiedergegeben (Abb. 14 b).

#### 4. Der „innere Wirkungsgrad (Nutzeffekt)“ der Cilienbewegung.

##### a) Problemstellung.

Die Überlegungen des 3. Kapitels hatten den Zweck, Formeln aufzustellen, mittels derer der Widerstand beliebig geformter Ruder berechnet werden kann, und diese Formeln durch das Experiment zu verifizieren. Die weitere Aufgabe besteht darin, die so gewonnenen Hilfsmittel auf die tatsächliche Wimperbewegung anzuwenden.

Ein einmaliger Wimperschlag setzt sich aus einem Vorschlag und einem Rückschlag zusammen. Beim Vorschlage (Abb. 15, 1→2), der mit konstanter Geschwindigkeit vor sich gehen möge, erleidet die Wimper in jedem Moment den gleichen Widerstand  $W_1$ . Hiervon wird der Bruchteil  $W'_1 = W_1 \cos \varphi$  für das aus Wimper plus Flüssigkeit bestehende System nutzbar:

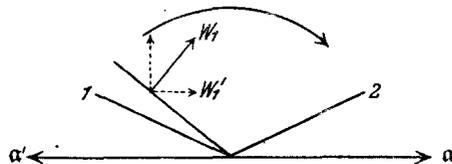


Abb. 15.

entweder (Fall des unbeweglichen Wimperträgers — Flimmerepithel) bewirkt er eine Verschiebung der an  $K$  angrenzenden Wassermassen in der Richtung  $\alpha$  (Flüssigkeitsstrom) oder (Fall des unbeweglichen Wimperträgers — Infusor) umgekehrt eine Verschiebung des Wimperträgers in der Richtung  $\alpha'$ . Die auf  $W'_1$  senkrechte Komponente von  $W_1$  geht für die Lokomotion „verloren“, sie äußert sich als Druck oder Zug auf die Zellmembran, an der die Wimpern angeheftet sind, und kann auch im Fall des beweglichen Wimperträgers zu dessen Bewegung nicht beitragen, weil hier im allgemeinen zu jeder Wimper auf der Gegenseite des Körpers eine spiegelbildlich angeordnete und auch spiegel-

bildlich schlagende sich befindet. Da bei diesem Vorschlag die Wimper die größte Kraft entfalten, d. h. den größten Widerstand finden soll, muß sie sich ausgestreckt durch das Wasser bewegen, was bei dieser Überlegung bereits berücksichtigt wurde.

Hat der Vorschlag die Dauer  $T_1$ , so beträgt der gesamte durch diesen Vorschlag ausgeübte Impuls

$$Q_1 = \int_0^{T_1} W_1 \cos \varphi dt. \quad (1)$$

Ganz entsprechend wird durch den Rückschlag der Wimper, der die Dauer  $T_2$  haben möge, ein Impuls  $Q_2$  ausgeübt; seine Größe läßt sich in prinzipiell gleicher Weise wie die von  $Q_2$  berechnen, nur ist weil beim Rückschlag der Widerstand der Wimper dauernd wechselt, die wirkliche Berechnung schwieriger und komplizierter. Da der Rückschlag entgegengesetzte Richtung wie der Vorschlag besitzt, wird gleiches auch für die beiden Impulse zu vermuten sein, und wenn  $Q_1$  und  $Q_2$  deren numerische Werte bedeuten sollen, so wird der gesamte durch den einmaligen Wimperschlag (vor + rückwärts) ausgeübte Impuls die Größe  $Q_1 - Q_2$  haben; es wird also durch den Rückschlag ein Teil dessen, was der Vorschlag geleistet hat, wieder aufgehoben. Daher lautet die wesentliche Forderung für einen zweckmäßigen Rückschlag, daß der durch ihn ausgeübte Impuls einen möglichst kleinen Wert besitzt. Wird  $Q_1 = Q_2$ , so kommt keine Nutzleistung zustande.

Würde ein beweglicher Wimperträger, dessen Wimpern synchron schlagen, *allen Einzelimpulsen* Folge leisten können, so wäre seine Bewegung keine gleichmäßige, er würde sich vielmehr während des Vorschlags ein Stückchen nach vorn, während des folgenden Rückschlags ein kleines Stückchen nach rückwärts bewegen und auch für den nur angedeuteten Fall, daß der Rückschlagimpuls gleich Null wäre, würden Bewegungselemente mit Ruhepausen abwechseln. Daß derartige in Wirklichkeit nicht der Fall ist, hat seinen Grund vor allem darin, daß die sehr zahlreichen (10000 und mehr) Wimpern eines Infusors *metachron* schlagen, so daß jede Phase des Schlages *gleichzeitig* und mehrmals vertreten ist; weiter aber ist zu vermuten, daß auch im Falle synchronen Schlages das Tier den Einzelimpulsen kaum Folge leisten könnte, es würde sich so verhalten, als ob ein dauernd konstanter Impuls ausgeübt würde.

Es gibt allerdings unter gewissen Umständen eine Möglichkeit, die, wie ich glaube, die einzelnen Impulse erkennen läßt. Wenn ein *Paramecium* innerhalb einer sehr dichten Bakterienpopulation festliegt, um Nahrung einzustrudeln, so haften allzumeist viele seiner Körperwimpern thigmotaktisch fest, der Rest bewegt sich schwach und unkoordiniert. Nur die Peristomeilien entfalten eine lebhaftige Tätigkeit, sie rufen den zum Munde gerichteten Nahrungsstrom hervor. An einem derart fest-

liegenden Tier läßt sich bei starker Vergrößerung erkennen, daß der Zellkörper dauernd an Ort und Stelle „vibriert“, d. h. eine Zitterbewegung ausführt, deren Ausschläge allerdings ziemlich gering sind. Die Zahl der Vibrationen pro Sekunde läßt sich durch direkte Beobachtung nicht feststellen, doch ist ihre Zahl nicht *sehr* groß, weil die Zitterbewegung noch deutlich als solche erkennbar ist. Da nun die Peristomeilien besonders groß und allen übrigen Körpercilien an Leistungsfähigkeit bedeutend überlegen sind (— bei der normalen Fortbewegung des Tieres sind sie nicht beteiligt —), außerdem als einzige von allen *synchron* schlagen, so dürfte hierin die Ursache dieser Zitterbewegung zu erblicken sein, indem das durch einen Hinschlagimpuls etwas nach vorn gerückte Tier, das im übrigen aktiv oder passiv festliegt, während des nun folgenden Rückschlags in seine Anfangslage zurückkehrt. Auch bei infolge gewisser Gifte absterbenden Tieren, bei denen die Peristomeilien als einzige und mit etwas verminderter Intensität weiterschlagen, ist diese Zitterbewegung an passiv festliegenden Tieren beobachtbar.

Von diesem Sonderfall abgesehen, bewirken die Cilien in ihrer Gesamtheit in jedem Moment eine *konstante* Kraft (Vortrieb), die pro Cilie gleich ist

$$K = (Q_1 - Q_2) : T, \quad (2)$$

wo  $T$  die Gesamtschlagdauer bezeichnet. Bedeutet weiter  $A_1$  die Arbeit, die die Cilie beim Vorschlage leistet, und  $A_2$  diejenige des Rückschlags, so beträgt, wiederum im Hinblick auf die Tatsache der 10000 metachron schlagenden Cilien, die im Mittel von einer Cilie produzierte Leistung (= die von einer Cilie pro Zeiteinheit produzierte mechanische Energie)

$$L = (A_1 + A_2) : T. \quad (3)$$

Dieser Leistungsbetrag ist aber bedeutend größer als die Nutzleistung der Cilie, d. h. diejenige Leistung, die der Bewegung des Wimperträgers oder der Erzeugung eines bestimmt gerichteten Flüssigkeitsstroms zugute kommt. Denn eine „ideale“ (rückschlaglose) Wimperbewegung im Sinne des 1. Kapitels, die die gleiche Nutzleistung (den gleichen Vortrieb) hervorbringt wie die wirkliche Wimperbewegung, verbraucht eine Gesamtleistung von der Größe  $L^*$ , die bedeutend geringer als  $L$  ist. Das Verhältnis

$$\eta = \frac{L^*}{L} \quad (4)$$

soll fortan als „innerer Wirkungsgrad (Nutzeffekt)“ der Cilie bezeichnet werden. Auf den tatsächlichen Wirkungsgrad (Nutzeffekt) der Cilienbewegung, der noch geringer als  $\eta$  ist, wird erst am Ende dieses Kapitels eingegangen werden.

Im folgenden werden die Größen  $Q_1, Q_2; A_1, A_2; K, L, L^*$  und schließlich  $\eta$  berechnet und zwar zunächst für den Fall eines unbeweglichen und dann für den hier besonders interessierenden Fall eines beweglichen Wimperträgers.

*b) Der innere Wirkungsgrad der Cilie am ruhenden Cilienträger.*

Es wäre schwer, allein auf Grund der Bilder (Abb. 3), die die Wimperbewegung dem Beobachter bietet, den Wimperschlag in Form mathematischer Gleichungen zu beschreiben. Man kann aber auch von anderer Seite an dieses Problem herangehen und fragen: Welches ist die zweckmäßigste Art, eine Wimper, die am Ende des wirksamen Schlags (Abb. 16a, b) in der Lage 2 angekommen ist, wiederum in die Lage 1 zurückzuführen, so daß durch diesen Rückschlag möglichst wenig Energie verbraucht und gleichzeitig ein möglichst geringer Rücktrieb  $Q_2$  erzeugt wird? Vor Beantwortung dieser Frage muß die Amplitude des zu betrachtenden Wimperschlags festgesetzt sein, wir wollen uns hierbei auf die beiden in Abb. 16a, b dargestellten Fälle beschränken. Ein Rückschlag, der ohne Zweifel geringe Energie verbraucht und gleichzeitig den kleinsten Vortrieb produziert, wäre dadurch gegeben, daß (Abb. 16a) die Wimper von der Endlage  $O_2$  aus sich allmählich gegen  $O$  zurückzieht, bis sie vollkommen verschwunden ist, und hierauf von  $O$  aus in der Richtung gegen 1 sich allmählich wieder vorstreckt, doch ist ein solcher Rückschlag für die Wimper „technisch“ nicht möglich. Ein weiterer Rückschlagmodus, der zwar nicht unbeträchtliche Energie verbraucht, aber, solange der Wimperträger stillsteht, nur geringen Vortrieb erzeugt, ist in Abb. 16c angedeutet: der von der Wimper überwundene Widerstand enthält in jedem Moment nur eine kleine zur basalen Membran parallele Komponente und hat deshalb nur eine geringe Verschiebungswirkung zur Folge. Doch auch diese Art des Rückschlags ist weder irgendwo beobachtet noch überhaupt als für die Wimper ausführbar anzusehen. Ein dritter Rückschlagmodus aber, der von dem letztgenannten nicht wesentlich verschieden ist, liefert Bilder, die den beim natürlichen Objekt beobachteten gleichen, zugleich scheint er der für die Wimper adäquateste zu sein und setzt keine ungewöhnlichen Anforderungen an deren innere Struktur. Man kann ihn folgendermaßen interpretieren: Beim wirksamen Schlag (Abb. 16a) muß die Wimper ein gewisses Maß von Starrheit besitzen, um durch den von der Flüssigkeit ihr entgegengesetzten Widerstand nicht verbogen zu werden. Nimmt man an: die Wimper verliere im Moment, wo sie die Endlage (2 in 16a, b) erreicht hat, alle diese Starrheit, sie werde vollkommen schlapp, etwa wie im Modell ein unelastischer, z. B. aus Stoff gefertigter Schlauch; der Rückschlag vollziehe sich so, daß sie von der Basis her ihre Starrheit allmählich wiedergewinnt, und im selben Maße in ihre Ausgangslage 1 zurückkehrt, wie man es im Modell nachahmen kann, indem man (Abb. 16d) einen starren Stab in der Richtung der Ausgangslage der Wimper in den Hohl Schlauch einführt oder wie es sich noch einfacher an einem anderen Modell demonstrieren läßt (Abb. 16e): auf einem zur Papierebene parallelen (horizontalen) Brett ist in  $O$  eine feine schwere Kette befestigt, die bei der

Verschiebung auf dem Brett ebenso einen Reibungswiderstand erfährt wie eine Wimper in einer Flüssigkeit und die gleichfalls als vollkommen unstarr und unelastisch gelten kann. Wird sie durch Verschiebung eines

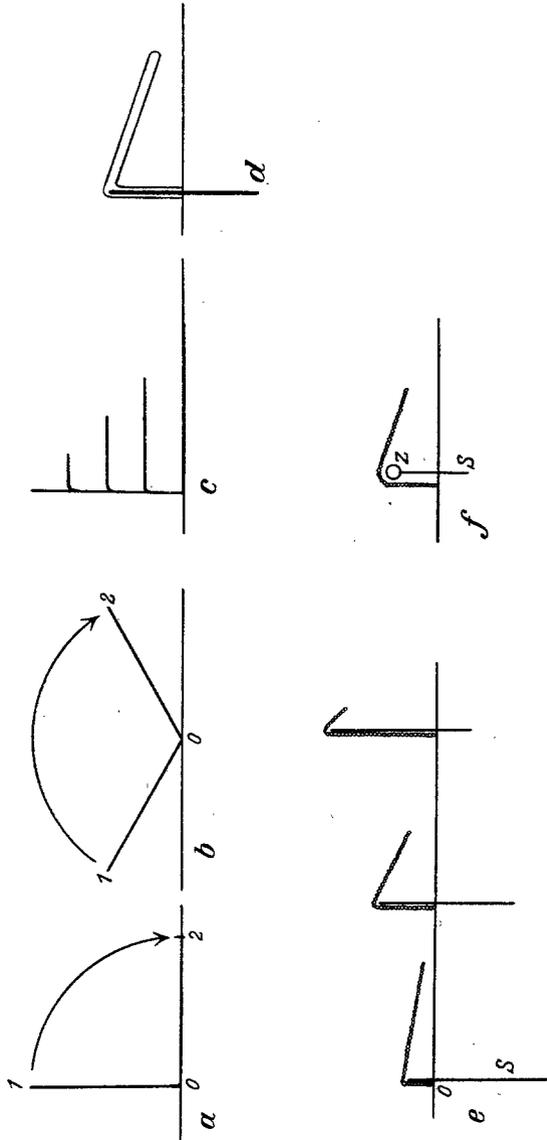


Abb. 16. a) und b) Amplitudentypen; c) mögliche Form des Rückschlags; d)–f) Wimpermodelle (s. Text).

in der Abbildung durch  $S$  wiedergegebenen Stabes in ihre Ausgangslage gebracht, so sind die sukzessiv aufeinanderfolgenden Gestalten der Kette die gleichen wie die des Schlauchs in Abb. 16d oder wie sie für die wirk-

liche Wimper vorzustellen wären. In Abb. 17a und b sind die einzelnen Phasen eines solchen Rückschlags für die beiden oben gewählten Schlagamplitudentypen wiedergegeben. Man erkennt, daß die Wimper während des Rückschlags die beiden am Ende des Abschnitts i als wesentlich aufgestellten Bedingungen erfüllt, daß der Rückschlag sich soweit als möglich *in der Nähe* der Anheftungswand der Wimper vollzieht und daß die Bewegungsrichtung des umgebogenen Wimperteils *fast völlig* parallel zur Längsrichtung der Wimper vor sich geht, wobei der erlittene Widerstand der geringste ist. In diesen Abbildungen wurde vorausgesetzt, daß die Wimper bei Beginn des Rückschlags ihre Starrheit vollkommen verliert;

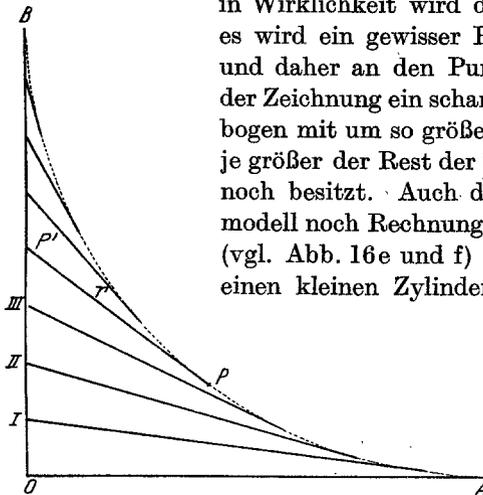


Abb. 17..a) Angeschmiegteter Rückschlag, Amplitude  $90^\circ$  (Schema).

in Wirklichkeit wird dieses nicht zu erwarten sein, es wird ein gewisser Rest von Starrheit verbleiben und daher an den Punkten I, II usw. nicht wie in der Zeichnung ein scharfer Winkel, sondern ein Kreisbogen mit um so größerem Radius zu erwarten sein, je größer der Rest der Starrheit ist, den die Wimper noch besitzt. Auch diesem kann z. B. im Kettenmodell noch Rechnung getragen werden, indem man (vgl. Abb. 16e und f) am Vorderende des Stabes *S* einen kleinen Zylinder *Z* befestigt. Die dann ge-

wonnenen Rückzugsbilder sind, wie aus den Abbildungen leicht vorstellbar ist (Abb. 17c, d), durchaus die gleichen, wie sie KRIJGSMAN (Abb. 3) für den Rückzug der Rudergeißel von *Monas* beschrieben hat, sie sind durchaus ähnlich den Rück-

zugsbildern von GRAY und METZNER. Denn deren Zeichnungen sind, wie aus der Beobachtungsmethode verständlich ist, nicht genau nach dem Objekt entworfen, sie geben lediglich die vom Beobachter gewonnenen Eindrücke wieder, was unter anderem aus einem gewissen Fehler der Abbildungen (Abb. 3) hervorgeht, indem die gezeichneten Längen der Wimper in den Zwischenphasen zwischen Anfangs- und Endlage größer sind als diejenigen am Anfang und am Ende. Es ist nach alledem durchaus wahrscheinlich, daß der tatsächliche Schlag der Wimper nach dem geschilderten Modus vor sich geht, und die Voraussetzungen, die sich daraus für die innere Struktur der Wimper ergeben, und auf die später noch eingegangen wird, lassen sich kurz dahin zusammenfassen: die Wimper verhält sich als *nicht eigenbewegliches Gebilde*, sie besitzt beim Hinschlag infolge eines gewissen Turgordrucks ein gewisses Maß von Starrheit, das Unverbiegbarkeit während des Hin-

schlags garantiert; kurz vor und noch im Moment des beendeten Hin-  
schlags nimmt diese Starrheit, vermutlich von der Basis her, plötzlich

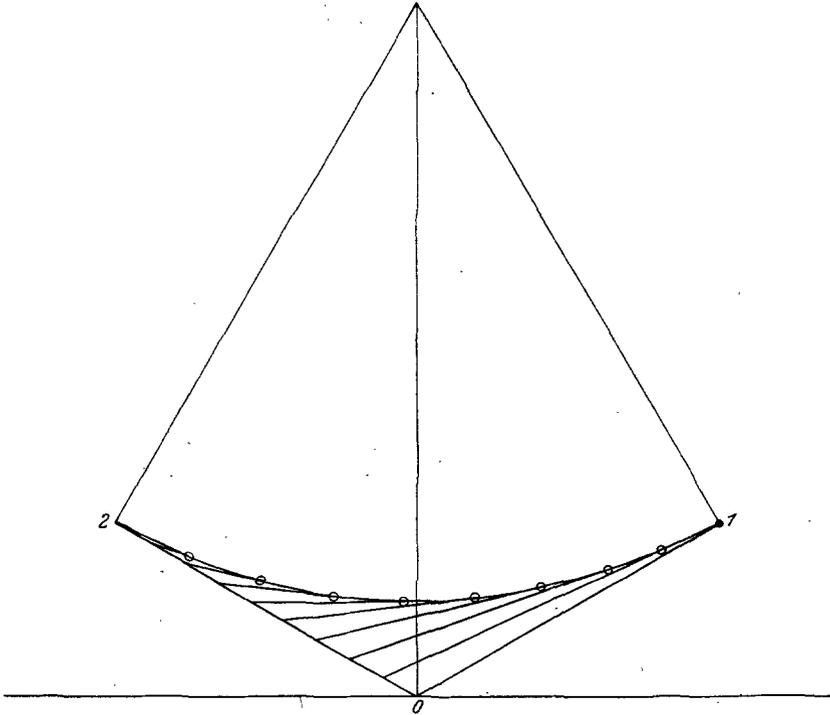


Abb. 17. b) Angeschmiegtter Rückschlag, Amplitude 120° (Schema).



Abb. 17 c.

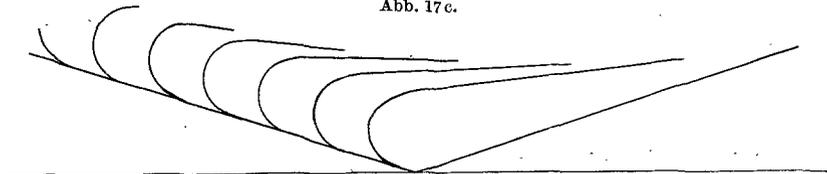


Abb. 17 d.

Abb. 17. c) und d) die Form einer mehr bzw. weniger biegsamen Wimper beim angeschmiegtten Rückschlag (theoretisch konstruierte Kurven!), als Gegenstück zu den empirischen Kurven der Abb. 3.

stark ab, die Wimper wird in ihrer ganzen Länge schlapp. Dann wird das basale Ende in die Ausgangslage zurückgedreht und in dieser Lage

festgehalten und der weitere Wimperrückzug ist eine einfache Folge des von der Basis her allmählich wieder zunehmenden Turgordrucks bis zum ursprünglichen Werte.

Der in den Abb. 17 a, b wiedergegebene Rückschlagmodus ist mathematisch durchaus erfaßbar; es ist hierbei zweckmäßig, zunächst den Fall 17 a (Amplitude  $90^\circ$ ) in Angriff zu nehmen.

a) Fall der Abb. 17 a (Amplitude  $90^\circ$ ). Die in Abb. 17 a von der Wimperspitze beschriebene Kurve ist dadurch charakterisiert, daß das Stück  $PP' = r$  der in  $P$  unter dem Winkel  $\varphi$  zur  $X$ -Achse an die Kurve errichteten Tangente plus dem Stück  $OP' = h$  in allen Punkten gleich der Wimperlänge ist. Daraus berechnet sich die Gleichung der „Rückzugkurve der Wimperspitze“ zu

$$y - x \frac{dy}{dx} - x \frac{1}{\cos \varphi} = l. \quad (5)$$

Sie lautet in anderer Darstellung

$$\begin{aligned} x &= -r \cos \varphi \\ y &= l - r - r \sin \varphi \end{aligned} \quad (6 \text{ a, b})$$

und stellt den Quadranten eines Kreises dar, der in  $A$  die  $X$ - und in  $B$  die  $Y$ -Achse berührt.

Für die Länge des Stückes  $r$  ergibt sich aus Abb. 18 a

$$\sin(90^\circ - \varphi - d\varphi) : d\varphi = r : dh$$

und wegen

$$h = l - r$$

folgt

$$dr = - \frac{r}{\cos \varphi} d\varphi$$

und daraus durch Integration

$$r = -l \operatorname{cotg} \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right). \quad (7)$$

Geht man jetzt zur Berechnung von  $Q_1$  und  $Q_2$  über, so folgt, wenn  $T_1$  die Schwingungszeit des mit der konstanten Geschwindigkeit  $\omega_1$  vor sich gehenden Vorschlags bedeutet (vgl. Kapitel I)

$$Q_1 = - \int_0^{T_1} \left( c \int_0^l \omega_1 dx \right) \sin \varphi d\varphi = c \frac{l^2}{2} \int_0^{\frac{\pi}{2}} \sin \varphi d\varphi = \frac{c}{2} l^2. \quad (8)$$

Beim Rückschlag verschiebt sich während der Drehung vom Winkel  $\varphi$  zum Winkel  $\varphi + d\varphi$  das Stück  $NP_1$  der Wimper in die Lage  $N P'_2 P'_1$ ; diese Verschiebung setzt sich zusammen: aus einer Drehung des Stückes  $NP_2$  in die Lage  $NP'_2$  und der Verschiebung des Stückes  $P_2 P_1$  nach  $P'_2 P'_1$ . Der Wert der ersten Komponente ist gegen den der zweiten klein und kann daher gegen diesen vernachlässigt werden. Bei der somit für die weitere Betrachtung allein verbleibenden Verschiebung  $P_2 P_1 \rightarrow P'_2 P'_1$  geht das Element der Wimper bei  $P$  in die Lage  $P'$  über. In Abb. 18 b ist die Umgebung von  $P$  vergrößert gezeichnet.  $P$  erleidet beim



Berechnungen ergeben:

$$Q_n = \int_0^{T_2} \left( c \omega_2 \int_0^r r d\tau \right) \sin \varphi \cdot dt = c \int_0^{T_2} \omega_2 \frac{r^2}{2} \sin \varphi dt = \frac{c}{2} \int_0^{\frac{\pi}{2}} r^2 \sin \varphi d\varphi$$

$$= \frac{c}{2} l^2 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \cotg^2 \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right) \sin \varphi d\varphi = cl^2 \frac{\pi - 3}{2} = cl^2 \cdot 0,0708; \quad (10)$$

entsprechend folgt für  $Q_l$ , wenn

$$v = \frac{ds}{dt} = \frac{ds}{d\varphi} \cdot \frac{d\varphi}{dt} = \omega_2 l$$

die Geschwindigkeit bedeutet, mit der das distale Wimperende auf der Rückzugskurve dahingleitet,

$$Q_l = \int_0^{T_2} \gamma c v r \cos \varphi dt = \int_0^{T_2} \gamma c l \cotg \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right) \cos \varphi \frac{ds}{d\varphi} \frac{d\varphi}{dt} dt =$$

$$= \gamma c l^2 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \cotg \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right) \cos \varphi d\varphi = \gamma c l^2 \left( \frac{\pi}{2} - 1 \right) = cl^2 \cdot 0,3805, \quad (11)$$

worin für  $\gamma$  der Wert  $\frac{2}{3}$  eingesetzt wurde, der einem Längen-Dickenverhältnis von 10—15 zu 0,3 entspricht.

$Q_2$  ist somit gleich

$$Q_2 = Q_l - Q_n = cl \frac{5 - \pi}{6} = cl \cdot 0,31 \quad (12)$$

und da die Richtungen von  $Q_1$  und  $Q_2$  entgegengesetzt sind, berechnet sich nach (2) der mittlere Vortrieb des ganzen Schlags (vor + rückwärts) zu

$$K = \frac{1}{T} cl^2 (0,5 - 0,31) = \frac{cl^2}{T} \frac{\pi - 2}{6} = \frac{cl^2}{T} 0,19. \quad (13)$$

Nach Berechnung dieses mittleren Vortriebs ergibt sich als nächste Aufgabe die Bestimmung der mittleren Leistung. Die Arbeit, die — beim Vorschlag — das Wimperelement  $d\tau$  bei der Drehung der Wimper um den Winkel  $d\varphi$  leistet, ist

$$dA = c r \omega_1 \cdot d\tau \cdot d\varphi.$$

Der Gesamtarbeitsaufwand für den Hinschlag ist demnach gleich

$$A = \int_0^{\frac{\pi}{2}} \left( c \omega_1 \int_0^l r^2 d\tau \right) \cdot d\varphi = \frac{c}{6} l^3 \omega_1 \pi = c \omega_1 l^3 \cdot 0,5236. \quad (14)$$

Der Rückschlag der Wimper ist in Verschiebungen von Wimperelementen des Typus  $P \rightarrow P'$  (Abb. 18b) zerlegbar. Bezeichnet man die Strecke  $PP'$  absolut gemessen als  $dS$ , so fällt nach dem früher Gesagten die Richtung des von  $P$  bei der Verschiebung erlittenen Widerstands bis auf vernachlässigbare Abweichungen mit der von  $dS$  zusammen. Die von  $P$  bei dieser Verschiebung geleistete Arbeit ist dann gleich

$$ddA = dW \cdot dS,$$

wo  $dW$  den Absolutwert des Widerstands bedeutet. Zerlegt man  $dW$  ( $= P1$  in Abb. 18b) in Komponenten längs und senkrecht zur Wimperachse:

$$P2 = dW \cos \tau$$

$$P3 = dW \sin \tau,$$

desgleichen  $dS$  in Komponenten:

$$P4 = dS \cos \tau$$

$$P5 = dS \sin \tau,$$

so gilt

$$\begin{aligned} ddA &= dW \cdot dS = \sqrt{dW \cos \tau \cdot dS \cos \tau + dW \sin \tau \cdot dS \sin \tau} \\ &= \sqrt{ddA_l^2 + ddA_n^2}, \end{aligned}$$

worin  $ddA_l$  die Arbeit bedeutet, die aufgewendet werden muß, um  $P$  in der Längsrichtung der Wimper nach 4 zu verschieben, und  $ddA_n$  diejenige, die für die Verschiebung von  $P$  senkrecht zur Längsrichtung der Wimper nötig ist. Die gesamte Rückzugsarbeit  $A$  ist demnach gleich

$$A = \iint \sqrt{ddA_l^2 + ddA_n^2}. \quad (15)$$

Nun sind alle Differentiale  $ddA_l$  und  $ddA_n$  positiv und für solche Größen gilt der Satz, daß

$$\Sigma u_i + \Sigma v_i \geq \Sigma \sqrt{u_i^2 + v_i^2} \geq \sqrt{(\Sigma u_i)^2 + (\Sigma v_i)^2},$$

d. h. wenn man

$$A_l = \iint ddA_l \quad (16a)$$

und

$$A_n = \iint ddA_n \quad (16b)$$

setzt, so liegt das gesuchte Integral (15) zwischen den Grenzen  $A_l + A_n$  und  $\sqrt{A_l^2 + A_n^2}$ , vermutlich näher bei letzterem.

Die beiden Integrale (16a) und (16b) lassen sich leicht berechnen; es ist

$$ddA_n = cr \omega_2 d\tau \cdot r d\varphi$$

$$\begin{aligned} A_n &= \int_0^{\frac{\pi}{2}} \left( c \omega_2 \int_0^r r^2 d\tau \right) d\varphi = \frac{c}{3} \omega_2 \int_0^{\frac{\pi}{2}} r^3 d\varphi = \frac{c}{3} \omega_2 l^3 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \cotg^3 \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{3} \right) d\varphi \\ &= \frac{c}{3} \omega_2 l^3 (1 - \log \text{nat } 2) = c \omega_2 l^3 \cdot 0,103. \end{aligned}$$

$$dA_l = \gamma cr v ds$$

$$A_l = \gamma c \int_0^{\frac{\pi}{2}} l \cdot \cotg \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right) l \omega_2 \frac{r}{\cos \varphi} (1 + \sin \varphi) d\varphi$$

$$= \gamma c l^3 \omega_2 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \cotg \left( \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4} \right) d\varphi = \gamma c l^3 \omega_2 \log \text{nat } 2 = c l^3 \omega_2 0,46.$$

Demnach liegt  $A_2$  zwischen den Grenzen  $0,563 cl^3 \omega_2$  und  $0,473 cl^3 \omega_2$ , näher bei letzterem, ist also etwa gleich

$$A_2 = 0,5 cl^3 \omega_2, \quad (17)$$

d. h. es sind bei gleicher Geschwindigkeit im Vor- und Rückschlag die für beide nötigen Arbeitsaufwände etwa gleich groß.

Nach (3) wird die mittlere Leistung beim Gesamtschlag gleich

$$L = \frac{cl^3}{T} (0,52 \omega_1 + 0,50 \omega_2). \quad (18)$$

Die Berechnung des Nutzeffektes geschieht durch Vergleich der tatsächlichen mit einer „idealen“ Wimperbewegung. Für eine solche rückschlaglose Bewegung ist eine sehr kleine Schlagamplitude am vorteilhaftesten: dann steht die Wimper fast während des Gesamtschlages senkrecht zur Anheftungsmembran, die auf diese senkrechte Komponente des von der Wimper erlittenen Widerstands wird außerordentlich klein und praktisch kann der ganze Wimperwiderstand als Vortrieb nutzbar werden. Eine solche Wimperbewegung hat einen („inneren“) Nutzeffekt von 100%. Bei den früheren Nutzeffektberechnungen (Kapitel 1d, Kapitel 3g) hatten wir für die tatsächliche Wimperbewegung eine Schlagamplitude  $2\alpha$  angenommen, ohne den Winkel  $\alpha$  einen numerischen Wert zu erteilen. Es war in jenen Fällen daher geboten, bei der Berechnung des Nutzeffektes anzunehmen, daß die Schlagamplituden von wirklicher und idealer Wimperbewegung einander gleich seien; denn wenn die der tatsächlichen Bewegung größer als die der idealen wäre, so bedeutet dies zwar einen weiteren Energieverlust, der aber eine alleinige Folge dieser vergrößerten Amplitude ist, sich leicht vermeiden läßt und mit dem Wimpermechanismus keinen inneren Zusammenhang besitzt. In den folgenden Fällen war die Festsetzung eines numerischen Wertes der Schlagamplitude Notwendigkeit; ein „angeschmiegtter“ Rückschlag ist bei sehr kleinen Amplituden überhaupt nicht möglich. Deshalb muß man hier, um den wahren „inneren“ Nutzeffekt im oben definierten Sinne zu erhalten, die tatsächliche Wimperbewegung (Amplitude  $90^\circ$  oder  $120^\circ$ ) mit einer idealen vergleichen, die geringe Schlagamplituden und daher einen Nutzeffekt von 100 oder fast 100% besitzt. Dann erhält man einen Nutzeffekt, der exakt gleich ist dem Verhältnis desjenigen Energiebetrags, der bei zweckmäßigster Wimperung den gleichen Vortrieb, also die gleiche Nutzleistung hervorbrächte, zum Betrage der tatsächlich aufgewendeten Energie.

Sei die Geschwindigkeit des Vorschlags  $n$ -mal größer als die des Rückschlages, also

$$\omega_1 = n \omega_2,$$

so folgt, wenn  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T$  die gleiche Bedeutung wie früher besitzen.

$$T = (n + 1) T_1.$$

Weiter ist

$$\omega_1 = \frac{\pi}{2T_1} = \frac{\pi(n+1)}{2T}$$

und, den erhaltenen Wert für 1:  $T$  in (13) eingesetzt, ergibt sich

$$K = \frac{2\omega_1}{(n+1)\pi} cl^2 \cdot 0,19. \quad (19)$$

Der Vortrieb der idealen mit der Geschwindigkeit  $\omega^*$  vor sich gehenden Wimperbewegung ist bei kleinen Schlagamplituden gleich dem von der Wimper erlittenen Widerstand und daher (vgl. Kapitel 1) gleich

$$W^* = \frac{c}{2} l^2 \omega^* \quad (20)$$

und durch Gleichsetzen von (19) und (20) folgt

$$\omega^* = \frac{0,76}{\pi(n+1)} \omega_1. \quad (21)$$

Gleichung (18), in analoger Weise durch Einsetzen des Ausdrucks für 1:  $T$  umgeformt, ergibt

$$L = \frac{2cl^3(0,52n+0,5)\omega_1^2}{\pi(n+1)}. \quad (22)$$

Der Wert von  $L^*$  ist nach Gleichung (31) des 1. Kapitels (der dort auf der rechten Seite stehende Bruch fällt hier weg) gleich

$$L^* = \frac{c}{3} l^3 \omega^{*2}$$

und unter Berücksichtigung von (21) wird

$$\eta = L^* : L = \frac{0,76^2}{6\pi} \cdot \frac{n}{(n+1)(0,52n+0,5)}. \quad (23)$$

Daraus läßt sich errechnen, daß  $\eta$  für  $n =$  etwa 1 einen Maximalwert besitzt, der gleich ist

$$\eta_{max} = 1,5\%. \quad (24a)$$

Für  $n = 3$  ergibt sich

$$\eta_3 = 1,2\% \quad (24b)$$

und für  $n = 5$

$$\eta_5 = 0,83\%. \quad (24c)$$

$\beta$ ) Fall der Abb. 17b (Amplitude  $120^\circ$ ). In diesem Falle ist der Vortrieb während des Vorschlags gleich

$$Q_1 = \int_0^{T_1} \left( c \int_0^l \omega_1 dr \right) \cos \varphi dt = \frac{c}{2} l^2 \int_{-\pi}^{\frac{\pi}{3}} \cos \varphi dt = -cl^2 \frac{\sqrt{3}}{2} = -cl^2 \cdot 0,866. \quad (25)$$

Die Rückzugskurve (Abb. 17b) ist auch hier ein Kreis, Halbmesser =  $l \cotg \alpha$ ; die Länge des umgebogenen Wimperendes  $r$  berechnet sich planimetrisch zu

$$r = l \cotg \alpha \operatorname{tang} \frac{\alpha + \varphi}{2},$$

worin  $\varphi$  jetzt (und fortan, im Gegensatz zum Winkel der Gleichung 25) den Winkel bedeutet, den die Kurventangente mit der  $x$ -Achse einschließt. Für den Rückschlag ergibt sich als Vortrieb

$$\begin{aligned} Q_l &= \gamma c \int_0^{T_2} r v \cos \varphi dt = \gamma c \int_0^{T_2} r \cos \varphi \frac{ds}{d\varphi} \frac{d\varphi}{dt} dt \\ &= \gamma c \int_{-\alpha}^{+\alpha} l \cotg \alpha \operatorname{tang} \frac{\alpha + \varphi}{2} \cos \varphi \cdot l \cotg \alpha d\varphi \\ &= \gamma c l^2 \cotg^2 \alpha \int_{-\alpha}^{+\alpha} \operatorname{tang} \frac{\alpha + \varphi}{2} \cos \varphi d\varphi = (\text{für } \alpha = 30^\circ) 0,316 c l^2. \quad (26) \end{aligned}$$

Für  $Q_n$  folgt, zunächst ohne Einsetzen der Integrationsgrenzen für die Zeit

$$\begin{aligned} Q_n &= \int_0^r (c \int_0^r \omega'_2 d\tau) \sin \varphi dt = c \int \omega'_2 \frac{r^2}{2} \sin \varphi dt \\ &= \frac{c}{2} l^2 \cotg^2 \alpha \int \operatorname{tang}^2 \frac{\alpha + \varphi}{2} \sin \varphi d\varphi. \quad (27) \end{aligned}$$

Hierzu ist anzumerken, daß  $\omega'_2$  die Winkelgeschwindigkeit bedeutet, mit der beim Rückschlag der Winkel  $2\alpha = \frac{\pi}{3}$  während der Zeit  $T_2$  durchgemessen wird. Integriert man in (27) getrennt über die Zeiten  $(0 \text{ bis } \frac{T_2}{2})$  und  $(\frac{T_2}{2} \text{ bis } T_2)$ , d. h. getrennt über die beiden Hälften des Rückschlags (zuerst bis zur Stelle, wo die Wimper parallel zur Anheftungsebene liegt, und von da ab weiter bis zum Ende des Rückschlags), so erhält man

$$\begin{aligned} Q_n (\text{1. Hälfte}) &= \frac{c}{2} l^2 \cotg^2 \alpha \int_0^{\alpha} \operatorname{tang}^2 \frac{\alpha + \varphi}{2} \sin \varphi d\varphi = c l^2 \cdot 0,041 - c l^2 \cdot 0,001 \\ &= c l^2 \cdot 0,040 \end{aligned}$$

$Q_n$  (2. Hälfte) = 0,001  $c l^2$  = vernachlässigbar.

Da die Richtung von  $Q_l$  immer die gleiche ist, außerdem in der ersten Hälfte die Richtungen von  $Q_l$  und  $Q_n$  übereinstimmen, ergibt sich

$$Q_2 = (0,316 + 0,04) c l^2 = 0,356 c l^2. \quad (28)$$

Daher ist

$$K = \frac{0,866 - 0,356}{T} c l^2 = \frac{c l^2}{T} 0,51. \quad (29)$$

Die für den Vorschlag aufgewendete Arbeit  $A_1$  ist

$$A_1 = \int_0^{\frac{2\pi}{3}} \left( c \int_0^l r^2 \omega_1 d\tau \right) d\varphi = \frac{2c}{9} \pi l^3 \omega_1 = 0,6982 l^3 \omega_1. \quad (30)$$

Die für den Rückschlag notwendige Arbeit  $A_2$  liegt zwischen den Grenzen  $(A_l + A_n)$  und  $\sqrt{A_l^2 + A_n^2}$ , näher an dieser; es ist

$$A_1 = \int_{-\alpha}^{+\alpha} \gamma c r v ds = \gamma c \int_{-\alpha}^{+\alpha} l \cotg \alpha \tan g \frac{\alpha + \varphi}{2} \cdot l \cotg \alpha \cdot \omega'_2 l \cotg \alpha d\varphi$$

$$= \gamma c l^3 \cotg^3 \alpha \omega'_2 \int_{-\alpha}^{+\alpha} \tan g \frac{\alpha + \varphi}{2} d\varphi = 0,993 c l^3 \omega'_2.$$

$$A_n = \int_{-\alpha}^{+\alpha} \left( \int_0^r c r \omega'_2 dx \right) r d\varphi = \int_{-\alpha}^{+\alpha} \frac{c r^3}{3} \omega'_2 d\varphi = \frac{c}{3} l^3 \cotg^3 \alpha \omega'_2 \int_{-\alpha}^{+\alpha} \tan g^3 \frac{\alpha + \varphi}{2} d\varphi$$

$$= c l^3 \omega'_2 0,0797;$$

$A_2$  liegt also zwischen 1,073 und  $0,996 c l^3 \omega'_2$ , näher bei diesem, ist also etwa gleich

$$A_2 = c l^3 \omega'_2 \cdot 1 \quad (31)$$

und die mittlere Leistung  $L$  wird

$$L = \frac{A_1 + A_2}{T} = \frac{c l^3}{T} (0,7 \omega_1 + \omega'_2). \quad (32)$$

Nimmt man wiederum  $T_2 = n T_1$ , also  $\omega_1 = 2n \omega'_2$ , so wird

$$\omega_1 = \frac{2\pi(n+1)}{3T}$$

und

$$K = \frac{3\omega_1}{2\pi(n+1)} c l^2 \cdot 0,51.$$

Durch Gleichsetzen von  $K$  und  $W^*$  folgt:

$$\omega^* = \frac{1,53}{\pi(n+1)} \omega_1.$$

Daraus ergibt sich

$$L^* = \frac{c l^3 1,53^2 \omega_1^2}{3\pi^2 (n+1)^2} \quad (33)$$

und

$$\eta = L^* : L = \frac{4 \cdot 0,51^2}{\pi} \cdot \frac{n}{(n+1)(1,4n+1)}. \quad (34)$$

Aus (34) folgt für  $\eta$  ein Maximum bei  $n = 0,85$  und man erhält die Größen

$$(n = 0,85) \eta_{\max} = 6,9\% \quad (35 a)$$

$$(n = 3) \eta_3 = 4,7\% \quad (35 b)$$

$$(n = 5) \eta_5 = 3,5\%. \quad (35 c)$$

### c) Diskussion der Ergebnisse.

Die Ergebnisse des vorigen Abschnitts zeigen zunächst, daß bei der rudern den Wimperbewegung eine Schlagamplitude vom Typus  $\beta$  einen bei weitem größeren Nutzeffekt liefert und darum zweckmäßiger ist als eine solche des Typus  $\alpha$ . Es hat dieses seinen Grund vorzugsweise darin, daß bei einem Schlag von der Art  $\beta$  die Cilie zu Beginn und am Ende des Schlags der basalen Anheftungsmembran stark genähert ist und daß sie daher auch während des Rückschlags diese angeschmiegte Lage beibehalten kann, wie bei einem Vergleich der Abb. 17a und b deutlich

erkennbar ist. Es wäre daher — und die Rechnung würde solches bestätigen — ein Schlagmodus mit um so größerem Nutzeffekt behaftet, je größer seine Amplitude ist (Maximalwert  $180^\circ$ ). Dem steht aber die bereits oben erwähnte Tatsache gegenüber, daß in Wirklichkeit die Umbiegewinkel an den Stellen I, II usw. (Abb. 17a, b) nicht so scharf wie in dieser Abbildung zu erwarten sind, sondern daß an deren Stelle kleine Kreisbogen treten. — Vergleicht man die *Beobachtungs*-Befunde untereinander, so zeigt der Schlag der Frontalwimpern von *Mytilus* (GRAY, Abb. 3a) eine Amplitude von fast  $180^\circ$ , aber keine scharfen Umbiegewinkel; doch ist die „Anschmiegung“ während des Rückschlags so groß, daß hierbei kaum ein kleinerer Nutzeffekt zu erwarten ist als der für den Typus  $\beta$  errechnete. Eine Amplitude von gleichfalls fast  $180^\circ$  zeigen die Befunde von GELEI (vgl. dieses Kapitel, Abschnitt e) an Infusorienwimpern; hier ist der Rückschlag gegenüber dem bisherigen etwas modifiziert, die Umbiegestellen aber sind ziemlich scharf. Eigene Beobachtungen an etwas gequetschten Infusorien (*Prorodon*), bei denen der Cilien-schlag sich allmählich verlangsamt, ließen mit Sicherheit eine sehr große Schlagamplitude von mehr als  $120^\circ$  erkennen und wenn auch diese Beobachtungen nicht an völlig normalen Tieren gewonnen wurden, so ist doch kaum anzunehmen, daß die so hochgradig autonomen Cilien am geschädigten Tier ihre Schlagamplitude gegenüber dem normalen vergrößerten. Ein Wimperschlag vom Typus  $\beta$ , aber mit kleinerer Amplitude, findet sich nach KRAFT auch beim Wimperepithel der Rachenschleimhaut des Frosches; doch liegen die Untersuchungen KRAFTS so lange zurück, und so kurz nach dem Zeitpunkt, von dem ab die Flimmerbewegung zum erstenmal untersucht wurde, daß, wie sehr seine Befunde unsere Kenntnisse über gewisse Punkte (Metachronie) zweifellos auch gefördert haben, die meisten Einzelheiten als überholt zu betrachten sind und daß man über den Schlag der einzelnen Cilie nur so viel übernehmen kann, daß der Schlagtypus ein solcher der Abb. 17b ist und daß der Vorschlag ungefähr die fünffache Geschwindigkeit des Rückschlags besitzt. Auch die Befunde von WILLIAMS (1907) an den Cilien von Gastropodenlarven (Abb. 3i) zeigen bereits eine ziemlich große Amplitude vom Typus  $\beta$  und nur die METZNERschen Beobachtungen an einem pflanzlichen Objekt eine solche, die einen Übergang zwischen den Schlagarten  $\alpha$  und  $\beta$  darzustellen scheint. Alle neueren Beobachtungen an zoologischen Objekten zeigen also übereinstimmend einen Cilien-schlag des Typus  $\beta$  mit einer Schlagamplitude, die größer als oder mindestens gleich  $120^\circ$  ist.

Die Größe des Nutzeffekts setzt sich aus den Werten  $Q_1$ ,  $Q_2$ ,  $A_1$  und  $A_2$  zusammen und der Nutzeffekt ist um so höher, je kleiner die Werte  $Q_2$  und  $A_2$  sind. Liegen die Zeitdauern  $T_1$  und  $T_2$  des Vor- und Rückschlags einmal fest, so sind — und dies ist eine Folge des STOKESschen Gesetzes — die Größen  $Q_1$  und  $Q_2$  unabhängig von der Geschwindig-

keit des Schlags, d. h. unabhängig davon, ob die Geschwindigkeit während der gesamten Dauer des Vor- oder Rückschlags konstant oder variabel ist. Nicht unabhängig davon aber sind die Arbeitsgrößen  $A_1$  und  $A_2$ . Es wird sich daher eine weitere Ersparnis an Energie und dadurch eine weitere Erhöhung des Nutzeffekts erzielen lassen, wenn man unter Beibehaltung der Werte  $T_1$  und  $T_2$  die Geschwindigkeit während des Schlags selbst derart variiert, daß Vor- und Rückschlag das Minimum an Energie verbrauchen. Für den Vorschlag, wo der von der Wimper erlittene Widerstand in jedem Moment der gleiche ist, folgt aus dieser Forderung im Einklang mit der bisherigen Annahme konstante Schlaggeschwindigkeit. Beim Rückschlag aber nimmt vom Beginn gegen Ende des Schlags der Wimperwiderstand dauernd ab, hier ist es zweckmäßig, wenn die Geschwindigkeit anfangs, solange noch fast die ganze Wimper zurückgezogen wird, klein und gegen Ende, wo der größte Teil der Wimper die Endlage bereits erreicht hat, groß ist. Es finden sich zwar keine Angaben hierüber in der Literatur, trotzdem aber ist es sehr wahrscheinlich, daß die Geschwindigkeit am Ende des Schlags, wo der Widerstand nur noch einen geringen Bruchteil des anfänglichen ausmacht, größer als bei Beginn des Schlags ist. Dieser Energieersparnis steht ein Energiemehrverbrauch gegenüber, bedingt dadurch, daß die Wimper keine scharfen Umschlagspunkte besitzt. Beide Energiebeträge sind von nicht sehr hoher Größenordnung und darum kann man wohl annehmen, daß sie sich gegenseitig aufheben und daß der oben berechnete Nutzeffekt dem tatsächlichen nahe kommt, ihn zumindest aber nicht übertrifft.

Die oben angeführten Nutzeffektwerte, bei denen wir uns im folgenden auf den rentableren Fall des Amplitudentypus  $\beta$  beschränken wollen, schwanken beträchtlich mit der relativen Rückschlagsgeschwindigkeit. Es hat dies seinen Grund in folgendem: Um einen gewissen Vortrieb  $Q$  zu erzeugen, kann eine Cilie entweder, wie bei der idealen Wimperbewegung, sofort nach Beendigung des Hinschlags einen neuen beginnen oder zwischen je zwei Rückschläge eine Pause einschalten, die, wie im Falle der tatsächlichen Wimperbewegung, durch einen Rückschlag mit negativem Vortrieb ausgefüllt werden kann. Nimmt man zunächst einmal die einfachere Möglichkeit an, daß der Rückschlag zwar eine gewisse Zeit braucht, aber keinen Rücktrieb erzeugt, so bedeutet das Gesagte für den Fall eines mit einer großen Zahl  $N$  von Wimpern versehenen Infusors: es schlagen entweder alle Wimpern gleichzeitig und sie beginnen sofort nach Beendigung eines Hinschlags einen neuen (ideale Bewegung) oder es schlägt nur ein gewisser Bruchteil  $N : (n + 1)$  gleichzeitig nach vorn, die übrigen befinden sich auf dem Rückschlag und dieses ist, falls der Rückschlag keinen Rücktrieb erzeugen soll, das gleiche als wenn sie in der Erzeugung eines Vortriebes pausieren. Beträgt die Dauer des Vorschlags das  $n$ -fache der Rückschlagsdauer, so schlägt in jedem Moment

nur der Bruchteil  $N: (n + 1)$  der Cilien nach vorn. Setzt man der Einfachheit halber kleine Schlagamplituden voraus, so ist im ersten Falle (ideale Bewegung) der gesamte Vortrieb in einem Moment

$$W = N^{1/2} c l^2 \omega,$$

im anderen Falle (Schlagpausen) dagegen

$$W' = \frac{N}{n+1}^{1/2} c l^2 \omega';$$

sollen beide Impulse einander gleich sein, so muß  $\omega = (n + 1) \omega'$  sein und die für diese Bewegungen aufzuwendenden Leistungen sind

$$L = N \cdot \frac{c}{3} l^3 \omega^2$$

$$L' = \frac{N}{n+1} \cdot \frac{c}{3} l^3 (n+1)^2 \omega'^2,$$

d. h.

$$L' = (n+1) L.$$

*Jedes Einschieben von Pausen verursacht daher, ohne daß die Nutzleistung (der Vortrieb) steigt, einen Mehraufwand an Energie.* Nun erzeugt bei der tatsächlichen Wimperbewegung die Wimper beim Vorschlag einen Vor- und beim Rückschlag einen Rücktrieb und es sind, wenn der gesamte Schlag die Dauer  $T$  haben soll, die Werte des Vor- und Rücktriebs unabhängig von der speziellen Schlaggeschwindigkeit. Deshalb wird bei der zweckmäßigsten Schlagart die Vor- in einem solchen Verhältnis zur Rückschlagdauer stehen, daß die Gesamtleistung ein Minimum wird. Dies ist der Fall, wenn der Leistungsaufwand für den Vorschlag  $A_1 : T_1$  gleich dem für den Rückschlag  $A_2 : T_2$  wird, es muß sich dann verhalten

$$A_1 : A_2 = T_2 : T_1 \quad (36)$$

und eben dieses Verhältnis hat bei demjenigen Werte  $n$  statt, für den sich im vorherigen Abschnitt der Wert  $\eta_{\max}$  ergab. Wenn die Wimper den Rückschlag bedeutend langsamer ausführt als es der Zeit entspricht, die sich aus (36) ergibt, so ist dieses und die damit verbundene Senkung des Nutzeffektes darauf zurückzuführen, daß der Rückschlag, weil er vom „intraplasmatischen“ Gesichtspunkt aus der bedeutend kompliziertere Vorgang ist, auch längere Zeit benötigen muß. Erst im nächsten Abschnitt wird untersucht werden, wie nahe das wirkliche Verhältnis  $n$  dem bestmöglichen kommt.

Die Nutzeffektwerte des Falles  $\beta$ , 6,9 bis 3,5%, sind zwar absolut niedrig im Vergleich zu den Werten, wie wir sie beim Wirbeltiermuskel oder an den meisten vom Menschen erfundenen Maschinen finden. Sie sind trotzdem aber relativ hoch, wenn man mit anderen leistungsfähigeren Schlagmodis Vergleiche zieht. So ergeben sich z. B.:

1. NEWTON-Gesetz; Ampl.  $120^\circ$ ;  $\omega_1 = 3 \omega_2$  (Fall Kap. 1d)  $\eta = 18,4\%$

2. STOKES-Gesetz; Ampl.  $120^\circ$ ;  $\omega_1 = 3 \omega_2$ ; Wimper beim

Rückschlag auf die Hälfte verkürzt (Fall Kap. 3g)  $\eta = 6,7\%$

3. STOKES-Gesetz; Ampl.  $120^\circ$ ;  $\omega_1 = 3\omega_2$ ; angeschmiegt

Rückschlag

$\eta = 4,7\%$

In diesen drei Fällen wurden gleiche Verhältnisse (Amplitude, Rückschlagsgeschwindigkeit) wie beim angeschmiegteten Rückschlag vorausgesetzt und man erkennt, daß zwar die natürliche Wimperbewegung noch bei weitem nicht denjenigen Effekt erreicht, wie er beim NEWTONSchen Widerstandsgesetz möglich wäre, daß er aber fast (mehr als  $\frac{2}{3}$ ) so hoch ist wie bei einer Bewegung, bei der die Wimper sich beim Rückschlag auf die Hälfte verkürzt.

*Zusammenfassend läßt sich sagen:* Eine Wimperbewegung, die eine Nutzleistung hervorbringen soll, ist nur möglich, wenn ein „angeschmiegteter“ Rückschlag statthat. Für diesen sind große Schlagamplituden ( $120^\circ$ ) zweckmäßig, und alle neuen Beobachtungen an zoologischen Objekten zeigen einen solchen Befund. Die Wimperbewegung wird um so leistungsfähiger, wenn die Rückschlaggeschwindigkeit möglichst so groß wie die des Vorschlags ist. Wenn solches in der Natur irgendwo nicht der Fall zu sein schiene: wenn der Vorschlag schneller als der Rückschlag erfolgte, so müßte der Grund hierfür darin gesucht werden, daß vom Gesichtspunkt der intraplasmatischen Vorgänge der Rückschlag der bedeutend kompliziertere Vorgang ist, der auch längere Zeit benötigt.

*d) Der innere Wirkungsgrad der Cilie am bewegten Cilienträger (Typus des Infusors).*

Die Formeln (29) und (32) des vorigen Abschnitts bedeuten: vollführt eine Wimper, die an einem unbeweglichen Wimperträger befestigt ist, in einer ruhenden Flüssigkeit einen Vor- und unmittelbar darauf einen Rückschlag, so erleidet die Wimper in jedem Moment des Schlags einen anderen Widerstand und der durchschnittliche Wert der in die Richtung der Anheftungsmembran der Wimper fallenden Komponente dieses Widerstands, die als Vortrieb nutzbar werden könnte, ist gegeben durch  $K$  (Formel 29), der durchschnittliche Wert der von der Wimper bei diesem Schlag aufgebrauchten Leistung durch die Größe  $L$  in (32). Man kann diese Größen auch noch anders interpretieren: an einem mit voller Geschwindigkeit sich fortbewegenden Infusor, dessen Wimpern (Anzahl 10000) metachron schlagen, ist jede Phase des Cilienschlags mehrmals und gleich oft vertreten; denkt man sich dieses Infusor in einem Moment plötzlich erstarrt, so wird in dem Moment, wo es die frühere Bewegung wieder aufnimmt, auf das Infusor eine Kraft ausgeübt, die proportional zu  $NK$  ist, wo  $N$  die Zahl der Cilien und  $K$  (Formel 29) den über die Cilien genommenen Mittelwert des von ihnen bewirkten Vortriebs bedeutet. Und die von dem Infusor zur Bewegung aller Cilien in diesem Moment ausgeübte Leistung ist  $NL$  (32). Betrachtet man aber das gleiche Infusor in einem bestimmten Moment, wo es sich in voller Be-

wegung befindet, so ändern sich die Größen  $K$  und  $L$  in bestimmter Weise, die durch das Schema der Abb. 19 illustriert wird. Das Infusor besitzt eine geradlinige Lokomotionsgeschwindigkeit  $v$ , in der Zeichnung nach rechts gerichtet. Beim wirksamen Schlag, für den wir der Einfachheit halber kleine Schlagamplituden voraussetzen wollen, schlägt die Wimper nach links (19a), wobei die Wimperspitze (relativ zum Wimper-



Abb. 19. Geschwindigkeitsschema für den bewegten Ruderträger.

träger) eine Geschwindigkeit  $V_1$  besitzen muß, die größer als  $v$  ist, um überhaupt eine positive Verschiebungswirkung nach rechts erzielen zu können. Die Absolutgeschwindigkeit der Wimperspitze gegen das Wasser ist  $V_1 - v$ , der von ihr erlittene Widerstand und daher auch der durch sie bewirkte Vortrieb muß proportional zu dieser Differenz sein und da der Schlag die Dauer  $T_1$  besitzt, ist der durch den Vorschlag der Wimperspitze bewirkte Impuls

$$Q_1 = (V_1 - v) \cdot T_1 = V_1 T_1 - v T_1 \quad (37)$$

(und, gleiches wie für die Wimperspitze gilt für die ganze Wimper). Beim Rückschlag, der mit der Geschwindigkeit  $V_2$  (Wimperspitze relativ zum Wimperträger) vor sich geht, ist die Absolutgeschwindigkeit gegen das Wasser (Abb. 19b)  $V_2 + v$ , der ausgeübte Impuls also gleich

$$Q_2 = \sigma(V_2 + v) \cdot T_2 = \sigma V_2 T_2 + \sigma v T_2, \quad (38)$$

worin  $\sigma < 1$  einen Zahlfaktor bedeuten soll, der dem Umstande Rechnung trägt, daß beim Rückschlag infolge Anschmiebung der Wimper ihr Widerstand kleiner ist als beim Vorschlag, da anderenfalls eine Bewegung ja überhaupt nicht möglich wäre. — Man erkennt aus (38), daß der Rückschlagimpuls um den Betrag  $\sigma v T_2$  größer als beim ruhenden Cilienträger ist, entsprechend dem Umstand, daß die Rückschlaggeschwindigkeit der Cilie gegen das Wasser um die Größe  $v$  vermehrt ist. Aus dem gleichen Grund wird auch die Rückschlagarbeit  $A_2$  vergrößert sein und beide Größen bewirken nach den Ausführungen des vorigen Abschnitts eine Senkung des dort erhaltenen Nutzeffektwertes. Umgekehrt ist der Vorschlagimpuls  $Q_1$  (37) um den Betrag  $v T_1$  vermindert, weil die Vorschlaggeschwindigkeit von  $V_1$  auf  $V_1 - v$  gesunken ist: dies hat eine weitere Senkung des Nutzeffekts zur Folge; aus dem gleichen Grunde aber ist auch die Vorschlagsarbeit gesunken, was den Nutzeffekt erhöht, so daß man als Durchschnitt beim beweglichen Wimperträger einen Nutzeffektwert erwarten kann, der kleiner als der im vorigen Abschnitt erhaltene ist. Der Nutzeffekt soll im folgenden nicht wie bisher durch

exakte Rechnung ermittelt werden (da hierfür die genauen Voraussetzungen fehlen), es wird lediglich versucht, seinen Wert ungefähr abzuschätzen. Zuvor ist es nötig, einige Sonderfragen zu beantworten.

Aus der einleuchtenden Tatsache, daß der Vorschlagimpuls größer als der Rückschlagimpuls sein muß ( $Q_1 > Q_2$ ), folgt die Beziehung

$$V_1 T_1 - v T_1 > \sigma V_2 T_2 + \sigma v T_2$$

und wenn man bedenkt, daß  $V_1 T_1 = V_2 T_2$  ist und  $T_2 = n T_1$  annimmt, so läßt sich die letzte Gleichung umformen in

$$v < V_1 \frac{1 - \sigma}{1 + \sigma n}. \quad (39)$$

Da man für  $\sigma$  aus den Gleichungen (25) und (28) den Wert  $0,356 : 0,866 =$  etwa  $\frac{2}{5}$  erhält, wird z. B. für  $n = 1$  der Bruch der rechten Seite  $= \frac{3}{7}$ , für  $n > 1$  noch kleiner: es muß also nicht nur, was ja überhaupt Voraussetzung ist,  $v < V_1$  sein, sondern die Fortbewegungsgeschwindigkeit des Tieres kann überhaupt im höchsten Falle nur einen gewissen Bruchteil der Henschlaggeschwindigkeit der Wimper (relativ zum Tier) betragen (die hier erhaltenen Zahlwerte, z. B.  $\frac{3}{7}$ , sind strenggenommen nur für die Wimperspitze errechnet, sie dienen mehr der Illustration und erheben keinen Anspruch, den für die ganze Wimper gültigen nahe zu kommen).

Eine nächste Frage dient der Erläuterung des Bewegungszustandes, in dem ein schwimmendes Infusor sich befindet. Für *Paramecium* z. B. beträgt die Höchstgeschwindigkeit, die es nur in sehr gereiztem Zustande erreicht, 3 mm/sec, das sind 15 Körperlängen pro Sekunde, die normale Schwimgeschwindigkeit ist etwa  $\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$  so groß. Stellt ein mit solcher Geschwindigkeit schwimmendes *Paramecium* plötzlich die Tätigkeit seiner Cilien ein, so wird es sich vermöge der seinem Körper innewohnenden kinetischen Energie noch eine Strecke weit durch das Wasser bewegen bis es zur Ruhe kommt. Diese „Auslaufstrecke“ hat bereits GRAY (18) allgemein berechnet, sie beträgt

$$S = \frac{M V_0^2}{\text{Widerstand des Paramecium bei der Geschwindigkeit } V_0},$$

worin  $M$  die Masse des Tieres und  $V_0$  die Geschwindigkeit bedeutet, die es in dem Moment, wo es die Cilientätigkeit einstellt, besitzt. Setzt man in diese Formel die aus LUDWIG (29) entnehmbaren numerischen Werte ein, so geht sie über in

$$S = \frac{0,46 \cdot 10^{-6} \cdot V_0^2}{3 \pi L \nu \delta a^1 V_0} = 0,00015 \text{ cm} = 1,5 \mu.$$

Die Auslaufstrecke beträgt demnach bei der Höchstgeschwindigkeit nur  $1 \frac{1}{2}$ , bei der gewöhnlichen Geschwindigkeit nur  $\frac{1}{2} \mu$ , d. h. ein *Paramecium* kommt, sowie es den Cilieneschlag einstellt, zur Ruhe. So wird z. B., verständlich, wie ein *Paramecium* bei der Fluchtreaktion (JENNINGS) von der Geschwindigkeit  $-3$  mm/sec in die Geschwindigkeit  $+3$  mm/sec hinüberwechseln kann. Diese kurze Auslaufstrecke besagt

in Übereinstimmung mit dem früheren, daß für dem STOKESSCHEN Gesetz unterworfenen Tiere Wasser ein sehr zähes Medium bedeutet, das Infusor unterwerfen sich darin so, wie ein Mensch in sehr dickem Sirup schwimmen würde: *die Lokomotionsgeschwindigkeit, die es in einem gewissen Moment besitzt, ist die alleinige Folge der Cilientätigkeit in diesem Moment*, es tritt nicht wie beim Boot eine Eigengeschwindigkeit des Bootes hinzu, die die Folge der Cilientätigkeit in den vorangehenden Zeitmomenten ist.

Eine weitere Frage betrifft das Verhältnis des Widerstands des Tieres zu dem der Ruder. Theoretisch ist es möglich, jeden Körper durch jedes Ruder fortzubewegen, also z. B. auch einen Ozeandampfer durch ein Paar gewöhnlicher Ruder. In diesem Falle ist das Verhältnis des gesamten Ruderwiderstands zu dem des Ruderträgers außerordentlich klein, im Falle eines gut gebauten und mit vielen sehr leistungsfähigen Rudern versehenen Rennboots hingegen sehr groß. Der Widerstand des *Paramecium*-Körpers berechnet sich nach GANS (Temperatur 20°) zu

$$\bar{W} = 3\pi L v \delta_a^{-1} v = 8,8 \cdot 10^{-4} v = P v, \quad (40)$$

der Widerstand einer *Paramecium*-Wimper (Länge 10  $\mu$ ), die sich mit der Geschwindigkeit  $v$  senkrecht zu ihrer Längsrichtung durch das Wasser verschiebt, beträgt

$$W' = 3\pi l v \delta_c^{-1} v = 2,74 \cdot 10^{-5} v. \quad (41)$$

Schlägt die Wimper um ihr basales Ende mit der Winkelgeschwindigkeit  $\omega$ , so daß die Wimperspitze einen Kreisbogen mit der Geschwindigkeit  $l\omega = v$  beschreibt, so ist der von ihr erlittene Widerstand nur halb so groß wie  $W'$  in (41), also gleich

$$W'' = 1,34 \cdot 10^{-5} v. \quad (42)$$

Nimmt man weiter eine Schlagamplitude von 120° an, so ist der Bruchteil dieses Widerstands, der beim Schlag im Mittel in die Richtung der Wimperanheftungsmembran fällt und dem *Paramecium*-Widerstand entgegengerichtet ist, gleich

$$W = \frac{W''}{\text{arc} 120^\circ} \int_{30^\circ}^{120^\circ} -\sin \varphi d\varphi = \frac{3\sqrt{3}}{2\pi} W'' = 1,14 \cdot 10^{-5} v. \quad (43)$$

Die Anzahl der Cilien eines *Paramecium* beträgt etwa 10000<sup>1</sup>. Aus den GELEISCHEN Befunden (Abschnitt e) geht hervor, daß beim *Paramecium* der Rückschlag etwa die dreifache Zeit des Vorschlags dauert, es sind

<sup>1</sup> Am genauesten wurde die Cilienzahl von WETZEL (1925) für ein rein ellipsoides *Prorodon* von 160  $\mu$  Länge und 68  $\mu$  Breite berechnet. Es ergab sich bei einem mittleren Cilienabstand von 1,5  $\mu$  die Zahl 11 600; das normal große *Paramecium* (LUDWIG 1928) hat Körperdimensionen von 200 : 67  $\mu$ , seine Oberfläche ist also etwas größer als die von *Prorodon*, der Cilienabstand beträgt nach WETZEL in der Körpermitte  $1 - 1^1/5 \mu$ , in der vorderen und hinteren Partie etwas mehr. Die Cilienzahl dürfte daher etwas größer als 12 000 sein, was mit der Schätzung von SCHUMANN 10 000—14 000 übereinstimmt. Da die eigentlichen Peristom-

daher 2500 Cilien im Vorschlag begriffen und der mittlere Widerstand dieser Cilien ist

$$\Sigma W = 2500 W'' = 285 \cdot 10^{-4} v$$

und es ergibt sich ein Verhältnis

$$\zeta = \frac{\bar{W}}{\Sigma W} = \frac{8,8}{285} \cdot \frac{v}{v} = 0,031 \frac{v}{v}, \quad (44)$$

welches besagt, daß das *Paramecium* mit sehr leistungsfähigen Rudern versehen ist.

Der Nutzeffekt der Cilienbewegung am bewegten Objekt stellt das Verhältnis der durch die Fortbewegung des cilienlosen *Paramecium*-Körpers dargestellten Leistung (Nutzeistung) zu der in dem Moment von der Gesamtheit der Cilien verausgabten Energie (Gesamtaufwand) dar. Die Nutzeistung hängt ab von der Geschwindigkeit des *Paramecium* gegen das Wasser ( $v$ ), der Gesamtaufwand von den Geschwindigkeiten  $v_1$  und  $v_2$  der Cilien und der erste Schritt bei der Berechnung des Nutzeffekts besteht darin, zu ermitteln, welche Geschwindigkeit  $v$  einem *Paramecium* erteilt wird, wenn die Cilien beim Hin- bzw. Rückschlag die Geschwindigkeiten  $v_1$  bzw.  $v_2$  besitzen. Beim Rennboot (Abb. 20e), dessen Ruder nur peripher ins Wasser tauchen, und deren Gesamtwiderstand den des Bootes bedeutend übertrifft, liegt der im Wasser „fix“ bleibende Punkt der Ruder ganz am Ruderende (Abb. 20a), die Geschwindigkeit des Bootes gegen das Wasser ist, absolut genommen, fast gleich der der Ruderspitze gegen das Boot. Hat aber (Abb. 20b) das Boot einen den der Ruder bedeutend übertreffenden Widerstand, so liegt der fixbleibende Punkt ganz in der Nähe der Ruderbasis. In diesen beiden Fällen war vorausgesetzt, daß (Abb. 20e) nur die Ruderendfläche sich im Wasser befindet. Ungünstiger liegen die Verhältnisse bei der Wimperbewegung, wo die ganze Wimper dauernd von Wasser umgeben ist. Ist dann (Abb. 20d)  $M$  die Anheftungsmembran der Wimper (*Paramecium*-Oberfläche) und  $O$  der relativ fixbleibende Punkt, so muß nach dem Prinzip der kleinsten Wirkung in jedem Moment der Widerstand des Wimperteils  $\overline{O1}$  gleich dem des Teils  $\overline{O2}$  sein, wobei zu bedenken ist, daß am Punkte 2 von  $\overline{O2}$  sowohl der vom *Paramecium*-Körper der Vorwärtsbewegung entgegengesetzte Widerstand als auch der durch die gleichzeitig auf dem Rückschlag begriffenen Wimpern ausgeübte Rücktrieb anzugreifen zu denken ist. Sind beide klein, so wird  $O$  ungefähr in der Mitte der Wimper oder nur wenig gegen das basale Ende hin verschoben liegen und dies läßt sich auch am lebenden Objekt demonstrieren. Tötet man ein *Paramecium*

cilien an der Lokomotion nicht mitbeteiligt sind, ebenso die Cilien des Vorder- und Hinterendes hierzu nichts beitragen, erscheint der Wert 10 000 als ziemlich genauer und nicht zu hoher Schätzwert.

sterbeerscheinungen an der Oberfläche des Körpers die seit langem bekannten Tropfen hyalinen Plasmas aus, die bisweilen eine oder mehrere Wimpern mit sich reißen können (Abb. 20c). Eine einzelne Wimper schlägt dann, solange sie noch mit dem Basalkorn, ihrem vermutlichen motorischen Zentrum, versehen ist, in dem Sinne normal weiter, daß ein Rückschlag auf einen Hinschlag folgt, doch ist in vielen Fällen der Rück-

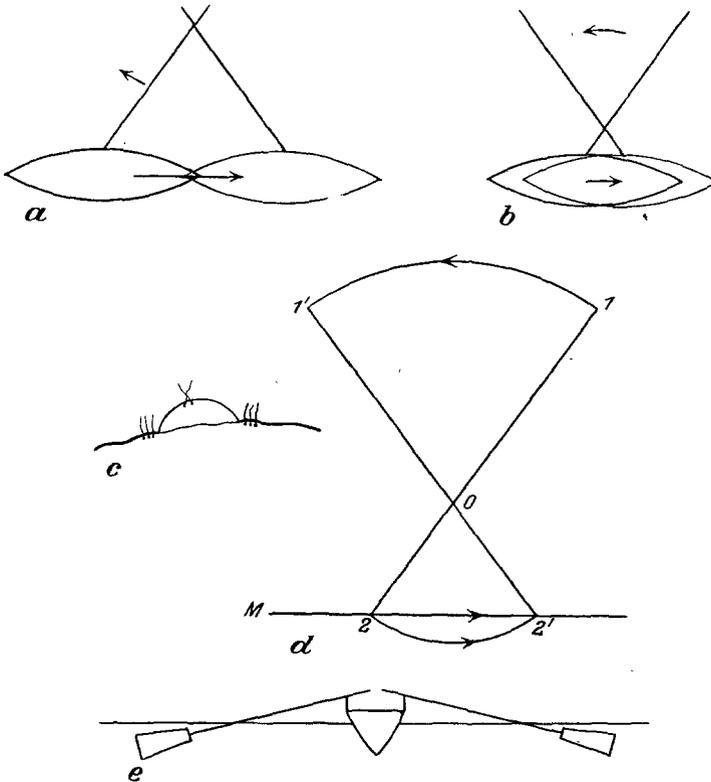


Abb. 20. a) Bewegung eines Bootes mit leistungsfähigen Rudern; b) Bewegung eines Bootes mit nichtleistungsfähigen Rudern; c) *Paramecium*, die auf dem hyalinen Plasmotropfen befindliche Cilie nimmt beim Schlag abwechselnd eine der beiden gezeichneten Stellungen an (teilweise nach ALVERDES); d) Ruderboot quer; e) Ruderschlag (Schema).

schlag nicht mehr ein „angeschmiegt“, sondern das Spiegelbild des Vorschlags. Dabei ist der Widerstand des basalen, vom Fixpunkt *O* ab gerechneten Teils gegenüber dem des distalen Teils nur um den geringen Widerstand vermehrt, den das Basalkorn bei der Bewegung im Plasma erfährt und daher liegt der Fixpunkt *O* knapp unterhalb der Hälfte der Wimperlänge zwischen dem Halbierungspunkt der Wimper und dem Beginn des unteren Drittels. Es sei erwähnt, daß bereits ALVERDES gelegentlich (1, Abb. 36) auf solche Beobachtungen hingewiesen hat. An

einem (in der Hauptsache für das Studium der Unterschiede von syn- und metachronem Schlag konstruierten) Bootmodell, das mit 6 gegenüber dem Bootswiderstand sehr leistungsfähigen, bei Bewegung in sehr viskösen Flüssigkeiten dem STOKESSchen Gesetz gehorchenden Rudern versehen ist, konnte gleiches beobachtet werden.

In Abb. 20 d soll  $\overline{12}$  eine *Paramecium*-Wimper am Beginn,  $\overline{1'2'}$  dieselbe Wimper am Ende des Hinschlags bedeuten. Weil im Laufe dieses Schlags als dessen Folge das *Paramecium* mit der Geschwindigkeit  $v$  um die Strecke  $\overline{22'}$  nach rechts rückt, ist 0 derjenige Punkt der Wimper, den wir als Fixpunkt bezeichnet hatten. Ist  $l$  die Länge der Wimper, so sei seine Entfernung von 1  $pl$  ( $p < 1$ ), seine Entfernung von 2 demnach  $(1 - p)l$ . Es handelt sich darum, die Lage des Punktes 0, d. h. den Wert  $p$  zu bestimmen.

Nach dem früher Gesagten muß gelten: Der Widerstand, den der Wimperteil  $\overline{01}$  in einem Moment des Hinschlags erleidet, muß gleich sein dem Widerstand des Wimperteils  $\overline{02}$  plus dem vom *Paramecium*-Körper der Verschiebung  $\overline{22'}$  entgegengesetzten Widerstand  $W_P$ , der im Punkte 2 angreift, plus dem durch die gleichzeitig rückschlagenden Cilien ausgeübten Rücktrieb  $R$ , der mit  $W_P$  gleichgerichtet ist und den man sich gleichfalls in 2 ansetzend denken kann. Es muß also sein:

$$W(01) = W(02) + W_P + R; \quad (45)$$

hierin ist nach (40)  $W_P = Pv$  und  $v$  ist die Geschwindigkeit, mit der sich das *Paramecium* während der Zeit  $T_1$  um die Strecke  $\overline{22'}$  (Abb. 20 d) verschiebt;  $v$  ist demnach gleich

$$v = l(1 - p)\omega_1 \frac{3\sqrt{3}}{2\pi}, \quad (46)$$

worin  $\omega_1$  die Winkelgeschwindigkeit des Hinschlags bedeutet. Beim Rückschlag (Abb. 17 b) verschiebt sich die Wimper  $\pm$  parallel zur *Paramecium*-Oberfläche; die Geschwindigkeit, mit der das Wimperende in Abb. 17 b (bei ruhendem Cilienträger) dahinglitt, war  $v = l \cotg \alpha \cdot \omega_2 = \frac{l}{2} \sqrt{3} \omega_2$ ; im Falle des bewegten Cilienträgers wird der Kreisbogen von 1 nach 2 in 17 b, den das Cilienende beschreibt, bedeutend flacher, weil, während sich dieses von 1 nach 2 bewegt, das *Paramecium* selbst weiter schwimmt. Man kann in Annäherung annehmen, daß der während der Rückschlagdauer  $T_2$  vom Cilienende zurückgelegte Weg gleich ist der geradlinigen Entfernung  $1 \rightarrow 2$  in Abb. 17 b plus 3mal der Entfernung  $\overline{22'}$  in Abb. 20 d, weil ja das *Paramecium* während der Rückschlagdauer, die das Dreifache der Vorschlagdauer beträgt, um das Dreifache von  $\overline{22'}$  weiterrückt. Dann wird die Geschwindigkeit des Cilienendes gleich

$$v' = \frac{1}{T_2} [l\sqrt{3} + 3(1 - p)l\sqrt{3}] = \frac{3\sqrt{3}}{2\pi} l\omega_2 [1 + 3(1 - p)].$$

Für den sekundlichen Rücktrieb hatte sich beim ruhenden Cilienträger nach (28) ergeben

$$\frac{Q_2}{T_2} = \frac{1}{T_2} (0,316 + 0,04) cl^2;$$

hierin kann man im Sinne obiger Annäherung *beim bewegten Cilienträger* die Normalkomponente ( $0,04 cl^2$ ) vernachlässigen und erhält aus der Proportion

$$\left(\frac{Q_2}{T_2}\right) : \left(\frac{Q_2}{T_2}\right)' = v : v'$$

den sekundlichen Rücktrieb beim bewegten Cilienträger zu

$$\left(\frac{Q_2}{T_2}\right)' = 0,316 cl^2 \frac{v'}{v} = \frac{c}{2} \cdot \frac{9}{\pi^2} 0,316 \omega_2 [1 + 3(1-p)].$$

Gleichung (45) geht dann über in

$$\begin{aligned} \frac{N}{4} \cdot \frac{c}{2} (lp)^2 \omega_1 &= \frac{N}{4} \cdot \frac{c}{2} l^2 (1-p)^2 \omega_1 + P(1-p) l \omega_1 \frac{3\sqrt{3}}{2\pi} \\ &+ \frac{3}{4} N \frac{c}{2} l \frac{9}{\pi^2} \cdot 0,316 \frac{\omega_1}{3} [1 + 3(1-p)] \end{aligned} \quad (47)$$

und daraus berechnet sich

$$\begin{aligned} p &= 0,752 \\ 1-p &= 0,248; \end{aligned}$$

der Fixpunkt liegt also etwa am Beginne des unteren Viertels der Wimper. Es ist von Interesse zu bemerken, daß bereits aus der Abschätzungsformel (39) für  $n = 3$  sich  $v < \frac{3}{11} v$ , also  $p > 0,73$  ergibt.

Die in einem Moment ausgeübte Gesamtleistung ist

$$\Sigma L = L(01) + L(02) + L_P + L(R), \quad (48)$$

wenn die Bezeichnungen analog wie in (45) gewählt sind. Die Nutzleistung ist hiervon allein  $L_P$  und daher wird

$$\eta = \frac{L_P}{L(01) + L(02) + L_P + L(R)}. \quad (49)$$

Hierin ist

$$L(R) = \frac{3}{4} N \left(\frac{A_2}{T_2}\right)'$$

und  $\left(\frac{A_2}{T_2}\right)'$  berechnet sich (weil bei  $A_2$  der Anteil der normalen Komponente fast Null ist) aus der Proportion

$$\left(\frac{A_2}{T_2}\right) : \left(\frac{A_2}{T_2}\right)' = v^2 : v'^2. \quad (50)$$

Dann geht (48) über in

$$\begin{aligned} \Sigma L &= \frac{N}{4} \cdot \frac{c}{3} (lp)^3 \omega_1^2 + \frac{N}{4} \cdot \frac{c}{3} (1-p)^3 l^3 \omega_1^2 + P \left[ (1-p) l \omega_1 \frac{3\sqrt{3}}{2\pi} \right]^2 \\ &+ \frac{3}{4} N \frac{c}{4} l^3 \frac{1}{\pi^2} 3 \omega_1^2 [1 + 3(1-p)]^2 \end{aligned}$$

und für  $\eta$  erhält man aus (49)

$$\eta = 0,15\%. \quad (51)$$

e) *Diskussion der Ergebnisse. Die Befunde von GELBI.*

Der in (51) erhaltene Wert von  $\eta$  ist außerordentlich, fast unwahrscheinlich gering. Da, wie vorausgeschickt worden war, die Berechnungsweisen, die auf ihn führten, im Gegensatz zu den früheren, nur den Charakter von Überschlagsrechnungen haben, die noch verschiedene Härten und Unzulänglichkeiten aufweisen, kann man sich nicht auf den Wert  $\eta = 0,15\%$  präzisieren, sondern darf vorsichtigerweise nur schließen, daß *der Nutzeffekt der Cilienbewegung am bewegten Cilienträger jedenfalls kleiner oder höchstens gleich 1% ist*; jedoch auch ein solcher Wert ist außerordentlich niedrig und es ist zweckmäßig, an dieser Stelle nochmals zu überlegen, ob vielleicht für die zugrunde gelegten Berechnungen Abstraktionen vorgenommen wurden, die im Laufe der Rechnung auf einen zu niedrigen Wert des Nutzeffektes hätten führen können.

Zunächst ist ein möglicher Einwand zu beseitigen, der auf die Abweichungen vom STOKESSchen Gesetz im Sinne von OSEEN Bezug hat. Wir hatten am Ende des ersten Kapitels das Ergebnis erhalten, daß bei Berücksichtigung der OSEENSchen Korrektur am STOKESSchen Gesetz sich auch bei starren Wimpern (Vorschlag fünfmal so schnell wie der Rückschlag) ein Nutzeffekt von etwas weniger als  $\frac{1}{2}\%$  ergibt und hatten dort weiter ausgeführt, daß eine so unökonomische Bewegung für die Wimperzelle kaum ausführbar sein dürfte. Man könnte darin einen Widerspruch zu dem oben erhaltenen  $\eta$ -Wert von  $0,15\%$  erblicken und vermuten, daß die nachträgliche Berücksichtigung der OSEENSchen Korrektur diesen Nutzeffektwert nicht unwesentlich erhöht. Dies trifft aber nicht zu: denn der im 1. Kapitel erhaltene  $\eta$ -Wert ist ein „innerer Nutzeffekt am ruhenden Cilienträger“ im Sinne des 4. Kapitels und daher mit den dort erhaltenen Werten  $\eta_3 = 4,7\%$  bei  $n = 3$  und  $\eta_5 = 3,5\%$  bei  $n = 5$  in Beziehung zu setzen; und diese würden auch bei Berücksichtigung der OSEENSchen Korrektur um ein geringes erhöht, doch sicher um weniger als  $\frac{1}{2}\%$ , so daß beim bewegten Cilienträger die OSEENSche Korrektur vollkommen unwesentlich wird. Bei diesem wird außerdem, wie aus dem Schema der Abb. 19 ersichtlich ist, die Differenz zwischen den absoluten Schlaggeschwindigkeiten der Wimper (gegen das Wasser) bei Vor- und Rückschlag so gering, daß die OSEENSche Korrektur vollkommen gegen 0 zusammenschrumpft.

Ein zweiter Punkt, der einen zu niedrigen Wert von  $\eta$  verursachen könnte, ist ein zu kleiner Wert für den Absolutwiderstand der *Paramecium*-Wimper (Formel 41), bei dessen Berechnung die GANSSche Stäbchengleichung zugrunde gelegt wurde; indessen kommt auch dieser Punkt nicht in Frage, denn bei Anwendung der OSEENSchen Formel für den Zylinder ergibt sich ein noch geringerer Betrag für diesen Widerstand, wie aus der Tabelle auf S. 434, Zeile 1 ersichtlich ist.

Ein drittes Moment jedoch, infolgedessen Nichtberücksichtigung die

oben berechneten Nutzeffektwerte zweifellos etwas zu niedrig ausfielen, liegt in der bereits auf S. 461 erwähnten Tatsache, daß bei der wirklichen Wimperbewegung die Schlaggeschwindigkeit vermutlich vom Beginne gegen Ende des Rückschlags zunimmt; im Falle des unbeweglichen Cilienträgers war dies kaum wesentlich, beim bewegten Cilienträger jedoch, wo der Rückschlagwiderstand bedeutend erhöht ist, kann es wesentlich werden und den Nutzeffekt nicht unbeträchtlich in die Höhe schrauben, keinesfalls aber so sehr, daß er den Wert von  $1/2\%$  überschritte.

Die Art der bei der Nutzeffektberechnung (am bewegten Cilienträger) vorgenommenen Approximationen ist von relativ sehr geringem Einfluß; man könnte durch Rechnung zeigen, daß auch  $\pm$  bei *allen* Approximationen, die überhaupt in Betracht kommen, der „fix“ bleibende Punkt der Wimper sich nur um sehr geringe Beträge von der Grenze des basalen Viertels der Wimper entfernt.

Zu bedenken ist noch eine weitere Tatsache (auf die Herr Prof. HOFFMANN-HALLE mich hinwies, wofür ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte): Die vorstehenden Berechnungen und Überlegungen bezogen sich ausnahmslos auf die *einzelne* Wimper. Beim metachronen Wimperschlag sind, wie aus den übereinstimmenden Beobachtungsbefunden (vor allem GELEI) hervorgeht, stets nur wenige (meist 2—3) *aufeinanderfolgende* Wimpern im Hinschlag begriffen, deren Abstand distalwärts ein relativ großer ist. Beim Rückschlag aber, wo etwa 4—10 Wimpern — wenn auch infolge der Metachronie nicht in der gleichen Schlagphase — sich gleichzeitig rückwärts bewegen, ist der Umstand zu bedenken, daß eine jede „folgende“ Wimper sich quasi im Schatten der vorhergehenden bewegt. Stehen nun die Wimpern relativ eng (z. B. *Paramecium* als nahe der unteren Grenze: Wimperdicke  $0,3 \mu$ , Wimperabstand  $1,2 \mu$ ), so besteht die Möglichkeit, daß die rückschlagenden Wimpern sich mit dem zwischen ihnen befindlichen Wasser „koppeln“ und das Ganze, Wimper plus Wasser, als „plastischer“ Körper sich rückwärts bewegt. In diesem Falle wäre zweifellos der Widerstand der Wimpern beim Rückschlag ein geringerer, als wenn man jede Wimper als gesondert schlagend betrachtet. Dieser Faktor wird sicherlich in manchen Fällen zu berücksichtigen sein, groß ist sein Einfluß auf den Endwert des Nutzeffektes allerdings kaum, wie unter anderem aus den unmittelbar folgenden Überlegungen bezüglich der GELEISCHEN Ansichten hervorgeht. Beschränkt man sich, wie es hier geschieht, auf die für biologische Zwecke genügende Angabe, daß der Nutzeffekt der Flimmerbewegung sehr klein, kleiner als, oder höchstens gleich  $1\%$  ist, so ist hierin in allen Fällen der etwaige Einfluß einer solchen Koppelung zwischen Wasser und Wimper beim Rückschlag miteinbegriffen.

Wesentliche Beachtung verdienen schließlich noch die Befunde von

GELEI. Diesem gelang es durch eine besondere Technik, das gesamte Wimperkleid von Infusorien so plötzlich zu fixieren, daß der Schlagzustand, den die einzelne Wimper in diesem Moment innehatte, im Präparat erhalten blieb. GELEI'S Befunde sind deshalb die einzigen, die uns über das Verhältnis von Vor- und Rückschlaggeschwindigkeit beim bewegten Objekt Aufschluß geben können. Denn wenn GELEI fand, daß in einem in der Richtung des Hinschlags gelegten Schnitt von *Urozentrum* je zwei aufeinanderfolgende Cilien im Hin-, die nächsten acht im Rückschlag begriffen sind usw., so bedeutet das, daß der Rückschlag fünfmal so langsam wie der Vorschlag vor sich geht, daß, wie GELEI sagt, „der Vorschlag fünfmal so schnell ausgeführt wird, als die Vorbereitung dazu dauert“ (GELEI 14). Und ähnliches wie für *Urozentrum* läßt sich auch an *Paramecium*-Schnitten ablesen, das Schlagzeitenverhältnis beträgt hier ungefähr 1 : 2 bis 1 : 3. — Weiter aber fand GELEI als Abweichung von allen unseren bisherigen Annahmen, daß der Rückschlag bei *Infusorien* nicht in der gleichen Ebene wie der Vorschlag erfolgt, sondern daß die Wimper hierbei seitlich abweicht, d. h. wenn in Abb. 21 durchweg *M* die *Paramecium*-Oberfläche und *E* die Ebene des Hinschlags bezeichnet, so erfolgt zwar der Vorschlag durchweg in *E* (Abb. 21a), beim Rückschlag aber biegt die Wimper, wobei sie sich gleichzeitig der Membran *M* „anschmiegt“, derart seitlich ab, daß in der Ebene *E* nur etwa die in die Abb. 21c dargestellten basalen Wimperteile liegen. Für dieses seitliche Abbiegen gibt GELEI zwei Gründe an: einmal stören die beim Rückschlag abbiegenden Cilien die hinschlagenden nicht, was sonst der Fall wäre (Abb. 21f), „andererseits bewegen sich diese Cilien in einem neutralen Medium, das für die Fortbewegung gar nicht ausgenutzt werden kann, da Wasser in dem Cilienkleid immer mitgeschleppt wird, und in der Weise ist ihre Reibung in diesem Medium kein Verlust für das Tier“. Hierzu läßt sich folgendes bemerken: Es ist zunächst fast vollkommen gleichgültig, in welcher Ebene der Rückschlag ausgeführt wird. Bewegt sich z. B. bei einem Boot das hinschlagende Ruder  $\pm$  in der Horizontalen, so kann es sich beim Rückschlag, vorausgesetzt, daß dieser im Wasser vor sich gehen soll, wiederum in der Horizontalen oder in einer vertikalen Ebene (zunächst gegen unten) zurück bewegen: die in die Fahrtrichtung des Bootes fallende Rücktriebkomponente ist in beiden Fällen die gleiche, nur die „verlorengehende“ Normalkomponente drückt im ersten Falle seitlich auf das Boot, sucht es im zweiten Falle nach oben zu heben. Ganz ähnlich liegen die Umstände bei der Cilienbewegung (Abb. 21d und e), bei der die „Normal“komponenten jetzt schief statt senkrecht zur *Paramecium*-Oberfläche stehen und eventuell (bei der Schraubenbewegung) teilweise ausgenutzt werden können. GELEI meint aber weiter, daß das *Paramecium* von einer relativ zum Tierkörper dauernd ruhenden Schicht kapillar-festgehaltenen Wassers umgeben ist (Abb. 21f), die vom Para-

*mecium* bei seiner Bewegung ständig mitgeschleppt würde. Wäre dies der Fall, würde sich also das *Paramecium* + der es umgebende kapillare Wassermantel dauernd als Ganzes bewegen, dann würde allerdings beim Rückschlag kein Rücktrieb ausgeübt — vorausgesetzt, daß der ganze Rückschlag innerhalb dieses Mantels vor sich ginge —,  $Q_2$  würde = 0, die

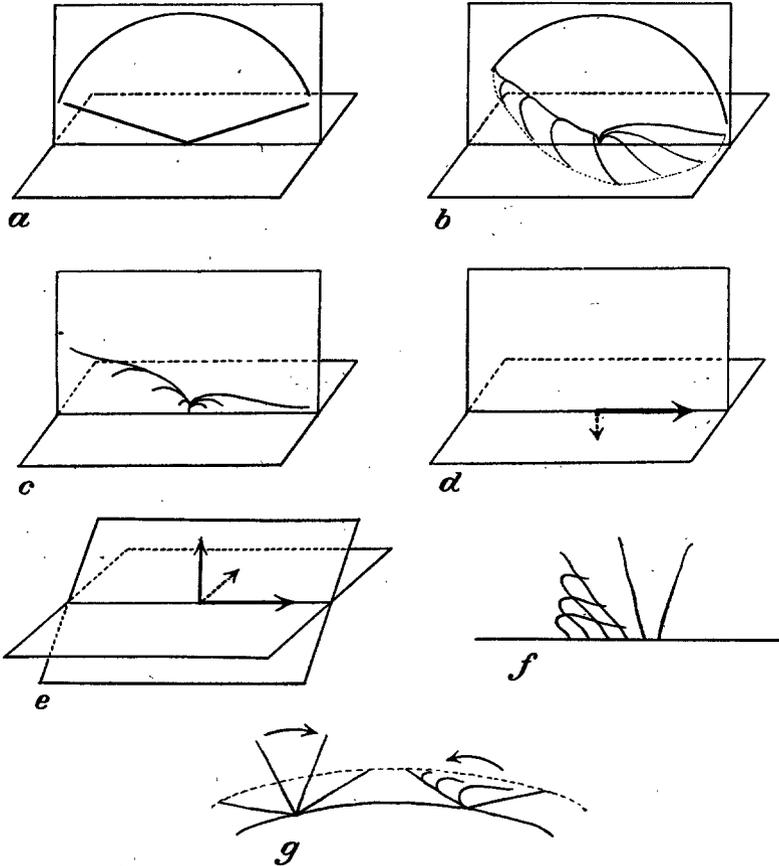


Abb. 21. a)–g) Schemata zum Wimperschlag der Ciliaten nach den Befunden von GELEI. In a)–b) bedeutet die horizontale Ebene  $M$ , die Parameciumoberfläche, die darauf senkrechte Ebene führt die Bezeichnung  $E$ .

Rückschlagarbeit wäre so groß wie die von uns für den Fall des unbeweglichen Wimperträgers berechnete: alles in allem ergäbe sich dann beim bewegten Tier ein wesentlich höherer Nutzeffekt, er betrüge 1,2%, falls man *nicht* in Betracht zieht, daß in diesem Falle beim Vorschlag nur der distale, aus dem kapillaren Wassermantel herausragende Cilienteil vortrieberzeugend wirkt, bei Berücksichtigung dieses Moments zu etwa knapp 1%.

Das Vorhandensein einer solchen kapillaren Schicht, wie GELEI sie annimmt, ist indessen rein hypothetisch; gewiß wäre sie vorhanden, wenn das Tier (z. B. an einem Faden) mit unbeweglichen parallel gerichteten Cilien durch das Wasser gezogen würde, in Wirklichkeit aber wird das zwischen den Wimpern befindliche Wasser so lebhaft durcheinandergestrudelt, daß die Existenz einer basalen ruhenden Schicht sehr in Frage gestellt ist, zumindest dürfte sie kaum so hoch sein, daß der gesamte Rückschlag sich darin vollziehen könnte. Es ist hierbei noch die Tatsache zu bedenken, daß zur Deckung seines sekundlichen Sauerstoffkonsums das *Paramecium* einem Wasserquantum *allen* Sauerstoff entziehen muß, das das 0,3- bis 8fache des *Paramecium*-Volumens beträgt, daß dieser Sauerstoffentzug an der *Paramecium*-Oberfläche vor sich geht, so daß es von diesem Gesichtspunkt aus notwendig erscheint, daß dauernd neue Wassermassen die Körperoberfläche passieren, ein Umstand, der zumindest gegen die Existenz einer dicken Zone adhärierten Wassers spricht. — So wesentlich ein Entscheid dieser Frage für die Berechnung eines genauen Nutzeffektwertes wäre, für die vorliegenden Betrachtungen tritt die Bedeutung eines solchen Entscheides zurück, wenn man sich mit der ungefähren Angabe begnügt, daß der Nutzeffekt kleiner als 1%, im Mittel vielleicht gleich  $\frac{1}{2}\%$  ist; denn sein Wert liegt beim wirklichen Wimperträger ohne Zweifel unterhalb des oben erhaltenen Maximalwertes von etwa 1%, weil ein ruhender Wassermantel von solcher Dicke, daß der *gesamte* Rückschlag darin Platz fände, sehr unwahrscheinlich ist, andererseits der Minimalwert von 0,15% etwas zu niedrig gegriffen erscheint.

In einem Punkte weisen die Befunde GELEIS eine Unstimmigkeit auf, die namentlich die Deutung der Abbildungen erschwert. Bei der normalen Vorwärtsbewegung schwimmen alle Paramäcien mit Ausnahme des seltenen *P. calkinsi* Woo. in linksgewundener Schraubenlinie (linksgewunden, wenn beim Blick in Richtung der Schraubenachse ein die Schraubenlinie durchlaufender und dabei vom Beschauer sich entfernender Punkt sich entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers zu drehen scheint). Hieraus folgt, daß jedes Oberflächenteilchen des *Paramecium* nach links vorn fortschreitet und daß somit der wirksame Schlag der Cilien von links vorne nach rechts hinten gerichtet sein muß. Die Wellenkämme und Wellentäler (= die durch die einander benachbarten synchronschlagenden Cilien gebildeten Reihen) müssen daher, wie auch GELEI angibt, senkrecht zur Schlagrichtung verlaufen, d. h. in diesem Falle, gleichgültig von welcher Seite man das Tier betrachtet, von links unten nach rechts oben. GELEI gibt aber genau entgegengesetztes an (Verlauf von rechts oben nach links unten, 13, S. 207), gleiches geht aus seinen Abbildungen (13, Abb. 1; 14, Abb. 4, 5, 6, 7 usw.) hervor, während eine Übersichtsphotographie (Abb. 3 in 14) unter 29 Tieren 5 mit einem Verlauf re—li und 5 mit li—re erkennen läßt (der Rest der Tiere ist verschwommen reproduziert). Da es sehr unwahrscheinlich ist, daß das GELEI zur Verfügung stehende *Paramecium*-Material dauernd aus einer Rasse *invers* (= in rechtsgewundener Schraubenlinie) sich drehender Tiere bestand, wie ich solche einmal an Colpidien beobachten konnte (Verh. dtsh. zool. Ges. 1929), bleibt nur die Annahme übrig, das die von GELEI fixierten Tiere im Moment der Erstarrung sich im

Zustande einer heftigen Fluchtreaktion befanden, wie eine solche ja bei jeder starken Alteration der Zelle zu erwarten ist: dann schwimmen sie in *rechtsgewundener Spirale rückwärts*, die Wellenkämme müssen von links nach oben rechts unten verlaufen, der Schlag der Cilien aber ist von links hinten nach rechts vorne gerichtet und nicht, wie GELEIS angibt, von rechts vorne nach links hinten. Es müssen dann alle Pfeile in GELEIS Abbildungen umgekehrt werden (z. B. in 13), auch die Deutung der Totalbilder wird eine andere (wozu noch kommt, daß nach brieflicher Mitteilung GELEIS in den Abb. 4, 7 und 8 von 14 die Bezeichnungen links und rechts zu vertauschen sind). Das Wesentliche an GELEIS Befunden: das Verhältnis der Vor- zur Rückschlagdauer, das Anschmiegen und das seitliche Abbiegen der Wimpern beim Rückschlag bleiben durch all dieses unangetastet, unsicher aber bleibt bis zur Klärung des obigen Dilemmas die Deutung der Abbildungen, die Form der Wimpern beim Rückschlag im speziellen, die Seite, nach der sie ausbiegen u. a.; möglich wäre schließlich noch, daß bei der Fluchtreaktion der Cilien Schlag ein anderer ist als bei der normalen Bewegung.

Im Falle des ruhenden Cilienträgers war oben errechnet worden, daß ein maximaler Nutzeffekt sich dann ergibt, wenn die Leistungsaufwände für Vor- und Rückschlag einander gleich werden und es wurde das Resultat erhalten, daß im optimalen Falle die Rückschlagdauer das 0,85fache derjenigen des Vorschlags beträgt. Beim bewegten Cilienträger verschieben sich diese Verhältnisse jedoch beträchtlich, weil jetzt (Abb. 19) die Rückschlagarbeit bedeutend erhöht, die des Vorschlags vermindert ist, jetzt ist ein Zeitenverhältnis zu erwarten, bei dem die Rückschlagdauer ein Vielfaches der Vorschlagdauer beträgt. Für den Fall des *Paramecium* berechnet sich das Verhältnis  $T_1 : T_2$  zu 1 : 2—3, in Übereinstimmung mit der Erfahrung. Es mag dahingestellt bleiben, ob diese Übereinstimmung Zufall ist. Wenn wie bei *Urozentrum* und vielleicht in anderen Fällen das Verhältnis 1 : 5 beträgt, so könnte immerhin noch zu vermuten sein, daß der Rückschlag der Wimper als der kompliziertere Vorgang ein Vielfaches der für den Vorschlag nötigen Zeit brauchen muß. *Jedenfalls verdient die Tatsache, daß beim Paramecium das Verhältnis zwischen Vor- und Rückschlagdauer das optimale ist, Beachtung.*

f) *Rückschlüsse auf die innere Mechanik der Wimper. Die Theorien der Cilienbewegung.*

Die „innere“ Mechanik der Cilienbewegung umfaßt nach METZNER diejenigen intraplasmatischen Vorgänge, die die Ursache davon sind, daß eine Cilie sich überhaupt bewegt. Wiewohl dieser Teil in der Mechanik des Cilienapparats zweifellos der schwieriger zu analysierende ist, weil für eine Erklärung auf direktem Wege weder der experimentelle Eingriff noch Berechnungen eine Handhabe bieten können, wurde ihm doch in der bisherigen Literatur weit mehr Beachtung geschenkt als der äußeren Mechanik. Alle Ansichten, die als „Theorien der Cilienbewegung“ von den verschiedensten Autoren aufgestellt, zitiert oder verworfen wurden, betrafen allein die innere Mechanik. Von allen diesen Theorien ver-

dienen nur drei eine ernstliche Würdigung, die „hydraulische“ Theorie SCHÄFERS (1891), die Ansicht HEIDENHAINS (1907) und die Hypothese GRAYS (1928).

SCHÄFERS Theorie als die älteste ist zugleich die primitivste, wiewohl sie vielleicht (siehe weiter unten) von allen der Wahrheit am nächsten kommen dürfte. In etwas drastischer Darstellung lautet sie so: Die Cilien sind hohle, von einer elastischen Membran umschlossene Ausstülpungen des Zellkörpers; durch rhythmisches Ein- und Auspumpen flüssigen Hyaloplasmas in diese hohlen Fortsätze wird die Cilienbewegung verursacht, etwa so, wie ein in der Ruhelage gekrümmter Gummischlauch nach Einpressen von Wasser sich streckt und sich wieder zusammenkrümmt, wenn man das Wasser austreten läßt. Es ist hierbei selbstverständliche Begleiterscheinung, daß, nachdem das Hyaloplasma in den Cilienschlauch eingepumpt wurde, der Flüssigkeitsdruck in dessen Inneren größer ist als im Ruhezustand; und es ist weiter zu verstehen, daß, je nachdem welche elastischen Eigenschaften man im einzelnen der Cilienwand zuschreibt, man ebensoviel verschiedene Bewegungsmodi erwarten kann. SCHÄFER sieht im besonderen auch den Zustand zugunsten seiner Theorie an, daß man keinerlei wesentliche Struktur im Inneren der Cilie entdecken konnte. Die wesentlichen Punkte der SCHÄFERSchen Theorie sind (nach GRAY): 1. „Daß die Elastizität der Cilie eine wesentliche Rolle spielt.“ 2. „Daß der wirksame *und* der Rückschlag aktive Prozesse sind.“ Wesentlich ist ferner die Grundidee der ganzen Theorie, daß die Cilien *passiv*, vom Zellkörper her bewegt werden, also nicht *eigenbeweglich* sind. Kaum vereinbar mit SCHÄFERS Theorie ist allerdings die Tatsache, daß die Cilien ihren Schlag umkehren bzw. nach verschiedenen Richtungen schlagen können.

Die Theorie SCHÄFERS wurde bald von allen maßgebenden Autoren (zunächst von PÜTTER), hauptsächlich wohl wegen der Primitivität ihres Vorstellungsinhalts, abgelehnt und alle folgenden Ansichten (Einzelheiten vgl. GRAY) gehen mehr oder weniger auf die Ansicht HEIDENHAINS zurück, demzufolge die Cilien im Gegensatz zu SCHÄFER *eigenbewegliche* Organelle darstellen: d. h. die Cilie besitzt, entweder innerhalb der sie umkleidenden Membran oder in der Außenfläche des sie durchsetzenden Achsenfadens, kontraktile Stellen oder Stellen besonders *hoher* Kontraktionsfähigkeit; durch spontane Kontraktion und Wiedererschaffung dieser Stellen kommt die Eigenbewegung der Cilie zustande. Obwohl diese Theorie in allen ihren zahlreichen Modifikationen und Interpretationen viel unklarer blieb als SCHÄFERS Hypothese, wurde sie doch, ohne irgendwie durch Tatsachen wesentlich gestützt sein zu können, allgemein akzeptiert.

Eine letzte Theorie wurde von GRAY 1928 in seinem Buche „Ciliary Movement“ aufgestellt. GRAY geht von der einfachen Tatsache aus, daß

sich ein gerader Streifen Papiers, wenn man ihn einseitig befeuchtet, so zusammenkrümmt, daß die feuchte Seite außen liegt. Für die Wimperbewegung nimmt GRAY Analoges an: In der Ruhelage ist das Wasser gleichmäßig in ihr verteilt; wandert es plötzlich dadurch, daß eine Seite die Majorität der Wassermoleküle anzieht, auf diese Seite, so kommt eine Bewegung der Cilie zustande, wobei diese wasserreichere Seite außen liegt. Ist die Ruhelage der Wimper die Anfangslage des wirksamen Schlags, so wäre der Rückschlag die Phase der ungleichen Wasserverteilung, während des Hinschlags verteilt sich das Wasser wieder gleichmäßig über die ganze Cilie. Ist die Ruhelage das Ende des wirksamen Schlags, so ist das Umgekehrte der Fall. Für die Ursache einer solch asymmetrischen Wasserverteilung deutet GRAY vag eine kolloidchemische Möglichkeit an.

*Alle diese Theorien nehmen meines Erachtens keinen Bezug auf die spezielle Schlagform der Cilie; insbesondere nicht darauf, daß die Cilie beim Hinschlag anders geformt ist als beim Rückschlag.* Beschränkt man sich auf die Bewegung der Wimpern bzw. überhaupt auf jede Art rudender Bewegung, so steht meines Erachtens *die Ähnlichkeit der tatsächlichen Rückschlagsform (Abb. 3) mit der von uns theoretisch konstruierten (Abb. 17 c, d) außer allem Zweifel.* Berücksichtigt man ferner noch, daß der theoretische auch der vom energetischen Standpunkt zweckmäßigste ist und, wie mir scheint, auch von Seiten der Wimper „leicht“ ausgeführt werden kann, so gewinnt die Vermutung viel an Wahrscheinlichkeit, daß der tatsächliche Schlag nach dem gleichen Mechanismus wie der oben betrachtete theoretische zustande kommen muß.

Zwei Fragen sind bei einer Erklärung des Wimperschlags auseinanderzuhalten: 1. Wodurch kommt beim Rückschlag im Gegensatz zum Hinschlag die angeschmiegte Form zustande? 2. Wodurch kommt der Hin- und Herschlag (ohne Rücksicht auf die Form der Wimper) zustande? — Zur ersten Frage ist die Tatsache vorzuschicken, daß bei einem von einer schwer dehnbaren Membran umschlossenen Gel infolge weiterer Quellung (Wasseraufnahme) eine Volumzunahme eintreten kann, die sich als Druck auf die es umschließende Membran äußert. Im Zustand erhöhter Quellung ist der „Turgor“ der Cilie hoch, nach Entquellung ist der Turgor verringert, die Cilie wird schlapp und soweit biegsam, als es die Elastizität der Membran und der noch vorhandene Turgor des Innengels gestatten. *Die Form des angeschmiegteten Rückschlags führt zu der Forderung, daß (Abb. 22 a) während des Hinschlags bis kurz vor seinem Ende der Turgor der Cilie hoch ist, daß er kurz vor dem Ende plötzlich ziemlich rasch zu einem Minimum absinkt und daß dann allmählich, von der Basis her, die Cilie ihren früheren Turgor wiederum erreicht.* Kolloidchemisch steht innerhalb sehr kleiner Volumina, wie es die Cilien sind, einer relativ *schnellen* Turgoränderung nichts im Wege. — Die Beant-

wortung der zweiten Frage nähert sich in gewissem Sinne der Hypothese GRAYS, nur folgt meines Erachtens aus den Befunden über den angeschmiegtten Rückschlag mit ziemlicher Sicherheit, daß die Ursache für die Bewegung der Cilien allein an deren Basis sitzt: Sei (Abb. 22 a) 1 die

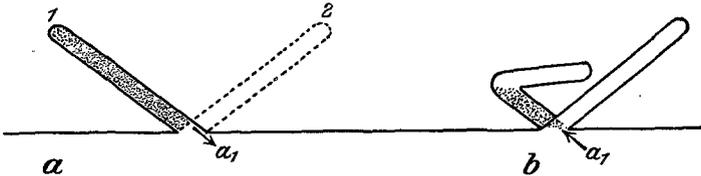


Abb. 22.

Stellung der Cilie am Beginn des Hinschlags und tritt in  $a_1$  Wasser durch Entquellung aus, so bewegt sich die Cilie nach 2; erlangt die Stelle  $a_1$  wiederum ihren normalen Turgordruck, so würde die Cilie wiederum in ihre Ausgangsstellung 1 zurückkehren; da sie aber inzwischen (zumindest in der basalen Hälfte) schlapp geworden ist, so wird nur das basale Ende zurückgebogen, bleibt in dieser Stellung und das freie Ende wird durch die allmähliche Zunahme des Turgordrucks von der Basis her nach dem Schema der Abb. 17c, d und 16e allmählich „nachgezogen“. Abb. 23

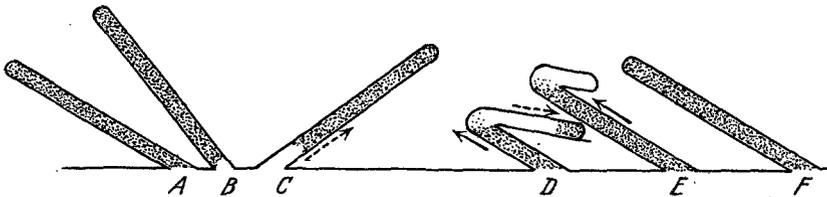


Abb. 23. Schema des inneren Mechanismus der Wimperbewegung. Die punktierten Pfeile geben die Richtung fortschreitender Entquellung, die ausgezogenen die fortschreitender Quellung an.

illustriert das Gesamte an einem Schema (die punktierten Teile bedeuten die Stelle hohen Turgordrucks):

A. Cilie vor Beginn des Hinschlags. Gleichmäßig hoher Turgordruck.

B. Einseitige Entquellung am basalen Ende. Die Cilie bewegt sich nach rechts. Hinschlag.

C. Ende des Hinschlags. Die Entquellung schreitet von der Basis her gegen die Spitze der Wimper fort (Wimper wird von der Basis her schlapp).

D. Durch Quellung der Cilienbasis wird diese in die Ausgangslage zurückgedreht.

E. und F. Die Wimper wird dadurch, daß der Turgordruck, von der Basis gegen die Spitze zu, allmählich zunimmt, in die Ausgangslage „zurückgezogen“, was die charakteristischen Stadien des angeschmiegtten Rückschlags erzeugt.

Das schwierigste Moment in der Erklärung der inneren Wimpermechanik ist wohl die Tatsache, daß die Wimper nach einer bestimmten Seite hin schlägt. Die vorstehende Interpretation nimmt als dessen Ursache einseitige Entquellung der Cilienbasis an. Man muß hierzu, was GRAY in durchaus ungenügender Weise tut, in Betracht ziehen, daß die Cilien, namentlich die der Ciliaten, nach den verschiedensten Seiten hin schlagen können (ALVERDES und LUDWIG): z. B. im Falle des *Paramecium* nach rechts-hinten bei der normalen Bewegung; nach links-hinten bei der Bewegung in sehr viskösen Medien (rechtsgewundene Schraubenbahn); nach rechts-vorn bei der Fluchtreaktion; nach links-vorn bei konjugierenden Paaren nach ALVERDES und im einzelnen je nach Bewegungsgeschwindigkeit variierend zwischen rein tangentialem (links-rechts) und rein longitudinalem Schlag (vorn-hinten). Bei der vorstehenden Interpretation, die eine Bewegung der Cilien *von der Basis* her zugrundelegt, bereitet diese Möglichkeit des Schlagwechsels geringe Schwierigkeiten; sie führt allein zu der Forderung, daß die basale Stelle  $a_1$ , an der einseitig der Turgor der Cilie abnimmt, wechselt. Die außerordentlich komplizierten und bisher nur ungenügend bekannten (vermutlich nervösen) Fibrillensysteme, die die Cilienbasis umspinnen, und viele andere Differenzierungen der Pellicula, dürften wohl im einzelnen die Schlagrichtung der Cilie bestimmen. — Die Abweichung des angeschmiegteten Rückschlags im Sinne von GELEI bedeutet zwar eine geringe Komplikation aller Vorgänge, berührt das Wesen des hier skizzierten Schlagmechanismus jedoch meines Erachtens kaum.

Weil in dieser Darstellung die Wimper als nicht eigenbewegliches Gebilde (im Sinne von HEIDENHAIN) erscheint, sondern als von der Basis her durch fortschreitende Quellung oder Entquellung bewegt zu betrachten ist, gewinnt *diese* Hypothese mit der von SCHÄFER eine gewisse, wenn auch vielleicht nur äußerliche Ähnlichkeit.

##### 5. Kurze Rekapitulation des bisherigen Inhalts ohne Verwendung mathematischer Hilfsmittel.

Da heutigentags die Mathematik noch kaum zum allgemeinen Rüstzeug des Zoologen gerechnet werden kann, erscheint es angebracht, die Ausführungen der vorhergehenden Kapitel unter Vermeidung jeder Art von Berechnung in Kürze nochmals darzulegen. Es lassen sich zwar auf solche Weise alle bisherigen Gedankengänge anschaulich zur Darstellung bringen, Zahlenwerte aber, die gerade im vorliegenden Falle ein wesentliches Moment der Ergebnisse bedeuten, können ohne Berechnung nicht gewonnen werden, sie muß man aus den vorangehenden Kapiteln in dieses herübernehmen.

a) *Widerstandsgesetze*. Man hat experimentell festgestellt, daß der Widerstand eines in einer Flüssigkeit bewegten Körpers entweder genau

oder nahezu proportional zur ersten Potenz (STOKESSches Gesetz) oder zur zweiten Potenz (NEWTONSches Gesetz) der Geschwindigkeit ist, je nachdem ob der Ausdruck

$$\Re = a v \nu^{-1}$$

(die sogenannte REYNOLDSSche Zahl) klein gegen 1 oder wesentlich größer als 1 ist (in der Formel bedeuten  $a$  eine geeignet gewählte Linear- ausdehnung des Körpers,  $v$  seine Relativgeschwindigkeit gegen die Flüssigkeit,  $\nu$  deren kinematischen Reibungskoeffizienten). In der Umgebung von  $\Re = 1$  findet ein allmählicher Übergang zwischen beiden Gesetzen statt. Da  $\nu$  für Wasser von mittlerer Temperatur ungefähr den Wert 0,01 hat, kommt das STOKESSche Gesetz nur für Bewegungen sehr kleiner Objekte, für sehr langsame Bewegungen oder für Bewegungen in sehr zähen Flüssigkeiten in Frage. Das STOKESSche Gesetz bedeutet das absolute Verschwinden aller Trägheitseffekte zugunsten der Reibungseffekte in dem System Körper/Flüssigkeit. Da indes bei allen Bewegungen eines Körpers in einer Flüssigkeit, wenn auch zuweilen nur sehr kleine, Trägheitseffekte zu erwarten sind, hat OSEEN das STOKESSche Gesetz in einer Weise modifiziert, die einen winzigen Schritt des Übergangs zum quadratischen Widerstandsgesetz bedeutet (OSEENSches Gesetz). — Es läßt sich zeigen, daß auch für die schnellsten Wimperbewegungen  $\Re$  weit unter 1 bleibt, so daß das STOKESSche Gesetz mit oder ohne OSEENSche Modifikation zutreffen muß. Gewisse Befunde sprechen dafür, daß das *reine* Gesetz von STOKES das für die Bewegung der Wimpern adäquatere zu sein scheint.

b) *Starre Wimpern.* Beim Schlag einer geraden starren Wimper nach rückwärts wird in jedem Moment auf den Körper, an dem sie befestigt ist („Cilienträger“), eine vorwärtstreibende Kraft, ein „Vortrieb“ ausgeübt ( $W_1$ ); ist die Vorschlagdauer  $T_1$ , so ist (bei Außerachtlassung von Nebenumständen) der durch den Vorschlag auf den Cilienträger ausgeübte Gesamtimpuls  $W_1 T_1$ ; entsprechend wird durch den Rückschlag ein entgegengesetzter Impuls  $W_2 T_2$  erzeugt und da  $W_1$  und  $W_2$  direkt,  $T_1$  und  $T_2$  aber umgekehrt proportional zur Schlaggeschwindigkeit sind, muß  $W_1 T_1 = W_2 T_2$  sein, der Vorschlagimpuls ist gleich dem Rückschlagimpuls, und das Resultat ist, daß bei der Bewegung starrer Cilien keine Nutzleistung erzielt werden kann, auch wenn die Geschwindigkeit des Vorschlags beliebig größer als die des Rückschlags ist, — sofern das *reine* STOKESSche Gesetz Geltung hat. Spricht man dem nach OSEEN modifizierten Gesetz Gültigkeit zu, so ist allerdings der Vorschlagimpuls um einen Bruchteil größer als der des Rückschlags, doch ist dieser Betrag so winzig, daß allein durch den Rückschlag mehr als 99 $\frac{1}{2}$ % der durch den Vorschlag erzielten Nutzleistung wieder zunichte gemacht würde, so daß sich letzten Endes ein so geringer Nutzeffekt (vermutlich weniger als 0,1%) ergäbe, daß bei einer nur auf diesem Prinzip basierenden Wimper-

bewegung infolge des der Zelle zur Verfügung stehenden beschränkten Energiequantums keine wesentlichen Leistungen hervorgebracht werden könnten. Eine weitere (in gleich geringem Maße durch die OSEENSche Korrektur beeinflusste) Folge des STOKESSchen Gesetzes ist es, daß im Gegensatz zum quadratischen Widerstandsgesetz auch beim Hin- und Herschlag eines beliebig aber konstant geformten Ruders Vor- und Rücktrieb einander gleich sind.

c) *Angeschmiegener Rückschlag.* Eine leistungsfähige Wimperbewegung nach dem Ruderprinzip ist nach alledem nur möglich, wenn die Wimper während des Rückschlags eine andere Form als beim Vorschlag besitzt, d. h. wenn sie formveränderlich ist. In der Tat haben alle neueren Beobachtungen dieses bestätigt: während die Wimper beim Hinschlag vollkommen ausgestreckt ist, schmiegt sie sich beim Rückschlag ihrer Anheftungsmembran in einer für alle Wimpern einheitlichen und charakteristischen Weise an (Abb. 3). Auf das Vorhandensein dieses angeschmiegenen Rückschlags wurde indessen bisher (eine Bemerkung GRAYS ausgenommen) kein Gewicht gelegt.

d) *Mechanik formveränderlicher Wimpern.* Solange der Rückschlag der Wimper nicht wie beim Ruderboot außerhalb, sondern im Wasser sich vollziehen muß, erzielt er einen Rücktrieb, der dem durch den Vorschlag bewirkten Vortrieb entgegenwirkt und für den Wimperträger einen Kraftverlust bedeutet. Zweck des angeschmiegenen Rückschlags ist daher, einen möglichst kleinen Rücktrieb zu erzeugen. Da sich bei ihm die Wimper nicht senkrecht, sondern schief und unter veränderlichem Winkel durch das Wasser bewegt, ist für die Berechnung des Rücktriebs Voraussetzung, zu wissen, welchen Widerstand eine Wimper bei Bewegung in einer Flüssigkeit in einer Richtung, die schief zu ihrer Längsachse ist, erfährt. Dieser Widerstand wurde berechnet und die Ergebnisse durch Modellversuche zu bestätigen versucht. Ein Modell der Bewegung eines Systems Körper/Flüssigkeit in verändertem Maßstabe bietet nur dann die Garantie, daß die gleichen Widerstandsgesetze gelten, wenn die REYNOLDSSchen Zahlen (siehe oben) von Original- und Modellbewegung die gleichen sind. Da das Modell einer Cilienbewegung etwa in 10000fachem Maßstabe angefertigt werden muß, ist, um gleiche REYNOLDSSche Zahlen zu erhalten, die Verwendung einer sehr viskösen Flüssigkeit als Medium notwendig (was sich umgekehrt auch so deuten läßt, daß für Objekte von den Dimensionen einer einzelnen Zelle Wasser ein sehr zähklebriges Medium bedeutet). Eine solche Flüssigkeit wurde in einem käuflichen Sirup gefunden, dessen Viskosität etwa  $1-1\frac{1}{2}$  Millionen mal größer als die des Wassers ist. Der Mechanismus des Apparats bestand darin, daß das „Rudermodell“, ein der Cilie geometrisch ähnliches Drahtstück oder ein schmaler Blechstreif, in dieser Flüssigkeit durch Zugkräfte hin- und herbewegt wurde; gemessen wurden die Zeiten, die bei verschie-

denen Zugkräften ein bestimmtes Ruder zur Durchschwingung eines bestimmten Winkels brauchte. Die Eigenfehler des Apparats erwiesen sich also als außerordentlich gering, das STOKESSsche Gesetz galt bis auf weniger als 1% genau. In gleicher Weise lieferten Versuche mit verschiedenen langen Rudern, mit solchen, die parallel und senkrecht zu ihrer Längsrichtung durch die Flüssigkeit bewegt wurden und schließlich auch Versuche mit verbogenen, schiefe durch die Flüssigkeit sich bewegend Rudern Ergebnisse, die bis auf im Mittel 3% mit den, berechneten übereinstimmen. Als wesentliches Resultat ergab sich, teilweise als Bestätigung einer Vermutung PRANDTLs, daß die Wimper beim „angeschmiegenen“ Rückschlag deshalb einen Rücktrieb erzeugt, der kleiner als der durch den Vorschlag bewirkte Vortrieb ist, weil sie 1. im Mittel weniger weit von ihrer Anheftungsmembran absteht und weil 2. der Widerstand der zylinderförmigen Cilie geringer ist, wenn sie sich parallel als wenn sie sich senkrecht zu ihrer Längsachse durchs Wasser bewegt. Doch ist dieser letztere Unterschied relativ gering, es beträgt in Übereinstimmung mit der Erwartung der Widerstand bei Parallelverschiebung etwa  $\frac{2}{3}$  dessen, der sich bei Senkrechtverschiebung ergibt.

e) Der „*innere Wirkungsgrad (Nutzeffekt)*“ der Cilienbewegung. Auf Grund dieser letzten Resultate ist derjenige Vorschlag am zweckmäßigsten, bei dem die Wimper sich ausgestreckt, in ganzer Länge durchs Wasser bewegt, und derjenige Rückschlag am zweckmäßigsten, bei dem die Wimper einerseits sich möglichst wenig von ihrer Anheftungsmembran entfernt und bei dem zweitens ein möglichst großer Teil der Wimper sich möglichst parallel zu ihrer Längsachse durchs Wasser bewegt. Dieser so geforderte *optimale (Vor- und) Rückschlag führt unter Berücksichtigung der nicht unbegrenzten Verbiegbarkeit der Wimper zu einer in den Abb. 17 c, d wiedergegebenen Schlagform, die in allen charakteristischen Eigenschaften mit der tatsächlich beobachteten übereinstimmt.* Für einen solchen Schlag läßt sich mit ziemlicher Genauigkeit der durch den Vorschlag ausgeübte Gesamtimpuls  $Q_1$ , der durch den Rückschlag ausgeübte Gesamtimpuls  $Q_2$  sowie die für Vor- und Rückschlag benötigten Leistungsaufwände  $A_1$  und  $A_2$  berechnen. Da die einzelnen Wimperschläge mit großer Schnelligkeit aufeinanderfolgen, vor allem aber deshalb, weil beim fast stets metachronen Schlag der Cilien alle Phasen des Vor- und Rückschlags gleichzeitig mehrmals und gleich oft vertreten sind, kommt durch die Wimperbewegung ein dauernder konstanter *mittlerer Vortrieb* zustande, der gleich ist der durch die Gesamtschlagdauer dividierten Differenz zwischen Vor- und Rückschlagimpuls. In gleicher Weise ist zur Aufrechterhaltung der Wimperbewegung in jedem Moment ein Leistungsaufwand  $L$  erforderlich, der gleich ist der durch die Gesamtschlagdauer dividierten Summe der Arbeitsaufwände für Vor- und Rückschlag. Denkt man sich an Stelle der tatsächlichen eine (nur

im Gedankenexperiment mögliche) „ideale“ *Wimperbewegung*, die so beschaffen ist, daß die Wimper sogleich nach Vollendung eines Hinschlags ohne zwischengeschalteten Rückschlag einen neuen Hinschlag beginnt, und wählt man die Geschwindigkeit des Vorschlags dieser idealen Wimperbewegung so, daß der durch ihn bewirkte Vortrieb  $W^*$  gleich dem mittleren Vortrieb  $W$  der tatsächlichen Wimperbewegung ist, so wäre zur Aufrechterhaltung einer solchen idealen Wimperbewegung ein Leistungsaufwand  $L^*$  erforderlich, der zweifellos bedeutend kleiner als der tatsächliche Leistungsaufwand  $L$  ist. Das Verhältnis zwischen beiden Größen,  $\eta = L^* : L < 1$ , wird als „innerer“ Nutzeffekt der Cilienbewegung bezeichnet; er ist das Verhältnis des Mindestleistungsaufwands (wie er sich nur bei einer theoretisch möglichen Bewegung ergäbe) zum wirklichen Aufwand, wenn in beiden Fällen die gleiche Nutzleistung (der gleiche Vortrieb) erzielt werden soll. Die Größe dieses Nutzeffektes ergibt sich für einen in einer ruhenden Flüssigkeit unbeweglich festgehaltenen Cilienträger zu 6,9% dann, wenn der Rückschlag um ein geringes schneller als der Vorschlag erfolgt (Maximalwert von  $\eta$ ); dauert der Rückschlag die drei- bzw. fünffache Zeit des Vorschlags, so sinkt der Nutzeffekt auf 4,7 bzw. 3,5%. Diese Nutzeffektwerte mögen vielleicht niedrig erscheinen, sie sind es aber nicht, wenn man vergleicht, daß der Nutzeffekt derselbe ist wie bei einer Bewegung, bei der die Wimper beim Rückschlage sich auf (eine Kleinigkeit mehr als) die Hälfte ihrer Länge verkürzt. Drei Faktoren sind die Ursache dieses relativ geringen Nutzeffektes: einmal hebt der durch den Rückschlag bewirkte Rücktrieb einen großen Teil des Vortriebs auf, zweitens ist auch für den mit negativen Erfolg verbundenen Rückschlag Energieaufwand nötig und drittens verursachen Vorschläge, die den gleichen Vortrieb erzeugen, um so höheren Energieaufwand, je längere Pausen zwischen zwei Vorschläge eingeschaltet sind, weshalb der Nutzeffekt um so niedriger ist, je länger diese — hier durch den Rückschlag ausgefüllten — Pausen sind.

Betrachtet man die gleichen Verhältnisse am bewegten Cilienträger (schwimmendes Infusor), so hat eine weitere Senkung des Nutzeffektes statt. Denn hier ist maßgebend für den Vor- bzw. Rücktrieb die Absolutgeschwindigkeit der Wimper gegen das Wasser. Es ist also, weil der Rückschlag „gegen das Wasser“ vor sich geht (d. h. weil die Absolutgeschwindigkeit der Wimper beim Rückschlag gleich ihrer Relativgeschwindigkeit gegen den Wimperträger plus dessen Fahrtgeschwindigkeit ist), der Rücktrieb und zugleich der für den Rückschlag erforderliche Energieaufwand erhöht. Weiter aber kommt ein dritter bisher unbeachteter Punkt in Frage, bezüglich dessen die rudende Wimperbewegung gegenüber der Ruderbewegung an einem Boot im Nachteil ist. Waren es zunächst die beiden Tatsachen, daß einmal hier der Rückschlag *im* Wasser vor sich gehen muß, daß zweitens der Rückschlag infolge des hier herr-

schenden STOKESSchen Gesetzes einen bedeutend wesentlicheren Teil des Vortriebs zerstört als wenn das quadratische Gesetz gälte, so kommt hinzu, daß im Gegensatz zur gewöhnlichen Ruderbewegung hier nicht nur die Endschaufeln des Ruders, sondern das ganze Ruder sich im Wasser befindet. Beim leistungsfähigen Rennboot liegt  $\pm$  die Ruderspitze still im Wasser, eine Bewegung des Ruders *im* Wasser von wesentlichem Ausmaße kommt überhaupt nicht zustande; beim schwimmenden Infusor aber werden, während der cilienlose gedachte Körper sich nach vorne bewegt, zugleich auch alle Ruder im Wasser bewegt. Beide Umstände bedingen es, daß jetzt das Optimum des Nutzeffektes bei einem Schlagverhältnis liegt, bei dem der Rückschlag ungefähr die zwei- bis dreifache Zeit des Vorschlags dauert, ein Verhältnis, das beim *Paramecium* z. B. tatsächlich vorhanden ist. Der so erhaltene Nutzeffekt („Nutzeffekt am bewegten Cilienträger“) ist sehr gering; der rechnerisch erhaltene Wert von 0,15% kann aus gewissen (oben angeführten) Gründen etwas zu niedrig sein, zweifellos aber beträgt der Nutzeffekt weniger als 1, im Mittel vielleicht  $\frac{1}{2}\%$ . Selbst für den von GELEI angenommenen unwahrscheinlichen Fall, daß an der Cilienbasis eine so dicke Schicht kapillar adhärerten, relativ zur Zelle dauernd ruhenden Wassers vorhanden wäre, daß der Rückschlag sich vollkommen innerhalb dieser Schicht vollziehen könnte, würde der Nutzeffekt 1% nicht überschreiten. — Für das Flimmerepithel, d. h. für den unbeweglichen, einen Wasserstrom erzeugenden Cilienträger, ist ein höherer Nutzeffekt zu vermuten, der jedoch eine Größe von 2—3% nicht überschreitet.

f) *Theorie der Cilienbewegung.* Alle bisherigen Theorien der Flimmerbewegung sind allgemeine Theorien, die nur die Möglichkeit einer Wimperbewegung überhaupt erklären wollen, nicht aber deren spezielle Form berücksichtigen, die also z. B. der Tatsache, daß die Form des Hin- von der des Rückschlags verschieden ist, nicht gerecht werden. Die Ähnlichkeit des tatsächlichen Wimperschlags mit dem als theoretisch optimal konstruierten (Abb. 17c, d) gibt Anlaß zu einer Hypothese, wie in möglichst einfacher Weise die tatsächliche Wimperbewegung erklärbar wäre. Diese Hypothese ist in Abschnitt f des vorangehenden Kapitels dargelegt.

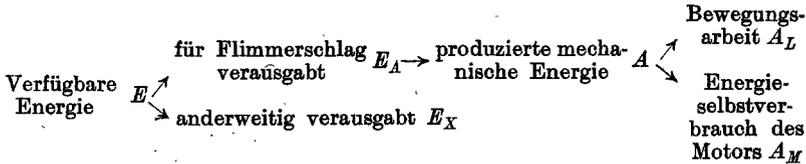
g) *Die weiteren Fragestellungen.* Die Tatsache eines Nutzeffektes von weniger als 1, von im Mittel vielleicht nur  $\frac{1}{2}\%$ , gibt Anlaß zur Frage, ob und wieso die Wimperzelle überhaupt in der Lage ist, eine so unökonomische Bewegung energetisch zu bestreiten. Das nächste Kapitel zeigt für den Fall des *Parameciums*, daß der Infusorienzelle ein Energievorrat zur Verfügung steht, der die für Flimmerbewegung *durchschnittlich* verausgabte Energiemenge um das 100fache übertrifft. Im übernächsten Kapitel wird untersucht werden, ob dieser hohe Energie„konsum“ der Zelle eine primäre Eigenschaft der Zelle ist oder eine Anpassung an die Flimmerbewegung bedeutet.

## 6. Der Energiebedarf der Flimmerbewegung im Rahmen des Energiehaushalts der Flimmerzelle (Typ des Infusors).

### a) Problemstellung.

Der außerordentlich geringe Nutzeffekt der Wimperbewegung von weniger als 1%, der sich im Falle der beweglichen Wimperzelle (Typus *Paramecium*) ergab, läßt sogleich die Frage auftauchen, ob denn eine Flimmerzelle sich eine derart unökonomische Bewegung überhaupt leisten kann; d. h. es ist zu untersuchen, welche Rolle die für die Lokomotion verausgabte Energie im gesamten Energiehaushalt der Flimmerzelle spielt. Man muß sich auch hierbei wiederum auf den Fall des *Parameciums* beschränken, da nur bei diesem Objekt die für eine solche Überlegung erforderlichen Daten mit hinreichender Genauigkeit bekannt sind. Die wesentlichen von diesen Daten habe ich bereits vor zwei Jahren bestimmt (LUDWIG 29), sie können, zum Teil mit kleinen, neuen Erkenntnissen entsprechenden Änderungen versehen, von dort übernommen werden.

Der Energiewechsel der Flimmerzelle bietet im Schema das folgende Bild:



Die Energie, die der Zelle aus den in ihrem Innern sich vollziehenden Oxydations- oder sonstigen Prozessen pro Zeiteinheit zufließt, sei  $E$ ; sie wird zum Teil ( $E_A$ ) für Flimmerschlag, zum Teil ( $E_X$ ) anderweitig verausgabt; wir erhalten

$$E = E_A + E_X \quad (1)$$

und der Betrag  $E_A$  ist es, den wir im folgenden bestimmen wollen.

Die Energie  $E$ , also auch  $E_A$  wird im Zellinnern aus chemischen Prozessen frei. Der Betrag  $E_A$  wird umgewandelt in mechanische Energie, die in der Bewegung der Cilien zum Ausdruck kommt, und bei dieser Umwandlung von chemischer in mechanische Energie besteht durchaus die Möglichkeit eines Energie„verlusts“, indem die aus  $E_A$  gewonnene mechanische Energie  $A$  nur einen Bruchteil von  $E_A$  darstellt, während der Rest  $E_A - A$  (als durch diese Umwandlung notwendig mitbedingte Begleiterscheinung) in Form nicht weiter nutzbarer Wärme oder Elektrizität frei wird und für den Energiehaushalt der Zelle verlorengeht. Ist

$$A = \eta_0 E_A \quad (\eta_0 < 1), \quad (2)$$

so wäre  $\eta_0$  ein Nutzeffektwert, den wir als den „thermodynamischen“ bezeichnen wollen; ihn kann man für *Paramecium* nicht bestimmen, er

kann maximal 100% betragen und ist auch als ziemlich hoch zu erwarten, wenn man Befunde an anderen Objekten, z. B. am Wirbeltiermuskel, zum Vergleich heranzieht.

Die Arbeit  $A$  der Cilien wird, wenn man von der Nahrungsstrudelung absieht, allein für die Fortbewegung des Tieres verwendet. Der durch die Gesamtheit der Cilien dargestellte Motor arbeitet, wie im 4. Kapitel festgestellt wurde, mit einem Nutzeffekt von  $< 1\%$ , d. h. der Betrag  $A$  zerfällt in zwei Teile

$$A = A_L + A_M, \quad (3)$$

von denen

$$A_L = \eta A$$

die durch die Bewegung des cilien-(-motor) losen *Paramecium* dargestellte Energie und  $A_M$  den Energieselbstverbrauch des Motors bedeutet, der mehr als das 100fache von  $A_L$  ausmacht.

Die vier Größen

$E$  die der Zelle zur Verfügung stehende Energie,

$E_A$  die hiervon für Flimmerung verausgabte Energie,

$A$  die mittels dieser produzierte mechanische Energie,

$A_L$  der Restbetrag hiervon, der nach Abzug des Energieselbstverbrauchs des Motors der Lokomotion des Tieres zugute kommt,

stehen in der gegenseitigen Beziehung

$$E > E_A \gg A > A_L.$$

b) Die Größe der dem *Paramecium* pro Sekunde zur Verfügung stehenden Energie;  $E$ .

Für die Bestimmung der einem Infusor zur Verfügung stehenden Energie benötigt man die Kenntnis des  $O_2$ -Konsums, des respiratorischen Quotienten und den Nachweis des Fehlens anderer Energiequellen, z. B. anaerober Atmung. Da die Atmungsintensität der Infusorien mit steigender Temperatur zunimmt, soll für alle folgenden Bestimmungen eine mittlere „Normaltemperatur“ von  $20^0$  zugrunde gelegt werden. Der Sauerstoffkonsum des *Paramecium* wurde, wie ich früher zusammengestellt habe (l. c.), bisher von NECHELES, ZWEIBAUM und KALMUS mit drei verschiedenen Methoden bestimmt, sie ergeben einen Mittelwert von  $0,0000037 \pm 0,0000007$  cm  $O_2$  pro Stunde und Tier bei  $20^0$  im Mittel, was bei Berücksichtigung der mannigfachen Beeinflussbarkeit der Atmung durch äußere Faktoren (LEICHSENRING) sowie bei Berücksichtigung der verschiedenen Atmungsgröße verschieden großer Tiere (vgl. BARRAT) eine gute Übereinstimmung bedeutet. Inzwischen hat KALMUS seine kapillarrespirometrische Methodik verfeinert (24), nochmals den  $O_2$ -Konsum von *Paramecium* bestimmt und einen dem früheren (KALMUSschen) fast gleichen Mittelwert von  $0,000005$  cm/h (25) erhalten. Nun ist der  $O_2$ -Konsum von *Paramecium* in weitgehendem Maße von dem

O<sub>2</sub>-Partialdruck des umgebenden Mediums unabhängig, wie LUND gezeigt hat und was neuerdings AMBERSON bestätigte, und wenn bei in sehr kleine Lebensräume eingeschlossenen Paramecien die Atmungsintensität allmählich sinkt, so muß dies auf einen sekundären Einfluß der kleinen Lebensräume zurückgeführt werden<sup>1</sup>. Da ferner nach ZWEIBAUM der O<sub>2</sub>-Verbrauch — die Konjugationsperioden ausgenommen — durch Monate konstant ist, kann ein O<sub>2</sub>-Verbrauch von 0,000004 ccm pro Stunde und Tier bei 20° als hinreichend gesicherter und nicht zu hoch berechneter Mittelwert gelten<sup>2</sup>. — Die CO<sub>2</sub>-Produktion des *Paramecium* wurde von BARRAT bestimmt. Die von ihm gefundene, von einem *Paramecium* pro Stunde abgegebene CO<sub>2</sub>-Menge ist, volumetrisch gemessen, etwa 10mal kleiner als der von uns erhaltene mittlere Sauerstoffwert, doch konnte ich (l. c.) zeigen, daß bei Reduktion der Versuchsbedingungen BARRATS auf diejenigen der O<sub>2</sub>-Versuche BARRATS CO<sub>2</sub>-Werte mindestens mehr als verdreifacht werden müssen. So würde sich ein respiratorischer Quotient (R. Q.) von  $>0,3$  ergeben, der mit dem von WACHENDORFF für *Colpidium* gewonnenen von  $0,35 \pm 0,011$  übereinstimmt und den PÜTTER (lediglich auf Grund von WACHENDORFFS Versuchen) auf unvollkommene Oxydation der aufgenommenen Nahrung zurückführte. Indessen sind für eine solche Annahme im übrigen keine Anhaltspunkte vorhanden, andererseits liegen WACHENDORFFS Versuche ziemlich lange zurück, seine Versuchsmethodik ist an der heutigen gemessen ziemlich primitiv und enthält vor allem einen wesentlichen, unkontrollierbaren Faktor, als nicht zu gleicher Zeit am gleichen Tier O<sub>2</sub>-Konsum und CO<sub>2</sub>-Abgabe gemessen wurde. Deshalb bestimmte ich den R. Q. nach der erst kürzlich (1928) veröffentlichten Methode von ULLRICH und RUHLAND (48), die es als einzige gestattet, am gleichen Objekt in einem Versuch O<sub>2</sub>-Konsum und CO<sub>2</sub>-Produktion mit großer Genauigkeit (mittlerer Fehler des R. Q. 0,25—0,50%) zu messen. Herr ULLRICH stellte mir in entgegenkommender Weise seinen Originalapparat in betriebsfähigem Zustand zur Verfügung (der folgende Versuch wurde zwischen

<sup>1</sup> Vergleiche KALMUS sowie die unten angegebenen Werte bei Bestimmung des R. Q.; entweder wird der Sauerstoffkonsum durch angereicherte Stoffwechselprodukte herabgedrückt oder, was nach den Ergebnissen von KALMUS wahrscheinlicher ist, sind in den kleinen Lebensräumen mit absolut kleiner Menge gelösten Sauerstoffs die Tiere, die zur Deckung ihres Sauerstoffbedarfs ein recht beträchtliches O<sub>2</sub>-haltiges Wasservolum benötigen (LUDWIG 1928), um diesem allen Sauerstoff zu entziehen, hier nicht in der Lage, sich genügende Mengen „unverbrauchten“ Wassers herbeizustrudeln, wahrscheinlich deshalb, weil die Nachdiffusion des O<sub>2</sub> aus dem Gasraum zu langsam erfolgt; ich halte daher von den Kapillarrespirometer- nur diejenigen Versuche für wirklich einwandfrei, die sich auf Tiere beziehen, die sich nur kurze Zeit in der gleichen Flüssigkeit aufgehalten haben.

<sup>2</sup> Zusatz bei der Korrektur: HAYES (diese Z., 13, 1930) fand neuerdings einen O<sub>2</sub>-Wert, der nur  $\frac{1}{4}$  des hier genannten beträgt. Vgl. die Fußnote am Ende dieses Kapitels!

zwei andere Atmungsversuche eingeschaltet). Etwa 50000 Paramecien (*P. caudatum*) einer Reinkultur von einer mittleren Länge von 200  $\mu$  wurden geotaktisch und durch Zentrifugieren gereinigt und dann durch ein Bad in einer Nährlösung (JUNKERS Lösung + Spur sterilen Biokleins) in 6 ccm der gleichen Lösung überführt. Hiervon wurde 2 ccm paramecienfreie Lösung abpipettiert, sie kamen als Kontrolle zur Bestimmung etwaiger Atmung der Nährlösung in den Apparat I, die übrigen 4 ccm mit den Paramecien wurden zu gleichen Teilen auf Apparat II und III verteilt, IV diente zur Kontrolle der Apparatur. Während der ersten halben Stunde lief der Apparat leer, während der zweiten und dritten halben Stunde wurden Atmungsintensität und R. Q. bestimmt. Die Atmung der Nährlösung war während der zweiten halben Stunde Null, während der dritten fast Null. Die Atmung betrug 20 Einheiten<sup>1</sup> in der zweiten und 16,5 in der dritten halben Stunde<sup>2</sup>, zeigte also eine geringe Abnahme (vgl. oben). Der R. Q. ergab sich aus III zu 0,95 mit einer maximalen, wahrscheinlich aber viel geringeren Fehlerbreite von 0,05. Der Zustand der Paramecien am Ende des Versuchs zeigte nichts Auffallendes. Dieser Versuch tut dar, daß für Paramecien der normale R. Q., wie er bei normalen Stoffwechselprozessen zu erwarten ist, zutrifft (in diesem Versuch wurde vermutlich in der Hauptsache Glykogen veratmet<sup>3</sup>). — Die Möglichkeit anaerober Atmung wurde für Paramecien von PÜTTER dadurch konstatiert, daß er sie mehrere Tage in O<sub>2</sub>-freiem Medium unterhalten konnte, falls der Lebensraum genügend groß war. KALMUS, der anfänglich die anaerobe Atmung widerlegt zu haben glaubte, zog neuerdings seine Einwände zurück und pflichtete PÜTTER bei. Seit diesem wurden über die Frage keine Untersuchungen mehr angestellt. Im normalen Milieu bei hinreichender Sauerstoffzufuhr ist anaerobe Atmung neben der aeroben im Hinblick auf den relativ sehr hohen O<sub>2</sub>-Konsum des *Paramecium* sehr unwahrscheinlich. Man kann diese Möglichkeit daher außer acht lassen, überdies würde, da wir den Wert der verfügbaren Energie keinesfalls überschätzen wollen, ein eventuelles Plus an Energie durch anaerobe Atmung das folgende nicht beeinträchtigen. — Da 1 g O<sub>2</sub> bei den Oxydationsprozessen im Mittel  $3,33 \pm 0,04$  Calorien liefert, hat ein *Paramecium* pro Stunde  $0,000004 \cdot 0,001434 \cdot 3,33 = 2,10^{-8}$  Calorien zur Verfügung, es ist  $E = 2,10^{-8}$  Cal/h.

<sup>1</sup> = Manometerausschlag infolge der durch Umsetzen von O<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub> bedingten Druckänderungen.

<sup>2</sup> In der dritten halben Stunde „atmete“ die Nährlösung ein wenig; ohne Berücksichtigung dieser „Atmung“ wäre das Verhältnis der Atmung der Paramecien in der zweiten und dritten halben Stunde 20:18 statt 20:16,5.

<sup>3</sup> EMERSON fand ganz kürzlich (1929) in Übereinstimmung hiermit bei *Amoeba proteus* einen R. Q. von etwa 1.

c) Die Größe der durch die Bewegung des cilienlosen *Paramecium* dargestellten Energie:  $A$ .

Darunter verstehen wir diejenige mechanische Energie, die durch die Bewegung des Paramecienkörpers repräsentiert wird, also diejenige Arbeit, die man aufwenden müßte, um durch äußere Kräfte (z. B. an einem Faden) ein cilienloses *Paramecium* längs seiner Schwimmbahn dahinzuziehen. Bei Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit ist diese Arbeit pro Sekunde gleich dem vom *Paramecium* zu überwindenden Wasserwiderstand mal der Schwimgeschwindigkeit:  $A = \bar{W} \cdot v$ . Da die Bewegung des *Paramecium* noch unter das STOKESsche Gesetz fällt, berechnet sich  $\bar{W}$  nach Formel (40) des 4. Kapitels zu

$$\bar{W} = 8,8 \cdot 10^{-4} v. \quad (4)$$

Die Maximalgeschwindigkeit, mit der sich ein *Paramecium* längere Zeit (mindestens 1 Stunde) ohne Pausen bewegen kann, wurde von mir (l. c.) zu fast 3 mm/sec (= 15fache Körperlänge pro Sekunde) bestimmt, in Übereinstimmung mit dem gelegentlich von BOZLER beobachteten Wert von 2,7 mm/sec. Die durchschnittliche Geschwindigkeit im normalen Leben (bei Beobachtung von Paramecien innerhalb eines Heuaufgusses) beträgt nur 1 mm/sec oder weniger; in einer detritusfreien Nährlösung bewegt es sich in ungereiztem Zustand ungefähr mit der Geschwindigkeit 1,5 mm/sec fort (vgl. METZNER 35: 1,3 mm/sec). Biologisch von Interesse sind nur die beiden ersten Geschwindigkeitswerte: 3 mm/sec maximal und 1 mm/sec als ungefährender Durchschnitt des täglichen Lebens.

Weil die Schwimmbahn eines *Paramecium* in Wirklichkeit keine Gerade, sondern eine Schraubenlinie darstellt, ist die vom *Paramecium* zur Überwindung des Wasserwiderstands aufzuwendende Kraft etwas größer als  $\bar{W}$  in (4); hierzu ist zu bedenken, daß jede Schraubenlinie durch Kombination zweier Rotationsbewegungen entstanden gedacht werden kann: einer Rotation des *Paramecium* um seine Längsachse und einer Bewegung des (nicht rotierenden) *Paramecium* in einem Kreis vom Radius  $r$ , wobei es dem Kreismittelpunkt stets die gleiche Körperseite zuwendet. Je größer  $r$ , um so steiler und enger ist die Schraubenlinie. Nun ist der bei der Schraubenbewegung zu überwindende Widerstand offenbar kleiner als die Summe der Widerstände, die nötig wäre, wenn beide Komponenten der Schraubenbewegung (Kreis und Rotation) getrennt ausgeführt würden. Als Kompromiß zwischen beiden kann man, wenn ein *Paramecium* pro vierfach körperlanger Vorwärtsbahn sich einmal um seine Längsachse dreht, annehmen, daß jedes Oberflächenelement die gleiche Schraubenlinie von vierfach körperlanger Ganghöhe und von der Weite des größten Körperdurchmessers beschreibt, woraus sich der durch die Schraubenbahn bedingte Zuschlag zu etwa 25% ergibt. Daraus berechnen sich für  $\bar{W}$  (Formel 4) die Werte:

$$\begin{aligned} v_{\max} &= 0,3 \text{ cm/sec} & \bar{W}_{\max} &= 8,8 \cdot 10^{-4} \cdot 0,3 \cdot 1,25 = 0,00033 \text{ Dyn} \\ v &= 0,1 \text{ cm/sec} & \bar{W} &= 8,8 \cdot 10^{-4} \cdot 0,1 \cdot 1,25 = 0,00011 \text{ Dyn}, \end{aligned} \quad (5)$$

wozu bei Bewegung in horizontaler Bahn noch die zur Überwindung des Eigengewichts notwendige Kraft von 0,00002 Dyn hinzutritt (vgl. LUDWIG l. c.).

Ich habe bereits früher Versuche unternommen, um diesen theoretischen Wert experimentell zu bestätigen. Ich berechnete damals den Widerstand eines *Paramecium*, das bei  $20^\circ$  mit ruhenden Cilien geradlinig mit der Geschwindigkeit 0,3 cm/sec durch das Wasser bewegt wird und erhielt den Wert  $W_1 = 0,0006454$  Dyn (bei Berücksichtigung der Schraubenbahn 0,0008 Dyn). Ich bestimmte ferner die Fallgeschwindigkeit von durch Sublimatimprägnation künstlich schwerer gemachten *Paramecien* in Wasser ( $20^\circ$ ) und erhielt aus der Proportion

$$W_2 : G = v : w$$

( $w$  = Fallgeschwindigkeit,  $G$  = Übergewicht des *Paramecium* in der Flüssigkeit) einen zur geradlinigen Geschwindigkeit  $v = 0,3$  cm/sec gehörigen  $W$ -Wert von 0,00035 Dyn. Drittens schließlich rechnete ich die JENSENSchen Befunde um: Dieser gewann einen Wert für die Maximalkraft des *Paramecium*, indem er die maximale Zentrifugalkraft bestimmte, der die im allgemeinen negativ geotaktischen und daher auch antizentrifugalen *Paramecien* noch zu widerstehen vermögen. JENSENS numerischer Wert für diese Kraft ist aber unrichtig, da er das spezifische Gewicht der Tiere mittels einer fehlerhaften Methode bestimmte, worauf zuerst BRESSLAU aufmerksam machte. Korrigiert man diesen Faktor nach den Angaben von BRESSLAU und LEONTJEV, und reduziert die Tiergröße auf einen Normalwert, so ergibt sich  $W_3 = 0,0002$  Dyn. Doch ist diese entgegen der Zentrifugalkraft ausgeübte Kraft jedenfalls nur ein Teil der Gesamtkraft, da das Tier sich gleichzeitig noch bewegt, liefert aber eine untere Grenze, oberhalb der der Wert für die Maximalkraft liegen muß. — Der erste oben erhaltene Wert ( $W_1$ ) ist indessen infolge eines Rechenfehlers genau um das Doppelte zu hoch (dieser Fehler ist die Folge eines Mißverständnisses bezüglich der GANSschen Bezeichnungweise in dessen Formel  $W = 6\pi a v \delta^{-1} v$ ; denn GANS benennt mit „Achse“ des „Stäbchens“, worunter er die abgeplatteten Rotationsellipsoide versteht, nur die große *Halbachse*  $a$ , während ich l. c., wo ich die GANSsche Arbeit im Original nicht einsehen konnte, für  $a$  den Wert der *ganzen* Ellipsoidachse einsetzte). — Demnach lauten die drei nach voneinander unabhängigen Methoden erhaltenen Werte für den Widerstand eines *Paramecium* bei Maximalgeschwindigkeit:

$$W_1 = 0,000323 \text{ Dyn (theoretisch)}$$

$$W_2 = 0,00035 \text{ Dyn (experimentell)}$$

$$W_3 > 0,0002 \text{ Dyn (exp. Wert für die untere Grenze von } W),$$

die die Sicherheit der obigen Annahmen in genügender Weise dartun.

Aus Formel (5) ergibt sich dann

$$\begin{aligned} A_{\max} &= \overline{W}_{\max} \cdot b_{\max} = 0,00033 \cdot 0,3 = 0,0001 \text{ Erg/sec} \\ A_m &= \overline{W} \cdot b = 0,00011 \cdot 0,1 = 0,000011 \text{ Erg/sec} \end{aligned}$$

und pro Stunde folgt

$$\begin{aligned} A_{\max}/h &= 3600 \cdot 0,0001 \text{ Erg/h} = 0,86 \cdot 10^{-11} \text{ Cal/h} \\ A_m/h &= 3600 \cdot 0,000011 \text{ Erg/h} = 0,95 \cdot 10^{-12} \text{ Cal/h.} \end{aligned} \quad (6)$$

Im Vergleiche mit  $E$  erhält man das Ergebnis, daß

$$\begin{aligned} A_{\max} &\text{ den } 2300. \text{ Teil von } E \text{ und} \\ A_m &\text{ den } 20000. \text{ Teil von } E \end{aligned}$$

beträgt. Selbst wenn also der totale Nutzeffekt der Flimmerbewegung nur etwa  $\frac{1}{2}\%$  beträgt, würde

bei Maximalgeschwindigkeit  $E_A$  den 12,5. Teil,  
im täglichen Durchschnitt  $\overline{E}_A$  den 100. Teil

der zur Verfügung stehenden Energie ausmachen; d. h. es läßt sich der von mir früher (l. c.), obwohl ich damals den geringen Nutzeffekt der Flimmerbewegung noch nicht kannte, aufgestellte Satz aufrechterhalten, daß die für Flimmerung verausgabte Energie, die ja im Durchschnitt kaum mehr als den 100. Teil der verfügbaren ausmacht, im Energiehaushalt der Ciliatenzelle keine Rolle spielt. So wird es verständlich, daß Infusorien auch bei dauerndem Hungern ihre normale Bewegungsgeschwindigkeit tagelang aufrechterhalten können und daß bei nicht hungernden Infusorien die Flimmerbewegung vermutlich überhaupt nicht zum Stillstande kommt (HODGE u. ALKINS)<sup>1</sup>.

Bei der nicht eigenbeweglichen Flimmerzelle (Flimmerepithelzelle) ist der Nutzeffekt größer als beim Infusor zu erwarten, auch ist die mechanische Leistung relativ zur Zellgröße geringer, weil nur ein Bruchteil der Zelloberfläche, der wohl immer kleiner als  $\frac{1}{6}$  ist, von Wimpern bedeckt ist. Die mechanische Leistung dieser Zellen ist daher, wie man auch rechnerisch zeigen könnte, außerordentlich gering und die Zellen sind auch bei einem  $O_2$ -Konsum, wie er normalen Metazoenzellen entspricht, imstande, diese Leistung zu vollbringen.

Im nächsten Abschnitt soll kurz die Frage aufgeworfen werden: Ist im Falle der eigenbeweglichen Flimmerzelle der hohe Sauerstoffkonsum eine Anpassung an die Flimmerbewegung, indem parallel mit der Ausbildung dieser Bewegung als Folge von deren sehr hohem Energiebedarf die Größe der Sauerstoffaufnahme allmählich stieg oder ist ein relativ sehr hoher Sauerstoffkonsum eine natürliche von der Flimmerbewegung

<sup>1</sup> Zusatz bei der Korrektur: Falls (unter steter Rücksicht auf die bei Infusorien zu erwartenden Schwankungen) der HAYESSche Wert für den Sauerstoffkonsum (s. Fußnote sub b) dem tatsächlichen Mittelwert näher kommen dürfte, würden die obigen Zahlen sich vermindern auf den 3. Teil bzw. den 25. Teil.

unabhängige Eigenschaft all dieser eigenbeweglichen Zellen, so daß von Seiten des Energiehaushalts der Zelle der Entstehung einer so unökonomischen Bewegung, wie es die Flimmerbewegung ist, niemals Hindernisse im Wege standen?

### 7. Ist der hohe Energiekonsum der Flimmerzelle eine Anpassung an die Flimmerbewegung?

Diese Frage ist negativ zu beantworten; man kann sie für den Fall des ciliaten Infusors durch den Nachweis entscheiden, daß der Sauerstoffkonsum dieser Zellen ein solcher ist, wie er ohne Anpassung an besondere Verhältnisse, allein auf Grund der absoluten Größe der Zelle, zu erwarten ist. Wie von verschiedenen Seiten, vor allem von PÜTTER, gezeigt worden ist, ist der Sauerstoffkonsum verschiedener Tiere ungefähr der respiratorischen Oberfläche proportional, bei kleinen Formen, die durch die Haut atmen, daher proportional zur Körperoberfläche. Beschränkt man sich zunächst auf den Bereich dieser kleinen hautatmenden und daher gleichzeitig wasserlebenden Tiere, so ist bei geometrisch ungefähr ähnlichen Formen der sekundliche Sauerstoffkonsum und daher auch die pro Sekunde der Zelle zur Verfügung stehende Energie dem Quadrat einer Linearausdehnung  $a$  des Tieres proportional; die Körpergewichte aber verhalten sich wie die dritten Potenzen dieser Linearausdehnung. Nimmt man weiter an, was in der Natur im Durchschnitt ungefähr auch realisiert ist, daß die Lokomotionsgeschwindigkeiten einander geometrisch ähnlich sind, d. h. daß bei diesen kleinen Tieren die pro Sekunde durchschwommenen Wege im Mittel ungefähr das gleiche Vielfache der Körperlänge betragen, so ist, da für diesen Tierbereich (mit Tieren von etwa 1 mm als oberer Grenze) noch das STOKESSche Gesetz Gültigkeit hat, die durch die Lokomotion pro Sekunde dargestellte Leistung gleich

$$L = K \cdot v = cav^2;$$

die durch die Lokomotion dargestellte Leistung und daher auch die sekundlich für Lokomotion verausgabte Energie ist also der dritten Potenz von  $a$  proportional.

Nach diesen drei Gesetzmäßigkeiten lassen sich aus den Stoffwechselkonstanten des *Paramecium* diejenigen eines hypothetischen, 100mal kleineren, sonst aber dem *Paramecium* geometrisch ähnlichen Lebewesens berechnen. Diese Konstanten sind in der Tabelle auf Seite 494 wiedergegeben.

Vergleicht man die theoretischen Werte der dritten Spalte, die für ein hypothetisches Tier von  $1/100$  *Paramecium*-Länge berechnet sind, mit den entsprechenden Werten eines diesem ungefähr gleich großen Bakteriums, so zeigt sich außerordentlich große Übereinstimmung in den Größenordnungen der erhaltenen Wertepaare. (Die Zahlwerte der

	<i>Paramecium</i> (experimentell)	Mikro- <i>Paramecium</i> (100 × kleiner, hypo- thetisch)	<i>Bac. subtilis</i> nach ANGERER (experimentell)
Länge	0,02 cm	0,0002 cm	0,00021 cm
Gewicht	$0,46 \cdot 10^{-6}$ g	$0,46 \cdot 10^{-12}$ g	$1,8 \cdot 10^{-12}$ g
O <sub>2</sub> -Konsum	$4 \cdot 10^{-6}$ ccm/h = 30% des Körper- gewichts pro Tag	3000% d. Körper- gewichts pro Tag	2980% d. Körper- gewichts pro Tag
Zur Verfügung stehende Energie	$2 \cdot 10^{-8}$ Cal/h	$2 \cdot 10^{-12}$ Cal/h	$2 \cdot 10^{-12}$ Cal/h
Bewegungsarbeit	$1,1 \cdot 10^{-5}$ Erg/sec	$1,1 \cdot 10^{-11}$ Erg/sec	$3 \cdot 10^{-11}$ Erg/sec
Bewegungsarbeit in % der zur Verfügung stehenden Energie	0,005%	0,00005%	0,00012%
Zur Bewegung bei einem Nutzeffekt von $\frac{1}{2}$ % ver- ausgabte Energie in % der zur Verfügung stehenden	1%	$\frac{1}{100}$ %	$\frac{1}{37}$ %
Bewegungswiderstand in Vielfachen des absoluten Körpergewichts	0,24	24	15
Teilungsrate	1 mal pro Tag	Ge- nerationsdauer 14,4 Min.	Ge- nerationsdauer etwa 20 Min.

vierten Spalte wurden von ANGERER experimentell gewonnen, mit Ausnahme des O<sub>2</sub>-Konsums; für diesen wurde der von PÜTTER erhaltene und auf die Oberfläche des Mikro-*Paramecium* reduzierte Wert des Sauerstoffkonsums des *Bacterium fluorescens non liquefaciens* eingesetzt; bezüglich der Teilungsrate vgl. unten.) *Es zeigt sich, daß mit abnehmender Körpergröße die für Lokomotion zu verausgabende Energie im Verhältnis zu der zur Verfügung stehenden immer kleiner und kleiner wird, so daß jene gegenüber dieser auch bei äußerst geringem Nutzeffekt des Bewegungsmechanismus überhaupt keine Rolle mehr spielt. Andererseits sinkt das Eigengewicht der Zelle schneller als der bei der Lokomotion zu überwindende Widerstand, so daß dieser Widerstand gegenüber dem Absolutgewicht der Zelle um so größer ist, je kleiner diese wird.* Abb. 24 gibt diese Verhältnisse graphisch wieder.

Läßt man, wieder vom normalen *Paramecium* ausgehend, das Tier größer werden, so wird bald (bei einer Körpergröße von wenigen Millimetern) ein Punkt erreicht, wo die gesamte sekundlich zur Verfügung

stehende Energie nicht mehr für die Lokomotion mit einer Geschwindigkeit, die das Fünffache der Körperlänge pro Sekunde beträgt, ausreicht, die Bewegungsgeschwindigkeit muß sich von hier ab, relativ zur Körperlänge gemessen, bedeutend verlangsamen. Bei weiter zunehmender Körpergröße, wobei allmählich das quadratische Widerstandsgesetz in Aktion tritt und die für Lokomotion zu verausgabende Energie jetzt mit

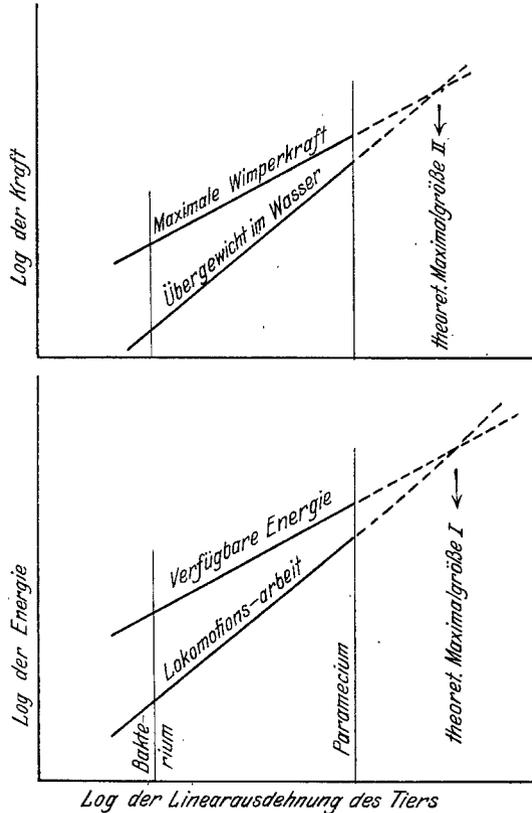


Abb. 24. Die Energiekonstanten kleiner Zellen im gegenseitigen Verhältnis.

der vierten statt mit der dritten Potenz der Körperlänge wächst, tritt bei einer Größe von wenigen Zentimetern der Punkt ein, wo die gesamte zur Verfügung stehende Energie auch zur langsamen Fortbewegung nicht mehr ausreicht, von hier ab muß die Ausbildung besonderer respiratorischer Flächen in Form von Körperanhängen oder -einstülpungen beginnen.

Andererseits beträgt (vgl. die vorletzte Zeile der Tabelle) bei *Paramecium* die zur Überwindung des Bewegungswiderstands ausgeübte Kraft  $\frac{1}{4}$  des Körperabsolutgewichts und weil das spezifische Gewicht

des *Paramecium* nach LEONTJEV mit etwa 1,05 zu veranschlagen ist, ungefähr  $20/4 =$  das Fünffache des relativen Körpergewichts im Wasser; da im Maximalfall ein *Paramecium* dreimal so schnell schwimmen kann als in der Tabelle zugrunde gelegt wurde, beträgt auch die Maximalkraft das Dreifache der dort angenommenen und daher das 15fache des relativen Eigengewichts. Wird das Tier allmählich größer, so wächst sein Gewicht um eine Potenz schneller als die Oberfläche und daraus folgt, daß, vorausgesetzt die Annahme, daß die Leistungsfähigkeit von 1 qmm von Cilien bedeckter Oberfläche nicht wesentlich mehr steigerbar ist, bald ein Punkt eintreten muß, bei dem die Maximalkraft gleich groß dem relativen Tiergewicht im Wasser ist, von wo ab also ein freies Schwimmen nicht mehr möglich ist. Hierauf hat bereits HESSE und vor allem BRESSLAU unter Hinblick auf die Turbellarien aufmerksam gemacht. Jenes Grenzmaß der Körpergröße, von dem ab die schwimmende Bewegung durch die kriechende abgelöst werden muß, liegt, wie BRESSLAU berechnete, innerhalb des Größenbereichs der Turbellarien, bei einer Körperlänge von noch nicht 1 cm.

Bei immer kleiner werdenden Formen, bei denen die für Lokomotion verausgabte Energie gegenüber der zur Verfügung stehenden nicht ins Gewicht fällt, und bei denen außerdem die für den „Erhaltungsstoffwechsel“ nötige Energiemenge, die ja im allgemeinen proportional zum Volumen angenommen werden muß, keine Rolle mehr spielt, bleibt die Hauptmenge der Energie übrig: sie wird verwendet zur Bestreitung des Wachstums. Je kleiner das Tier, um so größer muß daher die Geschwindigkeit seines Wachstums sein. Zieht man von der täglichen Gesamtenergie  $E$  die tägliche Lokomotionsarbeit  $A$  ab und ferner zur Bestreitung des täglichen Erhaltungsstoffwechsels für jede Volumeinheit des Körpers den Energiebetrag  $\alpha$ , „so verbleibt für das Wachstum eine tägliche Energiemenge  $E - A - \alpha v$  und die Wachstums- = Fortpflanzungsgeschwindigkeit pro Tag, d. h. die pro Tag neugebildete Körpersubstanz in Bruchteilen des normalen Körpergewicht ist in willkürlichen Einheiten gleich“

$$u = \frac{E - A - \alpha v}{v}$$

Diese Gleichung, die ich mit Erfolg einer Erklärung des Populationsablaufs von Protistenpopulationen zugrunde legte (LUDWIG, Biol. generalis 4), ergibt auf Grund einer Teilungsrate von  $1/1$  pro Tag bei *Paramecium* eine Generationsdauer von 14,4 Minuten für ein linear 100mal kleineres Bakterium (vgl. die letzte Spalte der Tabelle), die der Größenordnung nach mit der tatsächlichen Generationsdauer übereinstimmt.

Diese Überlegungen mögen gezeigt haben, daß der hohe Energiekonsum der Ciliatenzelle keine Anpassung an die Flimmerbewegung darstellt, daß vielmehr bei so kleinen Formen die Lokomotionsarbeit einen absolut so kleinen Energiebetrag darstellt, daß dieser, im Hinblick auf

die natürlich zur Verfügung stehende Energiemenge, auch durch Mechanismen von sehr geringem Wirkungsgrad noch bestritten werden kann.

Die vom *Flimmerepithel* ausgeübte Leistung wurde von WYMAN (zitiert nach ENGELMANN 1879), BOWDITCH (1876), MAXWELL (1905) und GRAY bestimmt durch Messung der Geschwindigkeit, mit der eine Last (z. B. ein Platinplättchen) vom Flimmerepithel weiter befördert wurde. Für das Epithel der Rachen- bzw. Ösophagusschleimhaut des Frosches ergab sich nach MAXWELL (in Übereinstimmung mit den übrigen Befunden) eine Leistung von etwa 10 gmm/Min für den Quadratzentimeter Flimmerepithel, eine Leistung, die nach GRAY (1928) unabhängig von der Größe des verwendeten Gewichtes ist. GRAY zeigte weiter an *Mytilus*-Epithel, daß, wenn mit steigender Temperatur der Sauerstoffkonsum des Epithels wächst, direkt proportional hierzu auch die „Aktivität“ der Cilien und die von ihnen ausgeübte Leistung zunimmt. Bezieht man die Leistung von 0,0001 Erg/sec, die die Fortbewegung eines (cilienlos gedachten) *Paramecium* mit maximaler Lineargeschwindigkeit repräsentiert, auf die Oberfläche des *Paramecium* (= etwa  $2,7 \cdot 10^{-4}$  qcm), so erhält man für 1 qcm *Paramecium*-Fläche einen Vergleichswert von 0,22 gmm/Min, der sich nach Hinzurechnung des im Hinblick auf die Schraubenbewegung nötigen Zuschlags von etwa 25% auf 0,28 gmm/Min erhöht, dann aber immer noch nur den 36. Teil der Leistung des Flimmerepithels ausmacht. Hierzu ist aber zu bedenken, daß bewegter und unbewegter Cilienträger nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden dürfen: Es ist mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß bei der Fortbewegung einer Last durch das Flimmerepithel der (angeschmiegte) Rückschlag der Cilien die Last kaum nach hinten verschiebt, es ist weiter zu vermuten, daß die Gesamtheit der Cilien eines *Paramecium* nicht gleichmäßig an der Lokomotion beteiligt ist, wie man es im Falle des Flimmerepithels annehmen muß. Schließlich wurde oben wahrscheinlich gemacht, daß der Nutzeffekt der Cilienbewegung am bewegten Cilienträger geringer als beim Flimmerepithel ist, so daß unter Zusammenrechnung aller dieser Umstände die von der *Paramecium*-Oberfläche ausgeübte Gesamtleistung nicht wesentlich hinter der einer gleichgroßen Flimmerepithelfläche zurückbleiben dürfte; eventuell käme noch hinzu, daß die Schlagkraft der Frosch- bzw. *Mytilus*-Wimpern größer als die der Infusorienwimpern sein könnte. Der Sauerstoffkonsum des Flimmerepithels wurde von GRAY, jedoch nur in relativen Werten bestimmt, so daß Anhaltspunkte für den Absolutverbrauch fehlen. Immerhin scheint sich aus den GRAYschen Werten entnehmen zu lassen, daß dieser ziemlich hoch ist. Wenn beim Säugetier das Gewicht des täglich aufgenommenen Sauerstoffs z. B. nur 1% des Körpergewichts beträgt, so verteilt sich dieses Quantum außerordentlich unregelmäßig auf die einzelnen Organe, gewisse von ihnen, wie Hirn und Nieren, konsumieren

50 bis mehr als 100% ihres Eigengewichts an  $O_2$  im Tag, andere, wie Skelettsubstanz und Auge, außerordentlich wenig. Beim *Paramecium* beträgt die täglich verbrauchte Sauerstoffmenge etwa 30% des Körpergewichts, der hiervon für Flimmerbewegung verausgabte Bruchteil spielt überhaupt keine Rolle. Beim Flimmerepithel, bei dem der von Cilien bedeckte Teil der Zelloberfläche nur etwa  $\frac{1}{6}$ , meist infolge der zylindrischen Form der Zellen einen noch geringeren Teil der gesamten Zelloberfläche ausmacht, bei dem außerdem der Nutzeffekt der Bewegung ein höherer ist, ist, relativ zum Zellvolumen gemessen, die für Flimmerung verausgabte Energie zweifellos kleiner als beim *Paramecium*, so daß der normale Sauerstoffverbrauch einer aktiver Metazoenzelle zweifellos auch für eine Flimmerzelle ausreichend sein dürfte. Untersuchungen über diese Frage sind im Gange.

*Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die durch die Flimmerung produzierte mechanische Energie, absolut gemessen, sowohl beim bewegten wie beim unbeweglichen Cilienträger von außerordentlich kleiner Größenordnung ist; selbst wenn der Mechanismus, der sie produziert, mit außerordentlich geringem Nutzeffekt arbeitet, bedeutet die für Flimmerung zu verausgebende Energie keinen wesentlichen Faktor in der Energiebilanz der Zelle, weil sowohl dem einzelligen Tier wie der aktiven Metazoenzelle natürlicherweise ein (zum Teil sogar viel) höherer Energiebetrag zur Verfügung steht.*

### 8. Bemerkungen zur Geißelbewegung.

Wiewohl über die Bewegung der Geißeln keine Untersuchungen angestellt wurden, erscheint es auf Grund der Ergebnisse der vorhergehenden Kapitel erlaubt, gewisse allgemeine Aussagen über die Mechanik der Geißelbewegung zu machen. Man kann sich hierbei wiederum auf den einfachsten Typus, auf den des eingeißligen Flagellaten beschränken. Ein solcher schwimmt bei der normalen Schraubenbahn in einer gemeinen Schraubenlinie und dies setzt voraus (vgl. LUDWIG), daß im Mittel in jedem Moment der durch die Geißel auf den Körper ausgeübte Impuls gleich groß ist und relativ zur Zelle auch gleiche Richtung besitzt. Derartige ist aber nur möglich, wenn die Bewegung der Geißel eine periodische ist, d. h. wenn die Geißel nach einer — absolut gemessen sehr kurzen Zeit — in die gleiche Stellung, die sie vordem innehatte, wiederum zurückkehrt, und von solchen periodischen Bewegungen gibt es zwei Arten: a) *rotierend*, wobei die Geißel eine unveränderliche Form besitzt und um eine  $\pm$  in die Körperlängsachse fallende Richtung rotiert; der „Licht-raum“ einer solchen Bewegung muß rotationssymmetrisch sein; b) *nicht rotierend*, wobei die Geißel formveränderlich ist, gewisse Formveränderungen (z. B. Schläge) ausführt, nach deren Vollendung sie jeweils in die Ausgangslage zurückkehrt; hierbei ist der Schwingraum im allgemeinen asymmetrisch geformt.

Die bisherige Einteilung der verschiedenen Arten der Geißelbewegung, wie eine solche z. B. zuletzt von METZNER in den „*Tabulae Biologicae*“ gegeben wurde, ist eine rein deskriptive, zugleich unphysikalische. Sie lautet:

A. Bewegung  $\pm$  in einer Ebene: Ruderwirkung.

a) Schwankende Bewegung (*Modus vacillans VALENTIN*): bei Mastigamöben.

b) Peitschenförmige Bewegung (*Modus flagelliformis BECKER*): bei Flagellaten gelegentlich.

B. Bewegung rotierend: Umschwingen eines im Querschnitt kreisförmigen oder ovalen Schwingungsraumes, Propellerwirkung.

a) Trichterförmige Bewegung (*Modus infundibuliformis VALENTIN*): Flagellaten, Mastigamöben.

b) Propellerbewegung: direkt (Flagellaten) oder indirekt (Spirillen).

c) Schraubenförmige Bewegung (*Modus cochleariformis*): Spirochäten,

wobei die im Abschnitt B aufgeführten Modi nach METZNER die bevorzugten sein sollen.

*Physikalisch gibt es vier Möglichkeiten*, auf Grund derer auf einen Geißelträger durch eine Geißel ein Impuls ausgeübt werden könnte.

A. Rotationsbewegungen:

a) *Rotierende Schraube* (BÜTSCHLI). Daß dieser Modus, die Rotation einer schraubenförmig-starr gedachten Geißel, beim quadratischen wie beim STOKESSchen Gesetz nach den von der Schiffsschraube und vom Propeller her bekannten Gesetzmäßigkeiten einen Vortrieb erzeugen kann, bedarf keiner Erörterung. Beobachtet wurde ein solcher Modus nie, wohl aber wurde von den ersten Autoren (hauptsächlich BÜTSCHLI), die die Geißelbewegung studierten, ein solcher postuliert, vorzugsweise wohl deshalb, weil er der einzige von der Erfahrung (Schiffsschraube usw.) her bekannte Modus war.

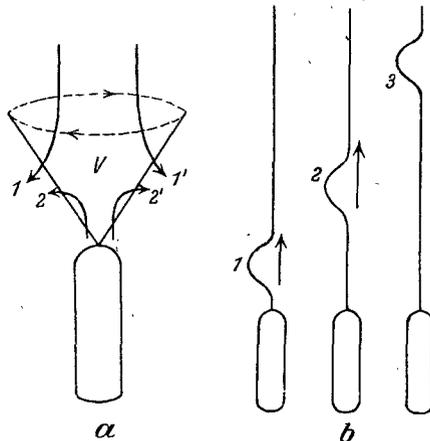


Abb. 25.

b) *Zentrifugalventilator* (Umschwingen einer Rotationsfläche durch eine starre Geißel als Leitlinie nach METZNER). Im einfachsten Falle (Abb. 25a) rotiert eine gerade Geißel auf einem Kegelmantel; erteilt den Flüssigkeitsteilchen, auf die

sie bei ihrem Umschwunge auftritt, eine Tangentialbeschleunigung, so daß im Schwingraum ( $V$ ) ein Flüssigkeitsdefizit auftritt, das sich dadurch ausgleicht, daß von vorn her (durch die Kegelbasis) oder von hinten her (Pfeile 22') Flüssigkeit nachströmt. Würde, was bei bestimmtem Öffnungswinkel des Kegels der Fall ist, das Wasser in der Hauptsache von vorn nachströmen, so wäre dies gleichbedeutend mit einem auf den Geißelträger ausgeübten nach vorn gerichteten Zug.

B. Nicht rotierende Bewegungen:

a) *Ruderbewegung* (ULEHLA, KRIJGSMAN): Ein Bewegungsmodus, der durchaus dem der Wimperbewegung entspricht und an Hand der Abbildung über Rudergeißeln (Abb. 3d, e, f, g, h) bereits erörtert wurde.

b) *Schlängelnde Bewegung* (undulatory movement nach GRAY, beobachtet auch von KRIJGSMAN): Verschiebt sich die im Stadium 1 der Abb. 25b eingezeichnete „Welle“ allmählich gegen die Spitze der Wimper, so besitzt der von ihr überwundene Widerstand stets eine nach vorn gerichtete Komponente, verursacht demnach einen Rücktrieb auf den Geißelträger; wandert die Welle von der Spitze gegen die Basis, so kommt ein Vortrieb zustande; statt einer können mehrere sukzessiv aufeinanderfolgende Wellen vorhanden sein, sie können auch räumlich die Geißel umwandern.

Bei den rotierenden Bewegungen ergibt sich insofern eine Schwierigkeit, als die Geißel an dem basalen Ende mit dem Geißelträger fest verwachsen ist. Im Falle der Schraubenbewegung ist eine „Rotation“ nur in dem Sinne möglich, daß eine „Kontraktionslinie die Geißel umwandert“ (BÜTSCHLI), ein hypothetischer Mechanismus, den man z. B. so nachahmen kann, daß man einen Gummischlauch über eine Schraubenlinie aus festem Draht zieht, den Schlauch basalwärts festhält und dann die Drahtschraube rotieren läßt: dann dreht sich ständig im selben Maße wie die Drahtschraube rotiert, der Schlauch in sich zurück. Gleiches gilt für den Zentrifugalventilortypus mit Ausnahme jener Fälle, wo die Geißel gerade ist und wo die Umschwingung eines Kegels in gleicher Weise möglich ist, wie wir es mit unserem Zeigefinger tun können.

Beobachtet wurden bis jetzt meist nur die Schwingungs- (Licht-) räume; sie ergaben sich als ausnahmslos asymmetrisch, sprechen also nicht für die rotierenden Bewegungstypen. Wo die Bewegungsphasen im einzelnen beobachtet werden konnten (KRIJGSMAN), zeigten sie entweder rudernnden (KRIJGSMAN bei Flagellaten) oder schlängelnden Typus (KRIJGSMAN z. B. bei der Rückwärtsbewegung der Flagellaten; Beobachtungen an Bakterien, vgl. die Arbeit NEUMANNs als neueste). NEUMANN hat auch an Mikrofilmen aufgezeigt, daß die Spirochäten nicht schraubig gekrümmt sind, sondern daß alle ihre Windungen in einer Ebene liegen, so daß der von METZNER (siehe oben) angeführte Modus cochleariformis wenigstens für diese Gruppe in Wegfall kommt.

Die METZNERschen Modellversuche (32, 33), so wertvoll sie für den rein physikalisch Interessierten sein mögen, haben biologisch wenig Bedeutung; denn diese Versuche betreffen Bewegungsvorgänge hoher REYNOLDSScher Zahlen und lassen daher keine einigermaßen sicheren Rückschlüsse auf die Geißelbewegung zu. Daß bei jeder rotierenden Bewegung ein Zentrifugaleffekt auftritt, ist sicher. Ob aber das Wasser nur von einer Seite in den Schwingungsarm einströmt, was die Voraussetzung für eine Zugwirkung auf den Geißelträger wäre, oder von beiden Seiten, ist unentscheidbar, da die Ergebnisse der Modellversuche hier nicht auf das lebende Objekt übertragen werden dürfen. Zu vermuten ist ferner (auf Grund von Überschlagsrechnungen sowie auf Grund eines der Modellregel genügenden Modells durch Schätzung), daß die bei der Geißelbewegung auftretenden Zentrifugaleffekte so winzig sind, daß sie keine Rolle spielen.

Es wäre unmöglich zu beweisen und soll auch keineswegs behauptet werden, daß die von METZNER vertretenen Bewegungsmodi (Gruppe A) keine Rolle spielen, bzw. daß die von METZNER verfochtenen Rotations-effekte an dem Zustandekommen der Fortbewegung unbeteiligt sind. Mir erscheint es jedoch aus vielen Gründen wahrscheinlicher, daß der Schlag der Geißeln ein nicht rotierender ist, also der Gruppe B obiger Übersicht angehört. Hierfür sprechen außer der Asymmetrie des Schwingungsraumes die Tatsachen, daß diese Schlagmodi die einzigen sind, die (KRIJGSMAN) tatsächlich, exakt und in genauer Übereinstimmung mit der Theorie beobachtet wurden; daß der rudernde Typ der gleiche wie der ist, der von verschiedenen Seiten als für die Wimperbewegung zutreffend aufgefunden wurde und daß der schlängelnde Typ diesem nahe verwandt ist; daß im Hinblick auf die innere Geißelmechanik der Ruderschlag sich leicht erklären läßt, keine Anforderungen an die innere Struktur der Wimper stellt und daß (wie sich zeigen ließe) gleiches für den schlängelnden, nicht aber für die rotierenden Modi gilt; daß bei diesen rotierenden Schlagarten Änderungen in der Schwimmbahn des beflimmerten Organismus schwerer erklärbar sind und daß schließlich die Rotationseffekte im Sinne von METZNER, soviel sich schätzen läßt, weniger leistungsfähig als die nicht rotierenden Bewegungstypen sind.

Hinzuzufügen ist noch folgendes: Eine einzige, am Vorderende innerhalb einer relativ zum Körper konstanten Ebene rudern und herschlagende Geißel würde ein sehr starkes Drehmoment auf den Körper ausüben, da der Schlag bezüglich der Tierlängsachse seitlich erfolgt. Vom theoretisch-konstruktiven Standpunkt aus wäre es zweckmäßig, mehrere Geißeln ans Vorderende zu setzen, die gleichzeitig radial nach verschiedenen Seiten schlagen. Dieses kann teilweise dadurch ersetzt werden, daß eine am Vorderende befindliche Geißel beim Hinschlag sich gleichzeitig bezüglich der Tierlängsachse um einen bestimmten Winkel

(nach rechts oder links) und beim angeschmiegtten Rückschlag im entgegengesetzten Sinne zurückdreht, wodurch die einseitig drehende Komponente des Schlags stark vermindert würde. Diese Bewegung hat weder mit einer echten noch mit einer Scheinrotation im Sinne BÜTSCHLIS etwas zu tun, kann sehr wohl aber den Eindruck einer rotierenden Bewegung vorspiegeln. Späteren Beobachtungen mag es vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob ein so modifizierter Bewegungsmodus in der Natur vertreten ist.

### Zusammenfassung.

1. Für die Bewegung der Wimpern ist das STOKESSche Widerstandsgesetz (Widerstand proportional zur ersten Potenz der Geschwindigkeit) zutreffend, eventuell in der nach OSEEN modifizierten Form.

2. Als Folge des STOKESSchen Gesetzes kann durch rudernde Bewegung starrer (beliebig geformter), dauernd im Wasser befindlicher Wimpern keine Verschiebung des Wimperträgers bewirkt werden, auch wenn die Geschwindigkeit des Vorschlags größer als die des Rückschlags ist.

3. Damit eine Verschiebung erzielt wird, muß sich die Wimper während des Rückschlags ihrer Anheftungsmembran anschmiegen. Der durch solch „angeschmiegtten“ Rückschlag bewirkte Rücktrieb ist deshalb kleiner als der durch den Vorschlag erzeugte Vortrieb, weil 1. die Wimper während des Rückschlags im Mittel weniger weit von der Anheftungsmembran absteht und weil 2. hierbei der größte Teil der Wimper sich möglichst parallel zu ihrer Längsachse durchs Wasser bewegt. Von beiden Gründen ist der erste der ausschlaggebende.

4. Die charakteristische Form des angeschmiegtten Rückschlags der tatsächlichen Wimperbewegung, bezüglich der alle neuen Beobachtungen übereinstimmen, entspricht genau der Form desjenigen Rückschlags, der unter den obwaltenden Bedingungen der vom energetischen Standpunkt für die Wimper optimale ist.

5. Die drei Unterschiede von der gewöhnlichen Ruderbewegung: daß die Wimper sich auch beim Rückschlag im Wasser befindet, daß das STOKESSche Gesetz gilt und daß nicht nur die Rudarendfläche, sondern das ganze Ruder sich im Wasser befindet, bedingen es, daß der Nutzeffekt der Wimperbewegung (= Verhältnis der Nutzleistung zum Gesamtaufwand) ein sehr geringer ist. Er beträgt beim bewegten Wimperträger (Infusor) *weniger als 1, im Mittel vielleicht  $1\frac{1}{2}\%$ , beim Flimmerepithel etwa 2%, beides im maximalen Falle.* Im einzelnen sind die den Nutzeffekt herabdrückenden Faktoren: 1. daß der Rückschlag einen wesentlichen Teil des durch den Vorschlag bewirkten Vortriebes aufhebt, 2. daß auch für den Rückschlag Energie aufgewendet werden muß, 3. daß zwischen zwei Vorschläge eingeschaltete (hier durch Rückschläge ausgefüllte) Pausen die zur Erzeugung eines bestimmten Vortriebes nötige Leistung um so mehr erhöhen, je größer die Pausen sind.

6. Das optimale Zeitenverhältnis zwischen Vor- und Rückschlagdauer ( $T_1: T_2$ ) ergibt sich für den bewegten Wimperträger zu 1:2—3, in Übereinstimmung mit den Befunden an *Paramecium*, beim Flimmerepithel zu zwischen 1:1 und 1:2.

7. Der Betrag der einer Ciliatenzelle zur Verfügung stehenden Energie ist so hoch, daß er die für Flimmerung zu verausgabende Energie, selbst im Falle eines Nutzeffektes von  $\frac{1}{2}\%$ , im Mittel um das 100fache, bei maximaler Flimmerung um das 12,5fache übertrifft.

8. Dieser hohe Energiekonsum der Ciliatenzelle ist keine Anpassung an die Flimmerbewegung, sondern eine natürliche Eigenschaft dieser Zelle. Je kleiner die Zelle, um so extremer ist das Verhältnis zwischen verfügbarer und für Lokomotion verausgabter Energie. — Auch der normale Energiekonsum einer aktiven Metazoenzelle reicht bei weitem für die Energieproduktion einer Flimmerepithelzelle aus.

9. Die Übereinstimmung des tatsächlichen mit dem theoretisch als optimal konstruierten Wimperschlag gibt die Möglichkeit, über die innere Mechanik der Cilienbewegung eine Hypothese auszusprechen (Kapitel 4 f).

10. Es wird die Ansicht vertreten, daß auch bei der Geißelbewegung die nicht rotierenden Bewegungstypen die vorherrschenden sind.

11. Der respiratorische Quotient von *Paramecium* wurde zu knapp unter 1 bestimmt.

#### Literaturverzeichnis<sup>1</sup>.

1. Alverdes, Fr.: Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. exper. Biol. 1922, H. 3. — 2. Amberson, W. R.: Abhängigkeit der Atmungsintensität von *Paramecium*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 55, 79 (1928). — 3. v. Angerer, K.: Energieproduktion der Bakterien. Arch. f. Hyg. 88, 139 (1918/19). — 4. Bowditch, H. P.: Mechanische Leistung des Flimmerepithels. Boston Med. a. Surg. J. 15, 159 (1876). — 5. Bozler, E.: Verh. dtsh. zool. Ges. 1926 (= Zool. Anz., 2. Suppl.), S. 124. — 6. Bresslau, E.: Wimperkraft der Infusorien. Verh. dtsh. zool. Ges. 1913, S. 226. — 7. Bullington, W. E.: Schraubenbahnen der Ciliaten. Arch. Protistenkunde 50 (1925). — 8. Engelmann, T. W.: Flimmerbewegung. Jena. Z. 4, 321 (1868). — 9. Flimmerbewegung. Pflügers Arch. 15 (1879). — 10. Emerson, R.: Respiratorischer Quotient von *Amoeba proteus*. J. gen. Physiol. 13, 153 (1929). — 11. Gans, R.: Formwiderstand von Stäbchen und Scheibchen beim Stokes'schen Gesetz. Sitzgsber. bayer. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl., S. 191. München 1911. — 12. v. Gelei, J.: Wimperapparat der Ciliaten. Z. Anat. 84, 530 (1926). — 13. Wimperschlag bei *Paramecium*. Verh. dtsh. zool. Ges. 1926 (= Zool. Anz., 2. Suppl.), S. 202. — 14. Wimperschlag bei Ciliaten. Mikroskosmos 20, 97 (1926/27). — 15. Gellhorn, E.: Flimmer- und Geißelbewegung. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 8, 1. Hälfte, 37 (1925). — 16. Gray, J.: The Mechanism of Ciliary Movement (I.). Proc. roy. Soc. Lond. 93 (B), 104 (1922). — 17. The Mechanism of Ciliary Movement (IV.). The relation of Ciliary Activity

<sup>1</sup> Titel von Zeitschriftenaufsätzen sind im folgenden gekürzt wiedergegeben.

- to Oxygen Consumption. Ebenda **96** (B), 95 (1924). — 18. Ciliary Movement. Cambridge 1928. — 19. **Hartmann, M.**: Allgemeine Biologie, S. 152 ff. Jena 1927. — 20. **Heidenhain, M.**: Plasma, und Zelle. Jena 1907. — 21. **Hodge, C. F. a. Aikins, H. A.**: Amer. J. Psychol. **6** (1895), zitiert nach F. HEMPELMANN, Tierpsychologie, S. 7. Leipzig 1927. — 22. **Hopf, L.**: Zähle Flüssigkeiten. In: Handbuch der Physik (GEIGER u. SCHEEL) **8**, Kap. 2, S. 91 (1927). — 23. **Jensen, P.**: Kraft des *Paramecium*. Pflügers Arch. **54**, 537 (1893). — 24. **Kalmus, H.**: Methodik des Kapillarrespirometers. Z. vergl. Physiol. **7**, 304 (1928). — 25. Atmung von *Paramecium*. Ebenda S. 314. — 26. **Kraft, H.**: Physiologie des Flimmer-epithels. Pflügers Arch. **47**, 196 (1890). — 27. **Krijgsman, B. J.**: Geißelbewegung. Arch. Protistenkunde **52**, 478 (1925). — 28. **Lamb**: Literatur vgl. HOFF (22). — 29. **Ludwig, W.**: Energiewechsel des *Paramecium*. Arch. Protistenkunde **62**, 12 (1928). — 30. Schraubenbahnen niederer Organismen. Z. vergl. Physiol. **9**, 734 (1929). — 31. **Maxwell, S. S.**: Energieproduktion der Flimmerbewegung. Amer. J. Physiol. **13**, 154 (1905). — 32. **Metzner, P.**: Geißelbewegung, Modellversuche. Physik. Z. **20**, 536 (1919). — 33. Geißelbewegung, Modellversuche. Biol. Zbl. **40**, 49 (1920). — 34. Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwiss. **11**, 365, 395 (1923). — 35. Tabulae biologicae **4**, 480—482 (1927). — 36. **Neumann, Fr.**: Bewegung der Bakteriengeißeln. Zbl. Bakter. I **109**, 143 (1928). — 37. Klin. Wschr. **8**, 2081 (1929). — 38. **Oberbeck**: Literatur vgl. GANS (11). — 39. **Oseen**: Literatur vgl. HOFF (22). — 40. **Prandtl, L.**: Zur Hydrodynamik der Infusorien. (Zuschrift.) Naturwiss. **11**, 640 (1923). — 41. **Przilbram, K.**: Widerstand rotierender Stäbe. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **122**, 2 a, S. 1895 (1913). — 42. **Pütter, A.**: Die Flimmerbewegung. Erg. Physiol. **2**, II., 1 (1903). — 43. Atmung der Bakterien. Pflügers Arch. **204** (1924). — 44. **Schäfer, E. A.**: Theorie der Flimmerbewegung. Proc. roy. Soc. Lond. **49**, 193 (1891). Anat. Anz. **24**, 497 (1904); **26**, 517 (1905). — 45. **Schmiedel**: Zitiert nach HOFF (22), S. 110. — 46. **Stempell, W. u. Koch, A.**: Elemente der Tierphysiologie, S. 19, Abb. 6 a b, „Mechanik der Geißelbewegung“. Jena 1916. — 47. **Ulehra, V.**: Geißelbewegung. Biol. Zbl. **31**, 645, 657, 689, 721 (1911). — 48. **Ulrich, H. u. Ruhland, W.**: Mikrorespirometrie. Planta (Berl.) **5**, 360 (1928). — 49. **Verworn, M.**: Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. **48**, 149 (1890). — 50. **Weiss, O.**: Die Flimmerbewegung. In: NAGELS Handbuch der Physiologie des Menschen **4**, 667 (1909). — 51. **Wetzel, A.**: Cytologie der Ciliaten. Arch. Protistenkunde **51** (1925). — 52. **Williams, L. W.**: Flimmerbewegung an Schneckenlarven. Amer. Naturalist **41**, 545 (1907).