Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

40. Band **Februar-März 1920** **Nr. 2 u. 3**
ausgegeben am 30. April 1920

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, Alte Akademie, alle übrigen (nach vorheriger Anfrage) an Herrn Prof. Dr. K. Goebel, München, Menzingerstr 15, einsenden zu wollen.

Inhalt: **P. Metzner**, Zur Mechanik der Geißelbewegung. S. 49.
A. Pratje, Die Chemie des Zellkernes. S. 88.
E. Wiedemann, Über Gesetzmäßigkeiten bei Pflanzen nach *al Bîrûnî*. S. 113.
G. Doormann, Die Mechanik des Sprunges der Schnellkäfer (Elateriden). S. 116.
H. Kraepelin, Die Sprengel'sche „Saftmal-Theorie". S. 120.
Referate: **Johs. Schmidt** (Carlsberg-Labor. Kopenhagen), Der Zeugungswert des Individuums. S. 141.
H. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. S. 144.
F. Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. S. 144.

Zur Mechanik der Geifselbewegung.

Von P. Metzner.

Mit 18 Textfiguren.

I. Einleitung.

Die vielgestaltigen Bewegungsorganellen des Zelleibes von tierischen wie pflanzlichen Organismen und ihre mannigfachen Formen der Bewegung sind schon öfter eingehend studiert worden. Zusammenfassende Berichte über die bisher erzielten Ergebnisse sind in neuerer Zeit besonders in den monographischen Bearbeitungen von Pütter (1902) und Erhard (1910) gegeben worden, wo auch ein großer Teil der überaus reichen Literatur verzeichnet ist. Trotzdem müssen wir sagen, daß unsere Kenntnis sowohl der feineren anatomischen Verhältnisse der Cilien (im weitesten Sinn) wie der mechanischen Grundlagen der Bewegung noch außerordentlich lückenhaft ist. Das liegt einerseits daran, daß diese Gebilde vielfach an der Grenze dessen liegen, was mit unseren optischen Hilfsmitteln überhaupt noch differenzierbar erscheint, andererseits an der großen Schwierigkeit, die die Analyse der Bewegung des normalen — also in keiner Weise beeinträchtigten — Organismus bietet. — Wir wollen bei den folgenden Betrachtungen

von vornherein zweckmäßig unterscheiden zwischen der äußeren Mechanik der Bewegung, also der Formveränderung, die die Geißel unter dem Einfluß der inneren und äußeren Kräfte erleidet und ihrer mechanischen Wirksamkeit — und der inneren Mechanik — den Vorgängen im Plasma des Bewegungsapparates, als deren Erfolg die Bewegung aufgefaßt werden muß.

Die äußere Mechanik kann rein physikalisch betrachtet und analysiert werden und ist sowohl der direkten Beobachtung als auch dem Experiment zugänglich. Bei der Feinheit der Gebilde war aber das Studium der Bewegung bis in neuere Zeit eigentlich nur an gröberen oder besonders günstigen Objekten (z. B. Spermatozoen) möglich — oder an solchen, die infolge irgendwelcher physiologischer Zustände oder physikalischer Maßnahmen (Einbettung in Kirschgummi, Agar, Gelatine u. a. m.) nur verlangsamte Bewegung zeigten. Erst mit Einführung der modernen Methoden der Dunkelfeldbeleuchtung in die mikroskopische Technik war das Mittel gegeben, die Cilien in ihrer vollen Tätigkeit am normalen Organismus zu beobachten. Unter den mit diesen Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen sind besonders die Arbeiten von K. Reichert (1909), Vl. Ulehla (1911) und J. Buder (1915) über die Geißelbewegung von Flagellaten und Bakterien hervorzuheben. Die Bewegungen sind so mannigfaltig, daß es schwer erscheint, sie auf gewisse Typen zurückzuführen. Die alte von Valentin (1842) herrührende Unterscheidung von vier Arten der Bewegung: 1. die hakenförmige (Motus uncinatus), 2. die trichterförmige (M. infundibuliformis), 3. die schwankende (M. vacillans) und 4. die wellenförmige Bewegung (M. undulatus), denen Becker (1857) die peitschenförmige (M. flagelliformis) und Erhard (1910) die schraubenförmige Bewegung (M. cochleariformis) hinzufügte, gibt nur einige besonders einfache Spezialfälle an, zwischen denen die verschiedensten Übergänge und Kombinationen bestehen. Die Verhältnisse werden noch verwickelter dadurch, daß eine nnd dieselbe Cilie den Modus ihrer Bewegung mitunter auch wechseln kann. Gleichwohl können wir feststellen, daß unter gewissen Bedingungen und bei gewissen Dimensionen relativ einfache Verhältnisse obwalten, bei denen es gelingt, auch eine Vorstellung der mechanischen Wirksamkeit zu gewinnen. Das ist zweifellos bei manchen, der nur eine „Geißel“ (bezw. einen Geißelschopf tragenden Zellen, also Spermatozoen, Flagellaten und Bakterien der Fall. So verdanken wir Hensen (1881) die Analyse der Bewegung der Samenzellen vom Salamander und Bütschli (1889) die Theorie der Geißelbewegung der Flagellaten. Bütschli stellt sich bekanntlich die Geißel infolge einer in ihr spiralig verlaufenden „Kontraktionslinie“ schraubig gekrümmt vor; dadurch, daß diese Kontraktionslinie die Geißel umwandert, gerät die „Geißelschraube“ in Rotation, nun etwa analog einer Schiffsschraube oder einem Pro-

peller wirkend. Diese wohldurchdachte Anschauung hat ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden; in neuerer Zeit haben sich ihr besonders Reichert (1909) und Buder (1915) angeschlossen, während Úlehla (1911) sich hauptsächlich auf Grund seiner Beobachtungen an Flagellaten ablehnend verhält und die Bütschli'sche Anschauung als nur für spezielle Fälle gültig ansieht. Nach seiner Ansicht ist der Schwingungsraum und die Gestaltsveränderung der Geißel normalerweise außerordentlich komplizierter Natur. Eine kritische Besprechung der Theorie Bütschlis' findet sich auch bei Délage et Herouard (1896, p. 305); sie ist hervorgerufen durch eine mißverständliche Auffassung der von Bütschli vorausgesetzten inneren Vorgänge (vor allem des Wanderns der Kontraktionslinie). Die Ausführungen sind aber insofern von Interesse, als die Autoren versuchen mit Hilfe geometrischer Konstruktion nachzuweisen, daß eine bloße kegelförmige Schwingung unmittelbar zu keiner Fortbewegung führen kann — während sie meinen, daß die wirklich zweckmäßige Schraubenrotation physiologisch nicht möglich sei[1]). Sie kommen zu dem Schluß, die Fortbewegung erfolge mittelbar: infolge der schnellen kegelförmigen Schwingung der Geißel[2]) werde eine rückläufige Rotation des Körpers bedingt und so eine wirkliche — allerdings langsamere — Rotation der Geißelschraube erreicht. „Des lors, si le flagellum se trouve, une fois pour toutes, contourné en hélice (hélice conique probablement), cette hélice, en tournant autour de son axe, se deplacera le long de cet axe et entraînera le corps à sa suite.“ Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung soll sein, den Gültigkeitsbereich der Bütschli'schen Theorie und die Berechtigung der verschiedenen Einwände auf Grund experimenteller Erfahrung nachzuprüfen. Andere einfache Arten der Bewegung sind nur selten in Erwägung gezogen worden. Der einfachste Bewegungsmodus ist wohl das Umschreiben eines einfachen kegelförmigen Raumes; von ihm sagt Pfeffer (1904; p. 706): „Außerdem würde durch eine geeignete rhythmische Wiederholung von Kontraktionen oder von Kegelschwingungen eine Schwimmbewegung des Schwärmers erzielbar sein“, ohne jedoch auf die mechanischen Verhältnisse dieses Spezialfalles einzugehen, der nach der Darstellung von Delage et Hérouard (s. o.) eigentlich zu keiner Vorwärtsbewegung führen dürfte. — „Cependant, le Flagellé se meut“; — tatsächlich sind derartige kegelförmige Schwingungsräume (deren Mantellinie natürlich nicht immer mathematisch gerade zu sein braucht) an sonst symmetrisch gebauten Organismen beschrieben worden, z. B. von Úlehla (1911). Wir werden

1) l. c. p. 307: „Il résulte de là que le seul mouvement qui pourrait entraîner le Flagellé en avant est celui qui est incompatible avec sa structure

Cependant, le Flagellé se meut, et l'observation montre qu'il avance en tournant et en faisant tournoyer son flagellum.“

2) Wobei diese ihre relative Stellung zum Körper nicht ändert.

sehen, welch einfacher Art die mechanischen Grundlagen dieser Bewegung sind.

Über die Geschwindigkeit der Geißelbewegung von Einzellern ist bisher noch nichts Sicheres bekannt. Die Angaben von Prowazek (1900) — z. B. bei *Polytoma* 29, bei *Euglena* 67,2, bei *Monas* für die längere Geißel 78, für die kurze 94 Schläge pro Minute — sind sicherlich viel zu niedrig gegriffen. Einen Anhaltspunkt dafür können wir gewinnen aus der Tatsache heraus, daß bei Dunkelfeldbeleuchtung in der Regel nicht die in voller Tätigkeit befindliche Geißel selbst, sondern der von ihr durchschwungene Raum als „Lichtraum" in Erscheinung tritt. Genau so, wie ein im Kreise geschwungener glühender Körper sich dann zu einem scheinbar homogenen leuchtenden Kreise vereinigt, wenn ein Umgang in weniger als etwa $^1/_{10}$ Sekunde durchlaufen wird, muß also auch dann, wenn ein gleichmäßiger Lichtraum entsteht, die Geißel mindestens 10 Schläge pro Sekunde ausführen. Das dürfte für die meisten Flagellaten und Bakterien zutreffen (vgl. auch Reichert 1909, Úlehla 1911). Weiter ist eine Mitteilung von Buder (1905 p. 553) von Bedeutung, daß nämlich auf Momentphotographien (Beleuchtung $^1/_{25}$ sec.) von *Chromatium Okeni* bei Dunkelfeldbeleuchtung der Lichtraum schon voll ausgebildet erscheint, so daß also in dieser Zeit mindestens ein Umgang vollendet worden sein muß.

Können wir uns bei der Untersuchung der äußeren Mechanik bisher schon auf Beobachtungstatsachen stützen, so sind wir bei dem Versuch, die Ursachen der Bewegung zu ergründen, fast nur auf Vermutungen angewiesen. Auch die histologischen Untersuchungsergebnisse können uns keine genügenden Anhaltspunkte geben. Nur für eine geringe Zahl von Objekte können wir mit Sicherheit sagen, daß sie aus einem zentralen elastischen Achsenfaden und einer kontraktilen plasmatischen Hülle zusammengesetzt sind, die man sich wohl als antagonistisch wirkend vorstellen muß. Was sonst an feineren Struktureinzelheiten von verschiedenen Forschern gesehen wurde (Körnelung, Streifung, Querstreifung, schräg verlaufende Fibrillen, Cilienmembran u. s. w.), ist zumeist recht zweifelhafter Natur, und einige derartige Gebilde — wie die von Künstler (1882) beobachtete Querstreifung und die von Löffler (1889) und Fischer (1894) beschriebenen Flimmergeißeln sind mit großer Wahrscheinlichkeit als Kunstprodukte aufzufassen. Ebensowenig Sicheres wissen wir über Art und Ort der die Bewegungen auslösenden bezw. regulierenden Impulse und ihren Angriffspunkt, ein Problem, das besonders bei der Betrachtung metachron arbeitender Wimpergruppen — schließlich auch bei dem regelmäßigen Arbeiten von Geißelschöpfen — von Interesse ist. Im Mittelpunkt der hierhergehörigen Erörterungen steht die Frage nach Bedeutung und Funktion der — bei den meisten Flimmerorganen

nachgewiesenen — Basalkörperchen und der Wimperwurzeln. Weil diese Frage von unserer speziellen Problemstellung nicht berührt wird, kann von einer Diskussion der Anschauungen abgesehen werden. Die bestehenden Theorien der inneren Vorgänge, die im engen Anschluß an die Anschauungen über die äußere Mechanik aufgestellt wurden, können bis heute eigentlich nur als mehr oder weniger gewagte Spekulationen angesehen werden. Sie sollen im folgenden auch nur insoweit Berücksichtigung finden als sich Anhaltspunkte für eine Präzisierung der Probleme finden lassen. Nur eins läßt sich mit Sicherheit sagen: daß neben den in erster Linie wirksamen **physikalischen** (und physikalisch-chemischen) auch **physiologische Prozesse** an dem Zustandekommen der Bewegung hervorragend beteiligt sind. Diese physiologische Komponente in Rechnung zu ziehen, kann vorläufig nur bei ganz groben und auffälligen Reizwirkungen (z. B. „Schreck"bewegungen) gelingen.

II. Zur äußeren Mechanik der Geißelbewegung.

A. Versuche zur Ermittelung der Kräfteverteilung.

1. Theoretische Betrachtungen.

Ausgehend von der Erkenntnis, daß an dem Zustandekommen der äußeren Form der Geißeln während der Bewegung und an der Verteilung der auftretenden zur Lokomotion führenden Kräfte sowohl der Widerstand des Wassers als auch die elastischen Eigenschaften der Geißel bedeutenden Anteil haben, ging ich daran, die in der Nähe rotierender geißelähnlicher Gebilde auftretenden Strömungserscheinungen an einem mechanischen Modell zu untersuchen. Ich begann mit einfache kegelförmige Räume umschwingenden starren Drähten und ging dann zu spiraligen Gebilden über, deren Wirkung Bütschli's Theorie entsprechen mußte. Wichtiger noch waren mir die mit elastischen schwingenden Körpern angestellten Versuche. In jedem Falle zeigte sich weitgehende Übereinstimmung der Versuchsergebnisse mit den theoretisch erwarteten Erscheinungen. Eine eingehende mathematische Behandlung der sich bietenden anziehenden Probleme ist infolge der verwickelten mechanischen Verhältnisse im Innern von Flüssigkeiten nicht zu geben[3]). Immerhin lassen sich doch eine Reihe wenigstens qualitativ geltender Beziehungen aufstellen, die hier, so weit sie für die folgenden Betrachtungen von Wichtigkeit sind, wenigstens kurz erläutert werden sollen[4]).

3) Die mathematische Formulierung ist für unsere Betrachtung auch nicht als wesentlich anzusehen; es soll mit ihr nur der Versuch gemacht werden, die Herkunft und Größe eines Teiles der auftretenden Kräfte zu zeigen.

4) Eine ausführlichere Darstellung der physikalischen Verhältnisse erfolgt an anderer Stelle (s. Metzner, 1919). Dort auch die hier nicht weiter interessierende physikalische Literatur.

Wir können zunächst ganz allgemein mit genügender Genauigkeit annehmen, daß der Widerstand, den ein schmaler Stab in einer Flüssigkeit erfährt, wenn er senkrecht zu seiner Längserstreckung fortbewegt wird, annähernd proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit dieser Translation ist, außerdem aber in seinem absoluten Wert von den physikalischen Eigenschaften des Mediums (spez. Gewicht, innere Reibung), von Form und Größe des bewegten Körpers und schließlich auch von den an dessen Oberfläche auftretenden Oberflächenkräften bestimmt wird. Mathematisch würde das ganz allgemein durch die Gleichung $W = k v^2$ dargestellt werden können, wo W den Widerstand, v die Geschwindigkeit bezeichnet und in k sämtliche anderen oben erwähnten Faktoren zusammengefaßt sind.

Beschreibt dieser Körper (wir stellen uns ihn immer als dünnen zylindrischen Stab — etwa einen Draht — vor) eine beliebige Rotationsfigur mit der Winkelgeschwindigkeit w, so besitzt ein Punkt im Abstand r von der Drehungsachse die Geschwindigkeit $v = r w$ und erfährt demgemäß einen Widerstand

$$W = k \cdot w^2 r^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

Ist der Draht, dessen Länge gleich l sei, gerade und bildet mit der Rotationsachse einen Winkel β, so wird ein Kegelmantel umschwungen. Nehmen wir an, daß bei der Rotation das vor dem Körper befindliche Wasser nur einfach beiseite geschoben würde, so muß bei der Winkelgeschwindigkeit w eine Wassermenge $m = c w l^2 \sin\beta$ tangential in Bewegung gesetzt werden (c ist ein von den speziellen Bedingungen abhängiger Proportionalitätsfaktor). Würde diese gesamte Wassermenge allein durch den Querschnitt der Kegelbasis ($q = l^2 \pi \sin^2\beta$) ersetzt, so müßte die Geschwindigkeit des in den Kegel hineingesogenen Wasserstromes betragen

$$v = \frac{m}{q} = \frac{c w l^2 \sin\beta}{\pi l^2 \sin^2\beta} = \frac{c}{\pi} \cdot \frac{w}{\sin\beta} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

d. h. die Geschwindigkeit muß um so größer werden, je kleiner β, je schlanker der Schwingungsraum ist. (Die Abweichungen von dem dieser Formel entsprechenden Verlauf und ihre Ursachen sollen bei der Besprechung der Versuche am Modell erläutert werden.) Denken wir uns einen Körper, der eine solche kegelförmig rotierende „Geißel" trägt, als frei beweglich, so muß er sich mit der Geißel voran in das Wasser „hereinsaugen" und zwar mit einer Geschwindigkeit, die dem durch die rotierende Geißel erzeugten Wasserstrom entspricht.

Die Rotation der „Geißel" hat noch einen weiteren Einfluß auf die Bewegung des Körpers, der in ähnlicher Weise schon öfters (Bütschli (1889), Delage et Herouard (1896), Pfeffer (1904), Buder (1915) u. a.) diskutiert worden ist. Alle Punkte der bewegten „Geißel" erfahren während der Bewegung den von ihrer Geschwindigkeit abhängigen Widerstand, der ihre Bewegungen

zu hemmen sucht. Denken wir uns wieder den die „Geißel“ als rotierendes Organ tragenden Körper frei beweglich, so ist klar, daß durch den Widerstand eine rückläufige Rotation des Körpers verursacht werden muß. Diese Drehung wird um so rascher erfolgen, je größer (bei gleicher Winkelgeschwindigkeit) der Widerstand ist, den die Geißel findet — also je größer β, je breiter der Schwingungskegel ist. Der Widerstand des rotierenden Körpers — den man in erster Annäherung meist als Rotationsellipsoid auffassen kann — kann sich dabei nicht wesentlich verändern. Eine solche rückläufige Rotation des Körpers müßte aber auch dann stattfinden, wenn überhaupt keine Reibungskräfte aufträten — einfach aus dem Prinzip der Erhaltung der Flächenräume, das sich aus dem Prinzip der Erhaltung des Schwerpunktes ergibt. Diese physikalisch selbstverständliche Feststellung wird in der einschlägigen Literatur merkwürdigerweise nie erwähnt. Es ist ohne weiteres einzusehen, daß sich der Körper mit seiner größeren Masse langsamer bewegen muß als die viel schwächere Geißel. Dies auf Grund des Flächensatzes quantitativ zu verfolgen, hat nur theoretischen Wert wegen des Einflusses der inneren Reibung und der Oberflächenerscheinungen. Wir können nur sagen, daß die zur Drehung des Körpers um seine Achse und zur Überwindung der gleitenden Reibung an seiner Oberfläche verbrauchte Energie der gleich sein muß, die zur Bewegung der Geißel gegen das ruhende Wasser aufgewandt werden muß. Wenn wir einen derartigen Organismus beobachten und feststellen, daß seine Geißel etwa 16 Umdrehungen in der Sekunde vollendet, während der Körper sich in derselben Zeit etwa 6 mal um sich selbst dreht, so ist die wahre Frequenz der Geißel 22 Umdrehungen. Auch das bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Der die Geißel vorstellende Draht sei in Gestalt einer Schraubenwindung gebogen. Der Steigungswinkel betrage α Grad. Alle Punkte sind gleichweit von der Rotationsachse entfernt (abgesehen von den obersten zur Rotationsachse selbst führenden Teilen) und durchlaufen gleiche parallele Kreisbahnen. Jedes Geißelstückchen steht dabei im Winkel α zu seiner Bewegungsrichtung und erfährt senkrecht zu seiner Oberfläche einen Reaktionsdruck R (s. Fig. 1), der in eine senkrechte zur Fortbewegung dienende und eine horizontale — zur Rotation des Körpers führende Komponente — zerlegt werden kann. Diese schon von Bütschli (1889) angenommene Kräfteverteilung wollen wir noch etwas weiter präzisieren. Unter der Voraussetzung, daß man mit Newton (1686) das Auftreffen des Körpers auf die Wasserteilchen als vollkommen unelastischen Stoß auffassen darf — eine Annahme, deren Berechtigung für unseren speziellen Fall hier nicht weiter diskutiert werden kann —, kommt man zu dem Ergebnis, daß der Reaktionsdruck R dem Ausdruck

$$R = c v^2 \sin^2 \alpha$$

entspricht. Für die treibende Komponente S ergibt sich daraus ohne Weiteres

$$S = c v^2 \sin^2 \alpha \cos \alpha \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

Die mathematische Behandlung dieser Funktion lehrt, daß S für den Winkel $\alpha = \pm 54^0\, 44'\, 7''$ ein Maximum wird[5]). Bei diesem

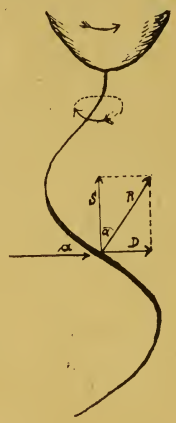

Fig. 1: Kräfteverteilung an einer schraubig gekrümmten Geißel.

Winkel ist also der Wirkungsgrad der Schraube am größten — sowohl flachere wie steilere Schrauben geben schwächeren Vortrieb. — Die horizontale Komponente (die Lagenbezeichnungen beziehen sich durchweg auf die Orientierung in den Figuren) D dagegen, ($D = c v^2 \sin^3 \alpha$) hat ihren größten Wert bei $\alpha = 90^0$, also dann, wenn die Spirale in eine Gerade im Abstand r von der Drehungsachse übergeht; sie unterstützt, wie wir sahen, die rückläufige Rotation des Organismus.

Bei Umkehr der Rotationsrichtung muß sowohl eine Umkehr der Körperbewegung als auch eine Umkehr der Schwimmrichtung erzielt werden. — Das eine Mal stößt die Geißel den Körper vor sich her, im anderen Fall zieht sie ihn nach.

Gehen wir dazu über, die Besonderheiten zu betrachten, die sich uns darbieten, wenn der rotierende Körper elastisch ist, so können wir von der einfachen Beobachtung ausgehen, daß eine dünne Gerte, die wir senkrecht etwa in einen reißenden Mühlbach halten, je nach ihrer Länge und Biegsamkeit in der Richtung der Strömung durchgebogen wird. Die Biegung ist unter sonst gleichen

5) Unter Zugrundelegung einer anderen Annahme (die für in Luft bewegte Flächen gilt) ergibt sich ein Maximum des Wirkungsgrades bei $\alpha = 45^0$ (exakte allgemeingültige Gesetze haben bis jetzt dafür noch nicht aufgestellt werden können wegen den vielen unberechenbaren Zufälligkeiten in den Strömungsverhältnissen und Wirbelbildungen, die gerade im Wasser sehr ausgeprägt sind). Die tatsächlichen Werte werden zwischen diesen beiden angegebenen Werten zu suchen sein.

Umständen um so größer, je rascher die Strömung (je größer also der Widerstand) und je dünner und länger die Gerte ist. Wird dieses Objekt an einem Ende fixiert und führt es mit dem freien Teil genügend rasche Kegelschwingungen aus, so wird die „Geißel" durchgebogen und die Gestalt einer Spirale annehmen müssen, deren Steigung um so geringer ist, je weicher und länger der schwingende Körper ist. Man sollte meinen, daß bei höheren Geschwindigkeiten wesentliche Änderungen durch die auftretende Zentrifugalkraft eintreten. Das ist jedoch nicht der Fall; die durch die Reibung der Flüssigkeit bedingten Kräfte haben entschiedene Oberhand.

Von diesen Reibungskräften müssen wir eine wegen ihrer besonderen Wirkung näher ins Auge fassen. Wenn wir einen Körper — etwa eine Kugel — entlang der Grenze zweier Flüssigkeiten verschiedener Viskosität bewegen wollen, so wird er das Bestreben zeigen, nach der Seite der dünneren Flüssigkeit (die also geringeren Widerstand bietet) auszuweichen. Diese Tendenz wird um so größer sein, je größer der Unterschied der beiden Medien und je größer die Geschwindigkeit des Körpers ist (weil der Widerstand ja mit dem Quadrat der Geschwindigkeit wächst und sich dann auch der absolute Unterschied stark vermehrt). Etwas ganz ähnliches findet sich bei einem rotierenden Körper. Dreht sich z. B. der im Querschnitt kreisförmige Körper im Abstand r um die Achse O, so hat der dem Drehungsmittelpunkt zugewandte Teil des Objektes eine geringere absolute Geschwindigkeit als der peripher gelegene. Es tritt also auch eine Differenz der Widerstände auf: die innere Hälfte der „Geißel" erfährt geringeren Widerstand als der äußere. Die Folge muß sein, daß der Körper nach der Seite des geringeren Widerstandes — d. h. nach der Rotationsachse zu — auszuweichen versucht. Weil die Geschwindigkeitsdifferenz (und damit der Unterschied der Widerstände) am größten bei kleinen Entfernungen von der Drehungsachse ist, muß auch da die Wirkung am auffälligsten sein. Wir müssen also z. B. erwarten, daß eine einen Kegelmantel umschreibende „Geißel" sich von der Spitze nach der Basis zu fortschreitend der Achse zu nähern beginnt, bis sie sich endlich in die Achse selbst einstellt. Die mathematische Behandlung dieser Frage (durch Zusammenfassung der auf die einzelnen Punkte des Körpers wirkenden Widerstände und ihrer Drehmomente) führt auf die Beziehung [6]):

$$K = \frac{a}{r} \cdot C \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

wo K die zentripetal wirkende Kraft, a den Halbmesser des Geißelquerschnittes, r den Abstand der Körpermitte von der Drehungs-

6) Ausführliche Ableitung s. Metzner (1919).

achse und C eine Konstante bedeutet. Diese Gleichung entspricht durchaus unseren vorangegangenen Betrachtungen.

Überblicken wir die geschilderten Verhältnisse im Zusammenhang, so ergibt sich, daß eine rotierende biegsame „Geißel“ passiv rein durch Wirkung der Widerstände Schraubenform annimmt und ihren Schwingungsraum möglichst verengert. Ein Einstellen in die Achse selbst ist nicht immer möglich, sie wird sich vielmehr nach Maßgabe der inneren elastischen Eigenschaften in mehr oder weniger schlanken Windungen der Achse anschmiegen. Wir erkennen ohne weiteres, daß eine solche passiv gebildete Geißelschraube unter Umständen auch einen merklichen Vortrieb erzeugen kann, da dieser nur von dem Steigungswinkel der Schraubenwindungen abhängt. Gleichzeitig ist zu erwarten, daß dieser Vortrieb nur bei einer ganz bestimmten Geschwindigkeit — wenn eben der Steigungswinkel optimale Werte erreicht — merklich in Erscheinung tritt. Aus eben diesen Überlegungen geht auch hervor, daß übermäßige Länge der „Geißel“ die Wirkung verschlechtern muß.

2. Die Versuchsanstellung.

Als rotierende Körper wählte ich starre Drähte und elastische Spiralen (wie sie gelegentlich zu Uhrketten an Spielzeuguhren Verwendung finden) aus Messing oder Aluminium. Diese Geißelmodelle wurden unter Zwischenschaltung eines biegsamen Zwischenstückes direkt mit der Welle eines Schwachstromelektromotors verbunden, der mit senkrecht verlaufender Achse über dem Versuchsgefäß montiert war. Zur Führung des letzten Teiles der Achse diente ein an beiden Seiten bis auf eine kleine Öffnung zugeschmolzenes Glasrohr (gleichzeitig als mechanisches Äquivalent des Flagellaten- bezw. Bakterienkörpers dienend). Der Draht ragt etwa 4—6 cm nach unten aus dem Glasrohr heraus; diesem freien Ende kann dann die für die Versuche erforderliche Gestalt gegeben werden. Der ganze „Geißelapparat“ ist in die Mitte eines genügend großen gläsernen mit Wasser gefüllten Troges (26×30×30 cm) versenkt. Die Tourenzahl des Motors kann durch Vorschaltwiderstände beliebig reguliert werden und wurde bei meinen Versuchen stets auf 12—15 Umdrehungen pro Sekunde gehalten. Bei einigen Kontrollversuchen wurde die Rotationsachse horizontal angeordnet: die senkrechte Achse führte in der Nähe der Glaswand bis zur Mitte des Troges und war dort durch ein Stück einer dünnen biegsamen Welle mit der horizontalen Achse verbunden. Beide Teile liefen wieder in aus Glasröhren hergestellten Führungen. Das Knie selbst lag frei. Störungen dadurch traten nicht auf, so daß von einer völligen Abkapselung abgesehen werden konnte. Meist wurde jedoch die senkrechte Anordnung beibehalten, weil keine Unterschiede prinzipieller Art zu konstatieren waren.

Für die Darstellung der Strömungsvorgänge in der Nähe des rotierenden Körpers benutzte ich eine von Zenneck (1914) angegebene Versuchsanordnung, die sich an die von Ahlborn (1904) zuerst mit Erfolg verwandte Darstellung von Strömungen an der Oberfläche von Flüssigkeiten anlehnt. Es wird dabei das Wasser des Troges gleichmäßig mit sehr kleinen (im Trog selbst elektrolytisch erzeugten) Gasbläschen durchsetzt, die bei seitlicher Beleuchtung infolge der an ihrer Oberfläche erfolgenden Totalreflexion als äußerst helle kleine Pünktchen erscheinen, deren Bewegung sehr leicht zu verfolgen ist. Die Steiggeschwindigkeit dieser kleinen Bläschen ist sehr gering und kann das Strömungsbild in keiner Weise beeinflussen. Am Boden des Versuchstroges liegt ein Paar langer Bogenlampenkohlen in etwa 3 cm Entfernung, das durch isolierte Zuleitungen unter Vorschaltung eines Lampenwiderstandes von etwa 300 Ω mit der Lichtleitung verbunden ist. Bei Stromdurchgang entsteht ein gleichmäßiger Strom feiner Gasbläschen: Kurz vor dem Versuch wird die Gasentwicklung unterbrochen; wenn sich dann die größeren Bläschen an der Oberfläche gesammelt haben und das Wasser wieder ziemlich klar geworden ist, erhält man die schönsten Strömungsbilder. Als Lichtquelle diente eine Schwachstrombogenlampe (4 Amp.), deren Licht durch einen Kondensor parallel gemacht wurde. Vor dem Kondensor ist eine bewegliche schmale Schlitzblende angebracht, so daß der Trog nur von einer schmalen „Lichtplatte“ durchsetzt wird. Wir sehen dann gewissermaßen einen optischen Dünnschnitt — etwa so wie in einem Siedentopf'schen Spaltultramikroskop von riesigen Dimensionen. Bei solcher Anordnung ist man imstande durch Verschieben des Spaltes fast den gesamten Raum des Troges in allen Ebenen abzusuchen. Zum Schutz gegen störende Reflexe waren die der Lichtquelle und dem Beobachter abgekehrten Seiten innen mit schwarzem Papier bezw. Karton verkleidet.

Um die Gestaltsveränderungen der elastischen Körper während der Rotation zu verfolgen, wurden photographische Aufnahmen der Schwingungsräume sowie Momentphotographien ($^1/_{100}$ sec.) im durchfallenden Licht angefertigt. Zur subjektiven Beobachtung bediente ich mich einer primitiven — für diesen Zweck aber sehr geeigneten — stroboskopischen Methode. An der Rückwand des Glastroges wurde eine Mattscheibe festgeklemmt. In einiger Entfernung dahinter befand sich eine sehr hell leuchtende Geißlerröhre, die mit den Sekundärklemmen eines kleinen Funkeninduktors verbunden war, dessen Unterbrecher (einfacher Wagner'scher Hammer) sich in sehr weiten Grenzen regulieren ließ. So konnte es stets ohne Mühe erreicht werden, daß die Schwingungszahl des Unterbrechers mit der Tourenzahl des Motors übereinstimmte und die Bewegung scheinbar aufgehoben wurde. Bei ganzzahligem Verhältnis lassen sich auch mehrere Phasen der Bewegung gleichzeitig zur Anschauung bringen.

3. Versuche mit starren Drähten.

a) **Gerade Drähte.** Als Objekt diente 1 mm starker Messingdraht. Das aus der Glasröhre herausragende Stück wurde 5 mm unterhalb der Röhrenmündung um den Winkel β abgebogen. Das freie den Kegelmantel beschreibende Ende ist 4 cm lang. Tourenzahl des Motors 12—15.

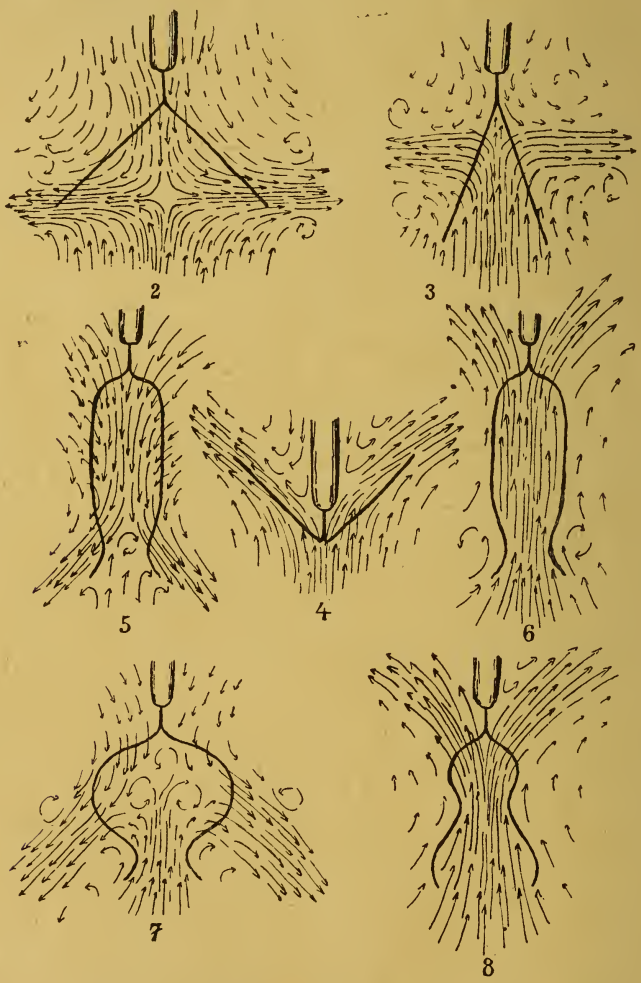

Fig. 2—8: Strömungsbilder rotierender starrer und fast starrer Drähte.

a) $\beta = 45^0$. Hier erreicht die Abwanderung der Flüssigkeit ihr Maximum an der Basis des Kegels (s. Fig. 2). Es bildet sich dort eine nach oben und unten ziemlich scharf begrenzte fast ebene Schicht größter Bewegung, die an der Grenze nach der relativ wenig bewegten Flüssigkeit von mehr oder weniger zahlreichen Wirbeln mit horizontaler Achse begleitet wird. Der Zustrom erfolgt sowohl von der Spitze als von der Basis her und ist in letzterer Richtung etwas intensiver.

β) $\beta = 20^0$. Bei schlankerem Schwingungsraum erfolgt dagegen der Zustrom mit größerer Geschwindigkeit und fast ausschließlich von der Basis bezw. den untersten Teilen des Kegelmantels her (s. Fig. 3) und die Zone der Abwanderung — die auch hier wieder eine nur etwa 1,5 cm breite scharf abgegrenzte Scheibe bildet — ist etwa bis zur Mitte der Höhe des Schwingungsraumes verschoben. Dem Augenschein nach ist hier die Zugwirkung bedeutend größer als bei größerem Winkel β, wie es nach unseren theoretischen Auseinandersetzungen zu erwarten war. Daß die dadei abgeleitete Formel (2) keine strenge Gültigkeit haben kann, läßt sich schon aus der von unserer Voraussetzung abweichenden Strömungsverteilung schließen: Der Zustrom ist ja nicht nur auf die Kegelbasis allein beschränkt.

Um wenigstens eine Vorstellung von der Größe des auftretenden Zuges zu gewinnen, habe ich einige Messungen ausgeführt, aus denen man die Abhängigkeit der Zugkraft vom Winkel β erkennen kann. Zu diesem Zwecke wurde ein ungleichschenkliges U-förmig gebogenes dünnwandiges Glasrohr von 4 mm lichter Weite in den Glastrog so versenkt, daß der längere Schenkel der vorderen Glaswand anlag und über den Wasserspiegel hervorragte, während die horizontale Öffnung des kurzen Schenkels sich 5 mm unterhalb der Kegelbasis genau in der Verlängerung der Rotationsachse sich befand. Bei dem Auftreten einer Zugkraft mußte sich der Meniskus im langen Schenkel entsprechend senken; diese Niveauveränderungen wurden mit Hilfe eines Horizontalmikroskopes mit Okularteilung bei schwacher Vergrößerung verfolgt[7]). Der Motor wurde stets auf 12 Umdrehungen pro Sekunde einreguliert; die Länge des Drahtes betrug 5 cm.

Winkel β	Senkung des Meniskus
10 ^{0}	0,15 mm
15 ^{0}	0,46 „
20 ^{0}	0,95 „
23 ^{0}	0,98 „
30 ^{0}	0,58 „
35 ^{0}	0,46 „
45 ^{0}	0,24 „
50 ^{0}	0,19 „
70 ^{0}	0,18 „

7) Es machte sich zwar bei den Messungen die Trägheit des der Röhrenwandung adhärierenden Wassers bei den geringen Ausschlägen unliebsam bemerkbar und ließ eine Verbesserung der Methodik als wünschenswert erscheinen. Da es sich vorläufig nur darum handelte, einen rohen Überblick über die Zugkräfte zu gewinnen, habe ich zunächst an der einfachen und bequemen Arbeitsweise festgehalten.

Aus dieser Übersicht ist zu entnehmen, daß bei etwa 20—23° ein starkes Maximum der Zugwirkung besteht. Der auffallend geringe Wirkungsgrad bei Winkeln unter 20° ist einesteils auf die oben geschilderten Eigentümlichkeiten der Strömung, andererseits auf die geringe aufgewandte Energie (bei gleichbleibender Tourenzahl!) zurückzuführen.

γ) $\beta = 90^0$. Es wird das tangential abgeschleuderte Wasser von beiden Seiten in gleicher Weise ersetzt, eine Zugwirkung in irgend einer Richtung ist nicht bemerkbar.

δ) $\beta > 90^0$. Hier sollten wir in Analogie zu den in Abschnitt β besprochenen Erscheinungen ebenfalls einen kräftigen Zustrom von der Basis des Kegels nach der Spitze zu erwarten, und der Versuch zeigt auch eine Beschleunigung dieser Strömung bei spitzeren Kegeln. Der Einfluß der dicken Führung — die, wie schon oben erwähnt wurde, etwa dem Körper des Organismus entspricht — macht sich jetzt geltend und hat zur Folge, daß in der Gesamtwirkung der von der freien Seite her kommende Strom überwiegt (Fig. 4). Das Resultat ist also wiederum eine Zugwirkung, die zu einer Fortbewegung mit der „Geißel" voran führen müßte, freilich mit geringerer Geschwindigkeit. Die Zone der Abwanderung bildet auch hier meist einen flachen Kegelmantel, der sich mehr oder weniger einer Ebene nähert.

b) **Gebogene Drähte.** Der 1 mm starke Messingdraht ist zu einer rechtläufigen Schraubenwindung von 25 mm Durchmesser und 30 mm Ganghöhe (Steigung $\sim 20^0$) gebogen. Der Schwingungsraum ist annähernd zylinderförmig. Wenn die Schraube rechtläufig rotiert, so entsteht eine Strömung die der in Fig. 7 wiedergegebenen analog ist. Die Abwanderung erfolgt auf einem Kegelmantel, dessen Raumwinkel von der Steigung abhängig ist. Der Zustrom erfolgt sowohl durch den Querschnitt der freien Basis mit größerer Geschwindigkeit wie von oben her auf größere Fläche verteilt mit geringerer Geschwindigkeit. Im Innern des Schwingungsraumes entstehen mannigfache Wirbelbildungen. Die Gesamtwirkung ist ein nach oben gerichteter Vortrieb. Bei Umkehr der Rotation entsteht ein einheitlicher Wasserstrom ohne wesentliche Wirbelbildung (analog Fig. 8) mit erheblicher Zugwirkung nach unten. Ein derartig ausgestatteter Organismus müßte also — entsprechend der Ansicht Bütschli's bei rechtläufiger Rotation von der Geißel getrieben, bei Umkehr des Drehungssinnes von ihr nachgezogen werden.

Ist die Steigung der Schraube etwa 48° (Durchmesser 20 mm, Ganghöhe 70 mm), so ist besonders bei rechtläufiger Rotation (Fig. 5) die Unterdrückung des von unten her kommenden Stromes und die Verminderung der Wirbelbildung auffällig. Der Wirkungsgrad ist dementsprechend erhöht — wie auch nach unseren theoretischen Betrachtungen zu erwarten war. Bei Umkehr der Ro-

tation ist die Strömung wieder einheitlich ohne nennenswerte Wirbelbildung, aber entsprechend intensiver (Fig. 6).

Wird der Neigungswinkel α größer, so nähert sich das Strömungsbild immer mehr dem der reinen kegelförmigen Schwingung — der Kegel des abströmenden Wassers wird flacher und wandert nach der Mitte des Schwingsraumes zu.

4. Versuche mit elastischen Drähten.

a) **Wenig biegsame Drähte.** Stellt man die im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Versuche mit 0,5 mm dicken Aluminium- oder Kupferdrähten an, so unterscheiden sich die Strömungsbilder von denen starrer Körper nicht wesentlich. Es tritt aber besonders bei höheren Tourenzahlen die zentripetal wirkende Komponente in Erscheinung (vgl. Gleichung (4) und die zugehörige Diskussion): bei kegelförmigem Schwingungsraum ein von der Spitze nach der Basis zu fortschreitendes „Zusammenschnurren", bei schraubenförmigen Drähten eine Deformation des (sonst zylindrischen) Schwingungsraumes zu glockenförmiger Gestalt (Fig. 7). Die Deformation bei rückläufiger Bewegung (Fig. 8) wird durch geringe Unregelmäßigkeiten des letzten Teiles der Schraubenwindung verursacht.

b) **Nachgiebige Körper.** Als Versuchsobjekte wurden Kupferdraht von 0,1 mm Durchmesser, sehr biegsame aus 0,3 mm Messingdraht eng gewickelte Spiralen von 2,5 mm Dicke und etwa 70 mm Länge und seidenumsponnene Litze aus Kupferdraht gewählt. Die 1 mm starke Achse ragt 10 mm aus der Führung heraus und ist 5 mm unterhalb im gewünschten Winkel β abgebogen. An dieses gebogene Ende ist der elastische Draht festgelötet.

α) Kupferdraht 0,1 mm wird bei der Rotation völlig passiv mitgezogen, so daß am Ende des führenden Drahtes ein scharfer Knick entsteht. Der Draht nimmt die Gestalt einer Spirale an, die durch die zentripetalen Kräfte besonders bei rascherer Rotation etwas modifiziert wird. Das Strömungsbild (s. Fig. 9) zeigt in der Abwanderungszone auffallend starke Wirbelbildung. Der Zustrom kommt im wesentlichen von oben; die Strömung im unteren ausgedehnteren Teil des Schwingungsraumes ist geringer. Der Vortrieb nach oben kann dem Augenschein nach keine beträchtliche Größe erreichen.

β) Messingspirale 2,5 mm; $\beta = 30^0$. Bei sukzessiver Steigerung der Umlaufsgeschwindigkeit werden nacheinander die Formen a—d (s. Fig. 10) des Schwingungsraumes durchlaufen. Aus den entsprechenden Formen der „Geißel" (a'—d' nach Momentphotographien) ist zu ersehen, daß der Winkel α — entsprechend der theoretischen Überlegung — mit wachsender Geschwindigkeit kleiner wird. Gleichzeitig bewirkt die zentripetale Komponente eine Annäherung an die Achse. Die Folge ist die „Knoten"bildung. Die

Strömung entspricht etwa Fig. 11. Die Abwanderung — wiederum auf eine schmale Zone größter Geschwindigkeit beschränkt — tritt meist in der Nähe der größten Ausbuchtung ein. Bei langen „Geißeln“ ist eine ausgesprochene Zugwirkung in der Regel nicht zu beobachten. In Fig. 11 ist auch der Strömungsverlauf einiger horizontaler Ebenen wiedergegeben; dieselben Verhältnisse finden

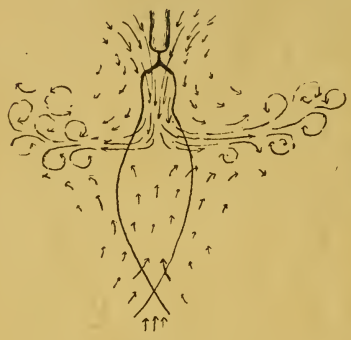

Fig. 9.

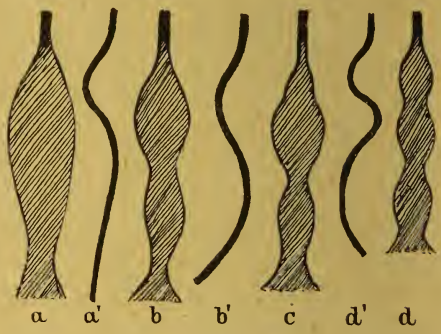

Fig. 10.

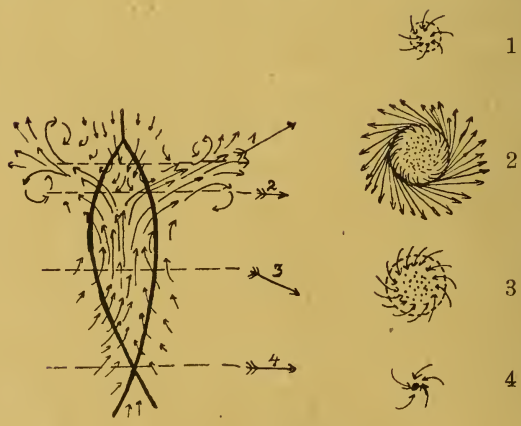

Fig. 11.

Fig. 9: Strömungsbild eines rotierenden sehr dünnen Kupferdrahtes.
Fig. 10: Schwingungsräume und die entsprechenden (passiv erzeugten) schraubigen „Geißel“formen rotierender sehr nachgiebiger Körper (*a*, *b*, *c*, *d* nach Photographien; *a'*, *b'*, *d'* nach Momentaufnahmen im gleichen Maßstab).
Fig. 11: Strömungsbild einer rotierenden elastischen Drahtspirale.

sich mit geringen Variationen bei allen im Vorhergehenden beschriebenen Fällen. (Beachtenswert ist, daß bei den unten offenen Schwingungsfiguren — wo also kein „Knoten“ vorhanden ist — ein zentraler Strang bis etwa zur Mitte des Schwingungsraumes an der rotierenden Bewegung keinen Anteil nimmt.)

Ist $\beta > 45^0$, so tritt bei den gewählten Dimensionen bei der Steigerung der Tourenzahl die zentripetale Komponente zunächst (da r verhältnismäßig groß) zurück: der Schwingungsraum verkürzt

sich außerordentlich unter geringer Zunahme des Durchmessers. Diese Form erweist sich aber als im labilen Gleichgewicht, wie plötzliche Streckungen und Übergänge in die Fig. 10 entsprechenden Formen zeigen, die dann schließlich auch beibehalten werden — gelegentlich unter gewaltsamer Änderung des Winkels β (wenn Kupferdraht 0,5 mm — also genügend weiches Material — die Achse bildet).

Wird die Länge des elastischen Körpers verkürzt, so nähert sich die Strömungsverteilung der der kegelförmigen Schwingungsräume, d. h. es tritt eine Zugwirkung auf.

γ) Kupferlitze. Wurde anstelle der elastischen Spirale ein 10 cm langes Stück weicher seidenumsponnener Kupferlitze befestigt, so stellten sich während der Rotation bis 4 cm lange Strecken der „Geißel" völlig in die Rotationsachse ein. Nach dem Abstellen des Motors wurde die Schraubenform beibehalten.

Bei sehr rascher Rotation ist bei Verwendung elastischer Körper stets die der Kreiselwirkung entsprechende Präzession zu beobachten; bei seitlich einwirkender Kraft — etwa der Schwerkraft auf ein mit horizontaler Achse rotierendes System — ist auch ein während der Rotation im Ganzen gekrümmter Schwingungsraum zu erzielen.

Überblicken wir die geschilderten Verhältnisse, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß eine ausgiebige Ortsbewegung auch **ohne Schraubengestalt** der Geißel zustande kommen kann durch einfaches Umschwingen eines kegelförmigen Raumes. In solchen Fällen geht die Geißel stets voraus (wie tatsächlich bei den meisten Flagellaten). Der Wirkungsgrad muß folgerichtig am größten sein bei einer wenig biegsamen, nicht zu langen Geißel. Bei größerer Biegsamkeit — besonders bei schnellerer Rotation — wird die Geißel **passiv** Schraubenform annehmen müssen, die an sich äußerlich von einer aktiv eingehaltenen Form nicht ohne Weiteres zu unterscheiden ist, dagegen Verschiedenheiten in der Wirkung zeigt. Dieser Schwingungsraum wird mit steigender Winkelgeschwindigheit auch wachsende Stabilität aufweisen und so — wenn keine anderen Kriterien zur Verfügung stehen — eine starre Schraubengestalt vortäuschen können. Besitzt eine tatsächlich annähernd starr rotierende Geißel (aktive) Schraubenform, so ist bei rückläufiger Drehung der Geißelschraube ebenfalls eine Bewegung, mit der Geißel voran, möglich: Ein Vorwärtsschwimmen mit der Geißel am Hinterende ist dagegen nur denkbar bei einer relativ starren **Schraubengeißel** mit rechtläufiger Rotation.

Bei passiv erzeugter Schraubenform der Geißel kann dagegen nur bisweilen — bei ganz bestimmtem Verhältnis von Dimensionen und Bewegungsschnelligkeit — ein vergleichsweise schwacher Vortrieb vorübergehend in Erscheinung treten.

B. Beobachtungen am lebenden Objekt.

1. Allgemeines.

Nun fragt es sich, wie weit wir die am makroskopischen Modell gewonnenen Ergebnisse auf das mikroskopische Objekt übertragen dürfen und welche der geschilderten Bewegungsformen am lebenden Objekt realisiert sind. In der Tat könnte der Einwand erhoben werden, daß wir uns bei der Größenordnung der Flagellen (deren Durchmesser im Mittel kaum 0,5 μ überschreiten dürfte) schon derartig molekularen Dimensionen näherten, daß größere Abweichungen der mechanischen Verhältnisse nicht auszuschließen wären. Man kann auch z. B. an den vollkommen weichen und dünnen Plasmaausstülpungen der „behaarten" Formen von *Monocystis magna* eine deutliche Bewegung wahrnehmen, die in ihrem Charakter und der Größenordnung völlig der Brown'schen Molekularbewegung gleich großer freischwimmender Teilchen entspricht[8]).

8) Desselben Ursprungs sind wahrscheinlich die Bewegungen, die Czerny (1869) an wimperartigen Fortsätzen wahrnahm, die sich an Amöben nach Zusatz von $^1/_4$ % Chlornatriumlösung bildeten. Ganz ähnliche Erscheinungen an ganz feinen Plasmafädchen konnte ich an Zellen der Wurzelhaube von *Hydrocharis morsus ranae* beobachten nach Plasmolyse mit 3% Chlornatriumlösung. Der kugelig abgerundete Protoplast (Zellsaftraum mit dünnem Plasmabelag) erscheint allseitig durch außerordentlich feine, kaum sichtbare Plasmafädchen aufgehängt. Einzelne dieser Fädchen, die nicht so straff sind, zeigen schwingende Bewegungen, noch lebhaftere solche Fäden, die einseitig abgerissen zu sein scheinen, also frei in dem von Plasmolyticum erfüllten Raum spielen. Durch Vergleich mit winzigen Körnchen, die sich freischwimmend am selben Orte finden, läßt sich wiederum feststellen, daß die Bewegungen noch von der Größenordnung der ihren Dimensionen entsprechenden Brown'schen Bewegung sind; sie dauern auch nach Abtötung des Plasmas durch Lugol'sche Lösung fort, wenngleich weniger ausgiebig (wahrscheinlich infolge der Veränderungen des physikalischen Zustandes des Plasmas durch die Fixierung). Noch lebhafter schienen mir die Bewegungen unter gleichen Umständen bei Zellen der Wurzelhaube von *Trianea bogotensis* zu sein. Das Plasma selbst zeigte in beiden Fällen keinerlei Strömung. Endlich sind von Schmidt (1914) solche schwingende Protoplasmafäden an zentrifugierten Zellen von *Spirogyra crassa* beobachtet worden, deren Bewegungen aber nach der gegebenen Darstellung bedeutend intensiver sein müssen und völlig den Eindruck aktiver Plasmatätigkeit machen. Es sind an gespannten Fäden „dauernd wellig zuckende Bewegungen" wahrnehmbar, während frei in den Zellraum ausgeschleuderte Fäden oft „wie einseitig festgeheftete Spirillen in das Zellende spielen". Als mechanische Leistung scheinen diese Gebilde den Rücktransport der durch die Zentrifugalkraft verlagerten Chromatophoren bewerkstelligen zu können (das Zellplasma selbst zeigt heftige Strömungen). Wir sehen in diesen Beispielen Übergänge von passiver zu aktiver Tätigkeit (allerdings noch ohne ausgesprochenen Rhythmus), die ganz der Tätigkeit gewisser Geißeln ähnlich sein kann, ohne daß besondere Differenzierungen des Plasmas vorgebildet zu sein brauchen. Diese Beobachtungen sind vielleicht in Analogie zu setzen mit den zuerst von Bütschli (1883) beschriebenen Schwingungserscheinungen an typischen Pseudopodien von *Amoeba radiosa*, denen sich die zahlreichen Beobachtungen von Übergangsgebilden zwischen Pseudopodien und Cilien (bezw. Geißeln) zwanglos anschließen (Zusammenstellung der Beobachtungen findet sich bei Goldschmidt (1907) und Erhard (1910). Überall sehen wir, daß das Protoplasma in seiner Gesamtheit und zwar an jeder beliebigen Stelle unter Umständen zu mehr oder

Es zeigt sich aber, daß dieser Einfluß bei der aktiv bewegten Geißel nicht mehr in den Vordergrund tritt.

Es ist auch verständlich, daß die Geißeln — obwohl sie infolge ihrer riesenhaften Oberflächenentwicklung eine bedeutende Festigkeit zu besitzen scheinen[9]) — nicht vollkommen starr sind, sondern mehr oder weniger biegsam erscheinen: wir werden darum besonders die Erscheinungen erwarten müssen, die sich aus den Versuchen mit elastischen Gebilden ergaben. Wir müssen weiter in Rechnung ziehen, daß natürlich von einer tatsächlichen **Rotation** der Geißel gegen den Körper keine Rede sein kann, wie nochmals hervorgehoben werden soll. Wird — wie in sehr vielen Fällen einwandfrei nachgewiesen ist — eine Rotationsfigur umschwungen, so ändert sich trotzdem die **Orientierung** der Geißel dem Körper gegenüber **nicht**. (Wie diese Bewegung zustandekommt, ist zunächst für unsere Betrachtung der äußeren Mechanik nebensächlich, und wir können uns mit der morphologisch nichts voraussetzenden Vorstellung der „Kontraktionslinie" mit Bütschli begnügen.) Diese Feststellung gewinnt Bedeutung, wenn wir z. B. annehmen, daß die Geißel einmal nicht drehrund ist — wie wir bisher eigentlich stillschweigend voraussetzten — sondern etwa ovalen Querschnitt besitzt oder gar bandförmig ausgebildet ist. Es leuchtet ohne Weiteres ein, daß dann die elastischen Eigenschaften in verschiedenen Richtungen ungleich sind, daß sich die Geißel durch die gleiche Kraft in der Richtung des kurzen Durchmessers leichter krümmen läßt als in der Ebene des längeren, der senkrecht dazu verläuft. Die Folge davon ist, daß der Schwingungsraum dann keine regelrechte Rotationsfigur bilden kann, sondern auch abgeflacht wird, ellip-

---

weniger energischer Bewegung fähig sein kann. Die Tatsache, daß diese Eigenschaft bisweilen auch leblosen Gebilden zukommen kann — z. B. den flüssigen Kristallen bezw. ihren Myelinformen, die recht ausgiebige und rasche Bewegungen ausführen können, worauf O. Lehmann (1908) in zahlreichen Publikationen hinweist — kann uns auch als Beleg dafür dienen, daß gerade zur Erzielung der scheinbar verwickeltsten Bewegungsformen kein komplizierter anatomischer Bau notwendig vorhanden sein muß und daß manches, was uns als aktive Lebensäußerung erscheint, sich rein physikalisch aufklären kann, während die einfacher scheinenden rhythmischen Bewegungen auf diese Art nicht reproduziert werden können. Die Berechtigung, derartigen Analogieschlüssen weitergehende Bedeutung zuzuschreiben, ist allerdings vorläufig noch durchaus anzuzweifeln.

9) Das hängt u. a. zusammen mit der Tatsache, daß sich bei derartig kleinen Dimensionen die Unterschiede zwischen den einzelnen Aggregatzuständen zu verwischen beginnen. So geht z. B. aus einer Untersuchung von Hatschek (1910) hervor, daß sich kleine Flüssigkeitströpfchen in ihrem Verhalten um so mehr festen Körpern nähern, je kleiner sie sind. Für das — allem Anschein nach zähflüssige — lebende Plasma sind wir denn wohl berechtigt, dasselbe anzunehmen. — Weiterhin ist es nicht undenkbar, daß die Geißeln infolge der bei rascher Tätigkeit recht gleichförmigen äußeren mechanischen Verhältnisse noch eine weitere Versteifung erfahren — etwa so wie die Stoffpropeller von Parseval und Hoste, die ihre Form und Festigkeit lediglich der Zentrifugalkraft verdanken.

tischen Querschnitt erhält. Fig. 12 stellt schematisch einen Querschnitt durch einen solchen elliptischen Schwingungsraum dar: in der Richtung des längeren Geißeldurchmessers ist die geringere Durchbiegung, der kurze Durchmesser der Schwingungsfigur. Aus der Darstellung geht nun noch etwas anderes hervor, wenn wir uns die Wirksamkeit der zentripetalen Komponente überlegen. Gleichung (4) zeigte uns, daß die Wirkung um so mehr wächst, je breiter der bewegte Körper ist und je näher er sich der Ro-

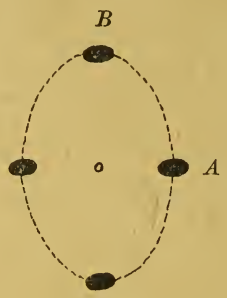

Fig. 12: Querschnitt durch einen elliptischen Schwingungsraum.

tationsachse befindet. Vergleichen wir Fig. 12, so erkennen wir, daß beide Faktoren in der Stellung OA eine Steigerung der Wirkung gegenüber der Lage OB bedingen: Durch die während der Rotation auftretenden Widerstände wird der Schwingungsraum noch weiter abgeflacht. Das ist im übrigen für unser Objekt sehr zweckmäßig, denn dadurch wird erreicht, daß die Geißel mehr ruderblattartig wirkt und größere Flüssigkeitsmengen in Bewegung setzt. Eine weitere rein mechanische Folge (aus ähnlichen Überlegungen ableitbar) wird eine Torsion der Flagellen während der Bewegung sein. — Die Schwimmbahn des ganzen Organismus ist außer von der Arbeitsweise der Geißeln auch noch abhängig von der Symmetrie des bewegten Körpers und der Stelle der Geißelinsertion, worauf nur beiläufig hingewiesen werde möge. Durch derartige Asymmetrien des Körpers werden die bekannten — meist spiraligen — Schwimmbahnen der meisten durch Geißeln bewegten Organismen verursacht. (Nähere Angaben über das Zustandekommen finden sich z. B. bei Reichert, Ulehla).

Den bisher diskutierten zwangläufigen Geschehnissen überlagern sich nun beim lebenden Objekt noch solche wechselnder Natur, die wir vorauszusagen meist nicht imstande sind, und die wir in ihrer Gesamtheit wohl als Reizbeantwortungen — mag der Reiz nun in den Verhältnissen der Umwelt oder inneren physiologischen Prozessen liegen — aufzufassen haben. Sowohl Tempo wie Sinn der Bewegung können „willkürlich“ geändert oder durch einzelne andersgeartete Krümmungen oder Schnellbewegungen modifiziert oder durchbrochen werden. Denn zweifellos muß man dem Plasma

der Geißel an der ganzen Strecke Kontraktilität zuerkennen, wofür vor allem die Beobachtungen nur partiell arbeitender Geißeln (z. B. *Astasiopsis distorta* Duj., *Petalomonas abeissa* Duj., *Pleotia vitrea* Duj. nach Seligo [1887]; am bekanntesten ist die meist nur im distalen Teile tätige Geißel von *Peranema trichophorum*) sprechen. Ob man den zahlreichen Beobachtungen der Bewegungen abgeworfener oder durch „Unglücksfall" amputierter Geißeln (z. B. von Peter [1899], Klebs [1881—85], Bütschli [1885], Schilling [1891], Fischer [1894], Rothert [1894], Prowazek [1900], Reichert [1909], Pascher [1918]) in dieser Hinsicht so weitgehende Bedeutung beimessen kann, möchte ich angesichts der mannigfachen Bewegungserscheinungen anorganischer physikalisch-chemisch-heterogener Systeme (vgl. z. B. die bekannten Versuche von Quincke [1888], Bütschli [1892], Rhumbler [1898] u. a.) noch dahin gestellt sein lassen[10]). Es wird auch von solchen isolierten Geißeln (auch wenn noch ein Teil des Körperplasmas anhaftet) in der Regel keine koordinierte Bewegung mehr ausgeführt, sondern nur ein mehr unregelmäßiges Zucken. Dagegen ist eine Beobachtung von Úlehla bemerkenswert, der „gelegentlich im Dunkelfeld den Lichtraum einer *Monas marina* sich von einem geschädigten Körper losreißen und in voller Tätigkeit als flaches leuchtendes Täfelchen unter lebhafter Rotation vorwärts schwimmen" sah.*)

Gegenüber den bisher besprochenen eingeißeligen Formen (zu denen vor allem Flagellaten und Algenschwärmer gehören) zeigen die während der Bewegung aus vielen Einzelgeißeln zusammengesetzten Geißelzöpfe von Bakterien mancherlei Eigenheiten, weshalb sie auch gesondert besprochen werden sollen.

2. Die Geißeln der Flagellaten.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wenden wir uns der Diskussion der tatsächlichen Verhältnisse zu. Es liegt der Gedanke nahe, sich Klarheit über die Vorgänge bei der Bewegung des Organismus zu verschaffen durch Übertragung der geschilderten Versuchsmethodik auf das mikroskopische Objekt. Ich habe denn auch versucht, die Strömungen bei Dunkelfeldbeleuchtung sichtbar zu machen, z. B. durch Zusatz eines alten stabilen Silberhydrosols (Credé). Es zeigte sich aber, daß die Größenordnung der zu erwartenden Strömungserscheinungen hinter der Brown'schen Molekularbewegung der kleinen Teilchen zurückblieb, so daß kein befriedigendes Resultat erhalten werden konnte. Als ebenso wenig

10) Vgl. auch Anm. 8.

*) Anm. b. d. Korrektur: Neuerdings habe ich durch intensive Reizung bei *Paramaecium caudatum* als Reaktion ein Abwerfen des Cilienkleides erreicht, bei dem sich die einzelnen abgeworfenen Cilien — an denen noch das Basalkorn haftet — noch sekundenlang rhytmisch bewegen. Nähere Beschreibung dieser Erscheinung erfolgt später im Zusammenhang.

günstig erwies sich die Übertragung der Objekte in eine gröbere Mastixemulsion oder Tuscheaufschwemmung. Dagegen lassen sich eine ganze Reihe von Tatsachen und Schlußfolgerungen aus der Beobachtung der Form der Schwingungsräume bei der üblichen Dunkelfeldbeleuchtung ableiten. Meine dahingehenden Beobachtungen decken sich im wesentlichen mit den sorgfältigen Darstellungen Úlehlas (1911), an dessen Ausführungen ich im folgenden hauptsächlich anknüpfe, weil mir die dort gegebene Deutung der Figuren in vielen Fällen nicht stichhaltig erscheint. Die folgenden Erörterungen beziehen sich nur auf solche Flagellaten, deren Geißeltätigkeit so rasch verläuft, daß deutliche Schwingungsräume entstehen. Daneben gibt es ja auch eine Reihe

Fig. 13.

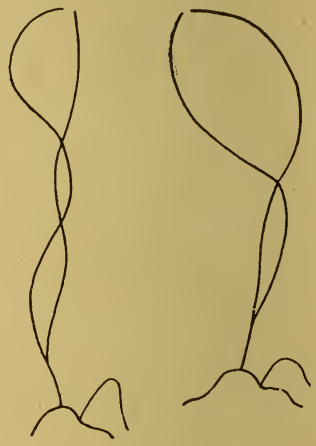

Fig. 14.

Fig. 13: Schwingungsräume der Geißel von *Monas vivipara* (nach Úlehla p. 654, 658).
Fig. 14: Schwingungsräume der Geißel von *Monas amoebina* (nach Ulehla p. 659).

von Formen, die abweichende Verhältnisse zeigen — wo die Geißeln nur teilweise (*Peranema*, *Petalomonas*) oder als Ruder tätig sind (*Multicilia*, *Hexamirus*)

Bei den Flagellaten geht in der Regel der Schwingungsraum voraus und nur in besonderen Fällen — als Reaktion auf äußere Reize — tritt ein vorübergehendes Rückwärtsschwimmen ein. Der Schwingungsraum ist nur in seltenen Fällen eine vollkommene Rotationsfigur (*Trepomonas* [Úlehla]), öfter wenigstens annähernd erreicht (*Monas viripara*, *Bodo saltans*, *Euglena viridis*). Er besitzt in der Regel die Gestalt einer sehr schlanken Glocke, deren Achse bei längerer Geißel auch mehr oder weniger gekrümmt sein kann (Fig. 13). Das ist auch einer der Hauptgründe, die Úlehla veranlaßt haben, die Allgemeingültigkeit der Theorie Bütschlis anzuzweifeln — gewiß mit Recht. Er führt aus (a. a. O. p. 661): „daß eine Schraube, deren **Querschnitt** eine schmale Ellipse,

deren Achse stark und während der Bewegung konstant gebogen ist, als ein während der Drehung sich immer neu bildender Körper kaum vorstellbar erscheint". Nach dem Ergebnis unserer Untersuchung am Modell mit horizontaler Achse ist eine solche Figur als Folge der Schwingung eines langen elastischen Körpers von elliptischen Querschnitt (wobei freilich die Schraubengestalt nur passiv erzielt wird) aber durchaus denkbar, nur daß dann anstelle der in allen Punkten des „Geißel"modells wirksamen Schwerkraft eine entsprechende Kontraktion als Ursache der Krümmung zu denken ist. Wenn wir uns daran erinnern, daß die Geißel in allen Lagen die gleiche Orientierung zum Körper behält, ist auch die Einheitlichkeit der Krümmung verständlich. Eine hübsche Bestätigung unserer Voraussetzungen finden wir ferner bei der Betrachtung besonders lang begeißelter Formen. Es tritt dann bei voller Tätigkeit dieselbe „Knotenbildung" auf, wie wir sie an rotierenden langen elastischen Körpern beobachten konnten, so z. B. bei der langen Geißel von *Monas amoebina* (Fig. 14).

Weitaus am häufigsten sind bei den Flagellaten die Fälle, wo der Lichtraum sich als mehr oder weniger elliptisch erweist (*Monas vulgaris*, *Chromulina Rosanoffii*, *Chilomonas paramaecium*). Dasselbe konnte Ülehla außer den genannten noch bei *Pandorina morum*, *Scytosiphon lomentarius*, *Phyllitis fascia* nachweisen. Der Schwingungsraum kann oft auf eine ganz flache Scheibe reduziert erscheinen — besonders bei lebhaftem Schwimmen (*Monas vulgaris*). Bei abnehmender Tätigkeit verbreitert sich der Schwingungsraum infolge der geringeren Wirksamkeit der „zentripetalen Kompenente". Ähnliches beobachtete Úlehla an den Schwärmern von *Phyllitis fascia*. Bei weiterer Verlangsamung wird schließlich die Bewegung unregelmäßig, das Schwimmen unruhig, „zappelnd". Die Geißel kann dann recht komplizierte Bewegungen ausführen, die aus dem Zusammenwirken lokaler Kontraktionen und des Wasserwiderstandes hervorgehen. Die Kontraktionen selbst scheinen mir, soweit man aus dem Bild durch intensives Licht und Wärme geschädigter (also absterbender) Geißeln z. B. von *Gonium pectorale* auf normale Verhältnisse schließen darf, von der Insertionsstelle nach der Spitze der Geißel [11]) zu fortzuschreiten. Die Kraft eines einzelnen Geißelschlages läßt sich am schönsten bei *Chilomonas paramaecium* erkennen; einzelne still liegende oder langsam schwimmende Organismen vermögen sich mit solchen Einzelschlägen eine ganze Strecke weit fortzuschnellen. — Bei voller Geißeltätigkeit wird dann durch

11) Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei erwähnt, daß im folgenden die Termini „Basis" und „Spitze" der Geißel morphologisch zu verstehen sind im Gegensatz zu den geometrisch gefaßten Begriffen „Basis" und „Spitze" eines kegelförmigen Schwingungsraumes.

die Wirkung des Wasserwiderstandes eine Stabilisierung der Schwingungsfigur erreicht, und vielleicht können auch etwa vorhandene Unregelmäßigkeiten der Bewegungsimpulse ausgeglichen werden. Diese elliptischen Schwingungsräume können nun entweder eine Folge vektoriell verschiedener Kontraktionen sein oder — wie oben auseinandergesetzt wurde — der Querschnittsgestalt der Geißel ihren Ursprung verdanken. Eine endgültige Klärung dieser Frage ist m. E. noch nicht möglich, da es außerordentlich schwierig ist, die Form der Geißel einwandfrei festzustellen[12]) und die Angaben darüber sind mit äußerster Vorsicht aufzunehmen. Wer einmal versucht hat, sich über die Oberflächengestalt solcher fast an der Grenze des Sichtbaren liegenden Objekte klar zu werden, wird meine Skepsis verstehen. Besondere Schwierigkeiten macht die Beurteilung von solchen Dimensionen leider bei der dafür geeignetsten Beobachtungsmethode — der Dunkelfeldbeleuchtung — wegen der eigenartigen optischen Verhältnisse (vgl. auch Siedentopf 1912 p. 43). Immerhin können wir für die relativ kräftige Geißel von *Chilomonas* einen elliptischen Querschnitt als wahrscheinlich annehmen. Weitere Struktureinzelheiten sind mit Sicherheit nicht zu entscheiden[13]).

Große Bedeutung für die mechanische Auffassung der Geißelbewegung legt Ulehla den an und in den Schwingungsräumen auftretenden helleren Stellen und Linien bei, die eine Folge der durch die Kontraktion erhöhten Dichte des Plasmas seien. Buder (1915) erwähnt beiläufig, daß er diese Erklärung nicht für wahrscheinlich halte. Nach wiederholter sorgfältiger Prüfung kam ich zu dem Ergebnis, daß es sich bei den mir vorliegenden Fällen um eine rein physikalische Erscheinung handelte, die von Siedentopf

---

12) Unter Berücksichtigung der mitgeteilten Betrachtungen über die Gestalt des Schwingungsraumes könnte man es unternehmen, Gestalt und Orientierung der Geißel aus der Lage und dem Querschnitt des „Lichtraumes" abzuleiten. Der Weg ist aber m. E. noch unsicher, da die durch Torsion verursachten Änderungen ihrer Größe nach nicht bekannt sind.

13) Ulehla berichtet sowohl von *Chilomonas* (p. 669) wie von *Euglena* (p. 674), daß bei der Beobachtung im Dunkelfeld das zentrale Geißelplasma am normalen Tier optisch leer — also dunkel —, der Rand der Geißel dagegen hell, also optisch voll erschien. Diese Ausdrucksweise kann insofern zu Mißverständnissen führen, als man daraus auf das Vorhandensein einer besonderen Geißelmembran schließen könnte, denn als „optisch voll" bezeichnet man eben eine physikalisch heterogene Substanz, deren einzelne ultramikroskopische Einschlüsse das Licht abbeugen Eine derartige Wandschicht ist aber zur Sichtbarmachung der Grenzen der Geißel durchaus nicht nötig, weil eine Darstellung der Kanten schon einfach infolge der Differenz der Brechungsexponenten (Wasser-Protoplasma) erfolgt (vgl. Siedentopf, 1908, p. 425). Sie ist aber auch nicht auszuschließen; wenn sie nämlich genügend dünn ist, nähert sich die Helligkeitsverteilung der nur durch die optische Dichte verursachten Erscheinung, wovon man sich an Hand einer graphischen Darstellung leicht überzeugen kann Wir können bei so kleinen Objekten wie den Geißeln garnicht entscheiden, ob eine dünne optisch volle (also heterogene) Randschicht existiert oder nicht.

(1912 p. 38) unter der Bezeichnung des „wandernden Lichtscheins“ erörtert worden ist. Sie beruht darauf, daß bei Neigungen des linearen Objektes gegen die Tischebene nach Überschreitung eines bestimmten Grenzwinkels (der für die von Úlehla benützte Optik [Paraboloidkondensor und Zeiß-Apochromat 3 mm mit Aperturblende] etwa 50°30′ beträgt) die Lichtstärke sinkt und schließlich bei steileren Neigungen Null wird; diese Erscheinung hat mit Azimutfehlern nichts gemein und läßt sich auch nicht ganz vermeiden. Siedentopf selbst warnt davor, diese Erscheinung zur Diagnose biologischer Veränderungen heranzuziehen. Es ist einleuchtend, daß an einer schraubig bewegten Geißel ein scheinbar über sie hinkriechender Lichtschein entstehen muß, der sehr wohl zu der Vorstellung einer fortschreitenden Kontraktion führen kann. Besonders deutlich ist der tatsächliche Vorgang an den relativ großen und langsam beweglichen reifen Spermatozoen von Fröschen zu verfolgen (am schönsten in der Nähe des optisch vollen Halsteiles). Daß es sich bei den von Úlehla beobachteten „Kontraktionslinien“ um dieselbe Erscheinung handelt, geht deutlich aus dem Verlauf dieser Lichtlinien hervor: sie sind am stärksten ausgeprägt bei den ganz oder annähernd kreisförmig schwingenden Geißeln und fehlen in der Regel bei den flachen Schwingungsräumen. Und wo sie vorhanden sind, werden sie dort unsichtbar, wo die Neigung der Geißel den Wert von 45° schätzungsweise überschreitet.

Wir sehen also, daß in der Hauptsache die Geißeln der Flagellaten sich verhalten wie mehr oder weniger weiche und biegsame Gebilde mit einfacher **kegelförmiger** Bewegung des basalen Teiles. Von einer Schraubenwirkung im Sinne Bütschlis kann in der Mehrzahl der Fälle keine Rede sein, nur bei der Rückwärtsbewegung nach Reizen kann durch vorübergehende Steigerung der Rotationsgeschwindigkeit eine passiv schraubenförmige Gestalt und damit eine mäßige Fortbewegung mit nachfolgender Geißel erzielt werden.

3. Die Geißeln der Bakterien.

Seit der Entdeckung der Geißeln als Bewegungsorgane bei *Thiospirillum* (*Ophidiomonas*) *jenense* durch Ehrenberg (1838) und bei *Spirillum volutans* durch Cohn (1872) finden sich eingehendere Beobachtungen der Geißelbewegung lebender Bakterien erst in den schon mehrfach erwähnten Arbeiten von Reichert (1909), Fuhrmann (1910), Úlehla (1911) und Buder (1915) wieder. Dagegen haben wir durch eine außerordentlich große Anzahl von Untersuchungen, die sich an die grundlegenden Arbeiten von Koch (1877) und besonders Löffler (1889) anschlossen, mit Hilfe der verschiedenen färberischen Methoden Klarheit darüber erhalten, daß sich die Geißeln ganz allgemein bei den aktiv beweglichen

Formen und Zuständen der Bakterien vorfinden. Trotz der fortgeschrittenen Methodik der Dunkelfeldbeleuchtung gelingt es aber nur bei einer beschränkten Anzahl von Objekten, diese Geißeln im Leben sichtbar zu machen, da sie in den überaus meisten Fällen so außerordentlich dünn sind (höchstens 0,05 μ im Durchmesser), daß die von ihnen abgebeugte Lichtmenge nicht dazu ausreicht, einen Lichteindruck im Auge hervorzurufen. Wir können schon morphologisch zwei Formen von Geißeln unterscheiden: lange, äußerst dünne und biegsame Gebilde einerseits, verhältnismäßig kurze und derbere Organe (besonders typisch bei Spirillen) andererseits, die noch dazu nicht selten zu Büscheln vereint in Wirksamkeit treten. Mit diesen gröberen Geißeln, die recht leicht zu beobachten sind und wohl auch die einfacheren mechanischen Verhältnisse zeigen, wollen wir uns ausschließlich beschäftigen.

Da finden wir in *Chromatium Okeni* (*Monas Okeni*), ein Objekt, das man, wie schon Buder (1915) hervorhob, mit Recht als Schulbeispiel für eine der Bütschli'schen Theorie entsprechende Bewegung hinstellen kann. Und ich will gleich vorwegnehmen, daß dies unter den daraufhin untersuchten Organismen bisher der einzige Fall ist, bei dem diese Annahme wirklich zwingend erscheint[14]). *Chromatium* ist nur unipolar begeißelt und schwimmt in der Regel mit der Geißel am „hinteren" Pol. Die derbe und verhältnismäßig lange Geißel erscheint in der Ruhe als rechtsläufige Schraube (im Sinne der Botaniker) von etwa 1 bis 2 vollen Umgängen. Man gewinnt ohne weiteres den Eindruck, daß es sich um ein verhältnismäßig stabiles Gebilde handelt. Daß auch diese Geißel die Fähigkeit der Kontraktion besitzt, hat schon Migula (1897) beobachtet und anschaulich beschrieben. Ob die Kontraktion wirklich, wie Migula schildert, vom distalen Ende nach der Insertionsstelle zu fortschreitet, wage ich nach meinen gelegentlichen Beobachtungen nicht zu entscheiden. Der Schwingungsraum dieser Geißel ist glockenförmig und genau drehrund (vgl. a. Buder [1915] p. 548), genau so, wie man ihn am Modell von einem ähnlich gebogenen dünnen (also etwas nachgiebigen) Aluminiumdraht erhält. Das würde an sich noch nicht beweisend sein, da einerseits die Schraubenform ja passiv in ähnlicher Weise zustandekommen könnte und andererseits das Fortbestehen der Schraubengestalt auch bei dem vollkommen biegsamen Modell konstatiert wurde. Freilich nur in ähnlicher Weise, denn bei der passiven Schraubengestalt erscheint ein bemerkenswerter Unterschied in der Krümmung des an der Insertionsstelle gelegenen Teiles gegenüber dem distalen Ende (vgl. Fig. 10), während bei unserem Objekt die Schraubenwindungen annähernd gleiche Ganghöhe und Ausbildung besitzen. Viel bedeutsamer ist

14) Vermutlich sind ähnliche Verhältnisse auch bei verschiedenen *Vibrio*-Arten verwirklicht.

eine andere Tatsache, daß nämlich das *Chromatium* auf plötzliche Lichtreize mit einer „Schreckreaktion" antwortet: es fährt (wie zuerst Engelmann [1888] eingehend studierte), ohne seinen Körper zu wenden, eine Strecke zurück, um dann bald wieder in die normale Schwimmbewegung überzugehen. Buder (1915) konnte zeigen, daß diese Umkehr der Bewegung lediglich durch einen Wechsel der Umdrehungsrichtung der Geißel bedingt wird, wobei die Gestalt des Schwingungsraumes im wesentlichen erhalten bleibt. Nun schwimmt also der Organismus mit vorangestellter Geißel, und zwar mindestens mit der gleichen Geschwindigkeit wie bei normalem Schwimmen, mitunter sogar rascher. Dies alles — die Form des Lichtraumes, die Schwimmgeschwindigkeit, der Wechsel der Schwimmrichtung mit dem Rotationssinn — kann nur dann vereinigt sein, wenn die Geißel nun in verhältnismäßig starrer schraubenförmiger Gestalt (und immer noch als „Rechtsschraube") links herum rotiert. Dabei werden naturgemäß viel höhere Anforderungen an die Stabilität des Organes gestellt als bei der gewöhnlichen Rotationsrichtung — man bedenke nur, daß nun das freie Ende der Geißel in der Bewegungsrichtung (nicht zu verwechseln mit der Schwimmrichtung!) vorangehen muß, während es beim normalen Schwimmen gewissermaßen nachgezogen wird. Damit hängt es auch vielleicht zusammen, daß dieses Rückwärtsschwimmen nicht längere Zeit anhält, sondern bald wieder aufgegeben wird. Aus den angegebenen Gründen erscheint es verständlich, daß sich dieser Bewegungsmodus nur ausbilden kann bei Formen, deren Geißeln genügend starr sind und die Fähigkeit besitzen, sich aktiv schraubenförmig zu krümmen, eine Tatsache, die uns wieder zu der Annahme einer wandernden spiraligen Zone größter Kontraktion führen muß.

Ebenfalls auf den Boden der Theorie Bütschli's stellt sich Reichert (1909) auf Grund seiner Beobachtungen an *Spirillum volutans*. Dieser Organismus trägt in der Regel an jedem Pol ein Büschel von etwa 20 bis 25 Einzelgeißeln, die sich während der Rotation zu einem einheitlichen „Geißelzopf" verflechten. Ist schon die Einzelgeißel ein verhältnismäßig derbes Objekt, so gilt das natürlich von dem ganzen Geißelzopf erst recht. Auch hier hat bereits Migula die Fähigkeit der Kontraktion festgestellt und hebt hervor, daß die Bewegung stets schraubenförmig, nie wellenförmig erfolge. Beim ruhenden Individuum ist der bis zu 24 μ lange Geißelschopf, wie von Reichert und Fuhrmann übereinstimmend berichtet wird, in Form einer (im Sinne der Botaniker) linksgängigen Schraube von etwa 51° Steigungswinkel[15]) — zuweilen auf einen Kegelmantel — aufgewunden. Während der Bewegung ist nach ihrer Darstellung, der sich noch Ulehla (1911) an-

15) Vgl. Gleichung (3) und die zugehörige Diskussion!

schließt, nur die jeweils hintere Geißel tätig, während die vordere Geißel nur um den Körper geschlungen sein soll. Sowohl Reichert wie Fuhrmann haben nun beobachtet, daß während der Bewegung die Schwingungsräume um so flacher werden, je rascher die Rotation erfolgt und Fuhrmann gibt richtig an, daß dabei der Steigungswinkel verkleinert wird — während Reichert nur eine Streckung der Geißel beschreibt. Zur Erklärung dieser Erscheinung nimmt Reichert an, daß bei rascherer Rotation, also schneller verlaufenden Kontraktionen die Geißel nicht mehr imstande sei, die den Kontraktionen entsprechenden Endlagen einzunehmen. Nach unseren bisherigen Betrachtungen werden wir dagegen geneigt sein, an Stelle dieser etwas gezwungenen Deutung die Erscheinung auf

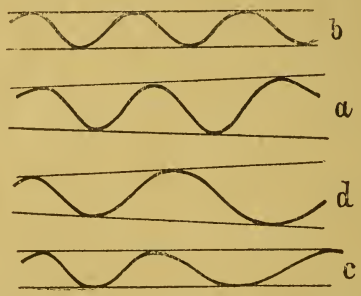

Fig. 15: Geißelformen von *Spirillum volutans* (nach Fuhrmann, p. 138).

die Wirkung des Wasserwiderstandes zurückzuführen. Diese Anschauung erhält noch wesentliche Stützen durch weitere Beobachtungen derselben Autoren. So findet sich bei Fuhrmann die Beobachtung, „daß eine Verschiedenheit der Ganghöhen eintreten kann, die man sogar ziemlich oft beobachten kann; in der Fig. 2 (hier wiedergegeben als Fig. 15. Der Verf.) sind solche Ganghöhenunterschiede in c und d wiedergegeben. Die genannten Formen wechseln an ein und demselben *Spirillum* während der Bewegung sehr häufig.“ Der Vergleich mit Fig. 10 d' zeigt frappante Ähnlichkeit. Weiter berichtet Reichert, daß bei steigender Geißellänge bis zu einem Betrag von etwa 24 μ die Geschwindigkeit zunimmt, bei noch längeren Geißeln „infolge Ermüdung“ wieder geringer wird: auch meine Versuche mit sehr biegsamen „Geißelmodellen“ zeigten, daß nach Überschreitung eines (übrigens von der Rotationsgeschwindigkeit abhängigen) Grenzwertes der Geißellänge eine Abnahme des Wirkungsgrades zu verzeichnen ist. Ebenso einfache Aufklärung findet eine andere von Reichert berichtete Erscheinung: daß nämlich „bei verhältnismäßig langer Geißel mit ein bis zwei vollen Windungen die Drehung des Körpers im allgemeinen rascher von statten geht, wenn die Geißel weit ausgebaucht ist, als wenn sie flach gestreckt ist“. Im ersteren Fall muß der Widerstand, den die Geißel bei der Bewegung erfährt, größer sein als

im letzteren, während der Widerstand des rotierenden Körpers sich in geringeren Grenzen ändern wird. Nehmen wir an, daß in beiden Fällen die absolute Rotationsgeschwindigkeit der Geißel gegen den Körper fast unverändert bleibt (weil die vom Organismus produzierte Energie wohl als konstant angesehen werden kann), so muß eine Verschiebung derart eintreten, daß die relative Geißeldrehung abnimmt, während die beobachtete Körperrotation um den gleichen Betrag rascher wird.

Die Versuche von Reichert geben mir noch Veranlassung, auf den Einfluß der Beschaffenheit des Mediums einzugehen. Um die Beobachtung der Geißelbewegung in den Einzelheiten zu ermöglichen, hat er seine Objekte in 1—5 % Gelatinelösungen untersucht (der Zusatz visköser Stoffe wie Quittenschleim, Agar, Traganth u. s. w. ist ja zur Verlangsamung der raschen Bewegungen von Infusorien und Flagellaten schon öfter benutzt worden). Die Folge der bedeutend erhöhten Viskosität ist natürlich eine erhebliche Steigerung des Widerstandes und es wird nicht nur die Schwimmgeschwindigkeit herabgesetzt, sondern auch die Bewegung der Geißel behindert. Als auffälligste Wirkung müssen wir erwarten, daß die „zentripetale Komponente“ noch mehr hervortritt, daß also der Schwingungsraum noch bedeutend schlanker wird als in Wasser bei gleicher Umdrehungsgeschwindigkeit. Aus den gleichen Betrachtungen ergibt sich, daß sich die Geißel so verhalten muß, als sei sie nachgiebiger geworden. Das ist nun auch tatsächlich zu beobachten. Auch Reichert ist diese Tatsache nicht entgangen (l. c. p. 53): „Ebenso beobachtet man, daß die Geißel in zähflüssigen Medien äußerst flachgestreckt wird, obwohl der Körper in diesem Falle infolge des großen Widerstandes, den er bei der Bewegung erfährt, nur verhältnismäßig langsam vorwärts kommt. Aber die Kontraktionen durch die Geißeln pflanzen sich jedenfalls sehr rasch fort, was der intensiven Tätigkeit der Geißeln entspricht.“ Bei dem Erklärungsversuch Reichert's ist nicht recht einzusehen, weshalb in dem zähen Medium die Tätigkeit der Geißel gesteigert werden (Reichert, l. c. p. 63) und die Kontraktionen rascher ablaufen sollen. Das Gegenteil ist m. E. wahrscheinlicher. Daß bei solcher mechanischer Verlangsamung der Ablauf der Geißelbewegung nicht mehr dem normalen entspricht, hat auch Úlehla (1911) erkannt und ihre Anwendung vermieden.

Wenn wir die bisher besprochenen Beobachtungen an längeren Geißeln überblicken, so müssen wir den Eindruck gewinnen, daß sich die Geißel im wesentlichen als biegsamer Faden verhält, dessen Schraubengestalt mindestens zu einem Teil passiv durch Widerstandskräfte verursacht ist, und daß die Energieentwicklung ihren größten Wert in der Nähe der Geißelbasis erreicht.

In meinen Rohkulturen (besonders über faulendem Froschlaich) waren die Spirillen kürzer begeißelt und stellten sich in der Weise

dar, wie Úlehla beschreibt. Die Geißeln machen im wesentlichen eine Kegelschwingung, während von einer ausgesprochenen Schraubenform nichts zu sehen ist (höchstens $^1/_2$ Schraubenwindung). Trotzdem ist die Fortbewegung auch hier recht lebhaft. Das erklärt sich aber recht einfach aus der Besonderheit der Körperform. Wir haben da eine rechtläufig gewundene Spirale vor uns, die wie jeder Körper infolge der Geißelbewegung in rückläufige Rotation versetzt wird und sich nun seinerseits in das Medium „hineinschraubt". Danach hätte die Geißelbewegung hier vorwiegend den Zweck, den Körper zur Drehung zu bringen und würde erst mittelbar die Fortbewegung bewirken. Zu ähnlichen Schlüssen gelangte auch Úlehla auf Grund seiner Beobachtungen an dem noch kürzer begeißelten (sonst aber ähnliche Verhältnisse zeigenden) *Spirillum undula*. Diese kurzen Geißeln von *Spirillum volutans* wie die von *Spirillum undula* zeigen sich als recht formbeständig. Ob bei der Bewegung tatsächlich die hintere Geißel die Hauptarbeit leistet, während die vordere Geißel jeweils in Ruhe verharrt (Reichert, Úlehla), will ich noch dahingestellt sein lassen, weil neuere, aber noch nicht abgeschlossene auf die Klärung dieser Frage hinzielende Versuche auch andere Möglichkeiten nicht ausschließen.

Eine besondere Stellung unter den schraubenförmigen Bakterien nimmt das riesenhafte *Thiospirillum jenense* ein, das nur an einem Körperpole einen recht kräftigen, aber verhältnismäßig kurzen Geißelschopf besitzt, und das mit seiner Hilfe sowohl vor- als rückwärts in gleicher Weise andauernd zu schwimmen vermag. Eine eingehende Schilderung der Geißeltätigkeit und der interessanten Reizbeantwortungen verdanken wir Buder (1915). Die Geißel ist in der Ruhe als Teil (etwa $^1/_3$—$^1/_2$ eines Umganges) einer rechtläufigen Spirale sichtbar, während der Körper selbst linksgewunden ist. Während der Bewegung verschwindet auch hier die Geißel in einem Schwingungsraum, der aber je nach der Schwimmrichtung verschiedene Gestalt besitzt (vgl. Fig. 16). Bei der Bewegung mit nachfolgender Geißel ist der Schwingungsraum ähnlich dem von *Chromatium Okeni*, mitunter etwas flacher; beim Übergang zur Rückwärtsbewegung (meist ausgelöst durch Lichtreize) tritt eine bemerkenswerte plötzliche Änderung des Lichtraumes ein, die Buder treffend mit dem „Überschnappen" eines Regenschirmes vergleicht. Nun schwimmt das *Spirillum* mit vorangehender Geißel; die Basis des Schwingungsraumes ist aber wiederum nach rückwärts gewandt. Die naheliegende Vermutung, daß diese Rückwärtsbiegung ebenfalls eine Folge des Wasserwiderstandes sei, trifft nicht zu, denn Buder konnte zeigen, daß dieses „Überschnappen" auch an vollkommen in Detritus festgefahrenen Individuen zu beobachten ist. Gleichzeitig konnte nachgewiesen werden, daß mit der Gestaltänderung des Lichtraumes eine momen-

tane Umkehr des Umdrehungssinnes erfolgt. Aus dieser Darstellung und aus mancherlei persönlichen Mitteilungen, für die ich Herrn Prof. Buder sehr zu Dank verpflichtet bin, scheint hervorzugehen, daß auch bei *Thiospirillum jenense* die Geißel in erster Linie die Rotation des Körpers und damit mittelbar die Fortbewegung bewirkt, während die Schraubenwirkung weniger zur Geltung kommt. Leider konnte ich bisher dieses wegen seiner Größe so günstige Objekt noch nicht selbst daraufhin ansehen.

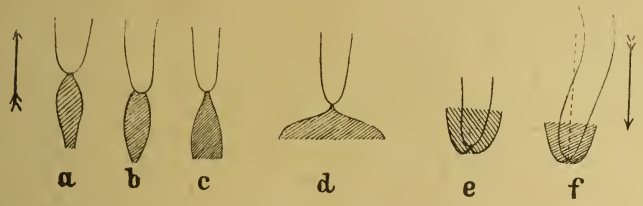

Fig. 16: Schwingungsräume von *Thiospirillum jenense* (nach Buder, p. 554). Bei *a—d* Bewegung mit nachfolgender Geißel, bei *e* und *f* mit vorangehender Geißel.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß nach unseren bisherigen Kenntnissen nur *Chromatium Okeni* eine **typische aktive** Schraubengeißel besitzt. Bei den Spirillen und *Thiospirillum* dagegen scheint die Geißel nur **mittelbar** an der Bewegung beteiligt zu sein. Auch scheint hier die basale Zone sich dem distalen Ende gegenüber durch besondere Biegsamkeit und Kontraktilität auszuzeichnen (vgl. auch Buder 1915, p. 554), während bei *Chromatium* die Geißel auf ihrer ganzen Länge gleiche Eigenschaften besitzen muß.

III. Zur inneren Mechanik der Geißelbewegung.

Wie schon gezeigt wurde, ist uns ein direkter Einblick in die Verhältnisse der inneren Mechanik der Geißeln nicht möglich, wohl aber können wir mit Hilfe unserer Betrachtungen über die äußere Mechanik einige Gesichtspunkte zur Beurteilung der verschiedenen Theorien der Geißelstruktur gewinnen. Wir können gewissermaßen von dem gesamten beobachteten Vorgang das rein Mechanische abstrahieren und dadurch eine Vorstellung von den Eigenschaften der Geißel selbst zu bekommen suchen.

Aus Analogiegründen liegt es nahe, die Rolle der aktiven Beweglichkeit feinen kontraktilen Fibrillen zu übertragen, die dann z. B. in einem der Theorie Bütschli's entsprechenden Falle spiralig verseilt zu denken wären. Zu ähnlicher Anschauung kam Ballowitz (1889) bei seinen Untersuchungen über den Bau von Spermatozoen. Die Schwierigkeiten, denen diese Anschauung begegnet (sie vermag vor allem die partielle aktive Beweglichkeit nicht zu erklären, ist in der speziell von Ballowitz vertretenen Ansicht,

die die kontraktilen Elemente in den Achsenstab verlegt, auch physikalisch unhaltbar), vermeidet Engelmann (1879) mit seiner Theorie der „Inotagmen“, kleinsten fibrillären Elementen, die durch metachrone Kontraktion die verschiedenen Formen der Bewegung hervorbringen könnten. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit konnte diese Theorie auch morphologisch beanspruchen, da Engelmann (1875) die Cilien gleich den Muskelfasern doppelbrechend fand — ein Zeichen dafür, daß in diesen Strukturelementen die Moleküle bestimmt orientiert, parallel gerichtet sind. Neuerdings ist aber von Maccinnon und Vlès (1908) der Beweis geführt worden, daß es sich bei den Cilien nicht um Doppelbrechung, sondern um eine teilweise Depolarisation des Lichtes handelt, die mit der Lagerung der Moleküle in keinem Zusammenhang steht. Pütter (1903) sieht die Schwäche dieser Anschauung darin, daß die „Kontraktionslinien je nach Art des Schlages einen verschiedenen Verlauf haben“ und spricht sich dahin aus, daß **„alle Punkte der Cilienoberfläche,** und zwar **in jeder beliebigen Kombination** nicht in bestimmten Verbänden, mag man diese als Fibrillen oder als Inotagmenreihen bezeichnen, sich kontrahieren, und hierdurch **wirksame Schläge** zustande bringen können“. Die Ansichten der neueren Autoren (vgl. Pütter, Goldschmidt, Rhumbler u. a.) gehen in der Regel von dem allgemeinen Gesichtspunkt aus, daß das Protoplasma als zähflüssige (bezw. wabige oder schaumige) Masse aufzufassen sei, in der auch für derartige komplizierte Bewegungen keinerlei dauernde kontraktile Elemente spezialisiert seien und suchen alle die auftretenden Erscheinungen durch lokale Oberflächenspannungsänderungen zu erklären, die im Gefolge gesetzmäßig verlaufender chemischer Umsetzungen auftreten. Angesichts der mitunter fast physikalisch strengen Rhythmik von Cilien und Geißeln wird man aber zugeben müssen, daß die Umsetzungen bei diesen Objekten in bestimmten Bahnen verlaufen, daß also eine gewisse „Materialsortierung“ vorhanden sein muß, die keinen sichtbaren Ausdruck zu finden braucht und auch wohl mit der Annahme flüssiger Formart des Plasmas vereinbar erscheint. Dabei ist es keineswegs nötig, daß diese — gewiß auch als „Struktur“ zu bezeichnende — Materialsortierung nun ein für allemal festgelegt ist[16]); auch sie kann Änderungen und Umlagerungen sowohl durch innere wie äußere Einflüsse erleiden, die sich dann durch Änderungen des Bewegungsmodus kundgeben können. Daß gewisse derartige Strukturen unter Umständen auch dauernd vorhanden

16) Wo das in für uns wahrnehmbarer Form der Fall ist — wie bei den Myonemen oder Muskelfibrillen —, ist mit der dauernden Spezialisierung auch eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit verbunden; dort, wo nur gelegentlich eine derartige Tätigkeit auftritt — wie bei den schon erwähnten schwingenden Pseudopodien — ist auch entsprechend geringe Kraftleistung zu verzeichnen. (Vgl. Anmerkung 8.)

sein müssen, ist schon daraus zu ersehen, daß auf einen bestimmten Reiz — etwa einen Lichtreiz — immer wieder dieselbe Reaktion erfolgt (während doch der Bewegungsmöglichkeiten so viele sind) und zwar bei allen Individuen derselben Art in gleicher Weise. — Die Vorstellung von der überwältigenden Mannigfaltigkeit der erzielten Formen leitet sich in der Hauptsache her von derberen und vor allem verhältnismäßig langsam sich bewegenden Objekten (bes. Spermatozoen), und es wird einer genaueren Untersuchung bedürfen, welcher Anteil an dieser Bewegung wirklich aktiver Kontraktion zukommt, und was lediglich wiederum Wirkungen des Widerstandes sind. Hier mag nur darauf hingewiesen werden, daß man ähnlich komplizierte Bewegungen erhält, wenn man einen an einem kurzen Glasstab befestigten längeren und nicht zu dicken Gummischlauch mäßig schnell pendelnd im Wasser bewegt.

Die Idee der verseilten kontraktilen Fibrillen ist neuerdings für einen bestimmten Fall im Anschluß an die Theorie Bütschli's auch von Buder (1915) entwickelt worden. Bei *Chromatium Okeni* ist die Geißel, wie eingehend berichtet wurde, auch während der Bewegung stets genau schraubenförmig gekrümmt; andere kompliziertere Figuren wurden nicht beobachtet. Wir haben also ein Objekt vor uns, das eine wandernde spiralige Zone größter Kontraktion in schönster Weise zeigt. Es hat sich nun als sehr wahrscheinlich herausgestellt, daß diese Geißel aus einer ganzen Anzahl von Einzelgeißeln (etwa 20) zusammengesetzt ist, die aber recht fest aneinander haften (ob nur durch Adsorption oder durch Klebrigkeit, läßt sich direkt nicht ermitteln) und bei den verschiedenen Beiz- und Färbemethoden auch nur unvollkommen voneinander zu trennen sind. Jeder einzelnen Geißel müssen wir allgemein die Fähigkeit der Kontraktion zuerkennen; und diese kontraktilen Elemente sind nun in der Geißel etwa wie in einem Kabel verseilt. „Lassen wir in Gedanken eines der elastischen Elemente, die es zusammensetzen, sich kontrahieren, so wird das zuvor gestreckte Kabel die Gestalt einer Schraube annehmen, und es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Weite und Steilheit ihrer Windungen vor allem abhängig sind erstens von der Größe der Kontraktion, zweitens von dem Ausmaße der Torsion der Elemente im Kabel. Nehmen wir nun an, daß sich alle Elemente nacheinander in rhythmischer Folge kontrahieren und wieder ausdehnen, so wird die Kabelschraube rotieren und muß dabei die gleichen Erscheinungen zeigen, wie wir sie bei den Geißelschrauben der Chromatien erblicken.“ (Buder 1915, p. 551.) Ein derartiger Mechanismus ist angesichts des so außerordentlich exakten Metachronismus z. B. der Peristomcilien von Infusorien durchaus denkbar. Wir brauchen uns nur vorzustellen, daß die Geißeln längs der Peripherie eines kleinen Kreises eingepflanzt seien, daß

alle Elemente in gleichem Rhythmus sich kontrahieren und daß jede Geißel gegenüber der vorhergehenden in der Phase der Bewegung etwas voraus ist — um dasselbe Bild zu erhalten, das wir z. B. an der adoralen Membranellenzone von Stentor längst zu sehen gewöhnt sind. Wenn die Ansatzpunkte der Geißeln so nahe zusammenrücken, daß uns die Geißeln alle aus einem Punkt zu entspringen scheinen, so ändert das an der mechanischen Verkettung der einzelnen Elemente nichts. Eine einheitliche rotierende Schraube kann aber nur dann entstehen, wenn die einzelnen kontraktilen Fäden[17]) solid miteinander verbunden sind und sich während der Bewegung — besonders dann, wenn sich die freie Spitze der Schraube „einbohren" muß — nicht voneinander lösen. Die Richtung der Schraubendrehung muß mit dem Sinn des Metachronismus wechseln, während der Windungssinn der Schraube durch die Richtung der tordierten Elemente bestimmt ist und im allgemeinen keinen Veränderungen unterliegt.

Für die Geißeln der Spirillen ist eine Zusammensetzung aus 20—25 Einzelgeißeln schon längere Zeit einwandfrei erwiesen. Aber hier sind die einzelnen Elemente anscheinend nicht so fest aneinander gekettet, sondern können sich schon am lebenden Objekt unter gewissen Bedingungen (vor allem unter dem Einfluß chemischer Reize) freiwillig entfalten. Damit mag es wohl auch zusammenhängen, daß längere Geißeln nicht so starr sind wie etwa die der Chromatien, sondern sich in ihrem distalen Teile mehr wie passiv bewegte Fäden verhalten, während die der Insertionsstelle nahe Zone, wo die während der Bewegung umeinander tordierten Fäden sich am dichtesten zusammenlegen müssen, auch einen höheren Energieinhalt zeigt.

Ganz ähnlich scheinen die Verhältnisse bei *Thiospirillum jenense* zu liegen. Hier konnte Buder bei der Beobachtung im Dunkelfeld ebenfalls ein Aufspalten der Geißel beobachten, während er andererseits von seinen Beobachtungen der Änderungen des Schwingungsraumes zu der Annahme einer besonderen (aktiven!) Biegsamkeit der basalen Zone geführt wird. Einige von Buder mitgeteilte Beobachtungen an *Thiospirillum* sind weiter noch geeignet, die oben entwickelte Annahme metachron sich kontrahierender Gebilde zu unterstützen. Wenn nämlich am lebenden Objekt sich einige Einzelgeißeln von dem schwingenden Schopf loslösen, so leuchtet

17) Bei dem Begriff der Kontraktion fibrillärer Gebilde neigen wir dazu, in Analogie zur Tätigkeit für Muskelfibrillen an eine Längenverkürzung zu denken. Das ist aber in unserem Falle durchaus nicht die einzige Möglichkeit. Eine einfache Überlegung zeigt uns, daß jede beliebig verlaufende Kontraktion (etwa allgemeine Volumverminderung, einseitige Beugung u. s. w.), wofern sie nur in allen Elementen in gleicher Weise und metachron abläuft, zu dem gleichen äußeren Effekt führen muß. Umgekehrt können wir infolgedessen aus der beobachteten Bewegung keinen Aufschluß über den Modus der Kontraktion in dem einzelnen kontraktilen Element erlangen.

ein, daß auch diese Einzelgeißeln in ihrer Phase der Kontraktion voneinander verschieden sind, und daß sie — falls sie sich bei ihrer Schwingung zusammenlegen und verwickeln — ebenfalls einen ähnlichen Schwingungsraum beschreiben müssen, der freilich nicht so regelmäßig ausfallen wird. In der Tat fanden sich Individuen, die derartige geteilte Schwingungsräume besaßen (Fig. 17).

Diese für Geißelbüschel schon **morphologisch berechtigte** Anschauungsweise auf einfache Geißeln (und als solche müssen wir die Geißeln der Flagellaten ansehen) zu übertragen, scheint mir ein **sehr gewagtes Experiment.** Immerhin seien

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 17: Geteilte Schwingungsräume von *Thiospirillum jenense* (nach Buder, p. 558).
Fig. 18: Einseitig sich kontrahierende Cilie in verschiedenen Lagen (schematisch).

einige Andeutungen darüber erlaubt, wie weit wir mit der Annahme ähnlicher Mechanismen[18]) bei der Erklärung der beobachteten Schwingungsräume kommen würden. Verläuft die Kontraktionslinie nicht spiralig, sondern parallel der Achse die Geißel entlang, so muß eine Kegelschwingung zustande kommen, und bei schneller Rhythmik müssen durch Mitwirkung des Wasserwiderstandes und unter Berücksichtigung des Geißelquerschnittes Schwingungsräume entstehen, wie wir sie bei den Flagellaten kennen lernten. Erfolgen die Kontraktionen nicht so rasch, so ergibt schon die Überlegung, daß — wieder als eine Folge des Wasserwiderstandes — ganz unregelmäßige Figuren entstehen werden (vergl. das oben angeführte Beispiel des schwingenden Gummischlauches). — Wird die Geißel beispielsweise einseitig, aber auf der ganzen Strecke mit gleicher Energie kontrahiert, so wird sie bei der Krümmung stets als Stück einer Kreisperipherie erscheinen. Beobachten wir eine solche Kontraktion, die in Fig. 18 in 4 einzelnen Phasen dargestellt sei, so werden wir unwillkürlich den Eindruck erhalten, als ob die freie Spitze voranginge, als ob die Kontraktion von der Spitze nach der Basis zu fortschreite. Ich vermute, daß auf diese oder ähnliche Weise die Beobachtungen von Migula (1897) an *Chromatium Okeni* und *Spirillum volutans* zu erklären sind. Daneben ist noch denk-

18) Um morphologische Mißdeutungen zu vermeiden, soll im folgenden nur wieder von der „Kontraktionslinie“ gesprochen werden.

bar, daß die Intensität der Kontraktion von der Basis nach der Spitze zu abnimmt; der Erfolg der Krümmung wird sich nicht wesentlich von den vorher dargestellten Erscheinungen unterscheiden. Auch hier ist es klar, daß bei mäßig schneller Rhythmik recht komplizierte Bewegungen zustande kommen können.

Wir stellen fest, daß auch recht komplizierte Bewegungen einfacher Geißeln unter Annahme einer einfachen, mechanisch vorstellbaren Struktur erklärt werden können; eine Kombination verschiedener Kontraktionslinien, wie Pütter (1902) vermutet, ist dabei nicht erforderlich. Bewiesen ist aber — und das sei nochmals hervorgehoben — damit für die anatomische Struktur der einfachen Geißel noch nichts. Wie die Kontraktion erfolgt, darüber ist bisher weder auf diesem, noch auf anderem Wege etwas Sicheres zu ermitteln. Am wahrscheinlichsten ist es, daß periodische Schwankungen der Oberflächenenergien eine gewisse Rolle dabei spielen, weil sie bei derartig kleinen Dimensionen schon sehr hohe Werte erreichen können (rein theoretisch ist ja z. B. auch eine Ortsbewegung ohne jedes mechanische Hilfsmittel nur durch Differenzen der Oberflächenspannung denkbar [Berthold 1886 p. 125]). Berechnungen der fraglichen Größen (für die Arbeitsleistung von Muskelfibrillen) haben denn auch zu befriedigenden Ergebnissen geführt (Bernstein 1902). Vielleicht kann durch weitere Versuche, physikalische bezw. physikalisch-chemische Komponenten der Bewegungsvorgänge zu analysieren und von der beobachteten Bewegung zu abstrahieren, ein weiterer Einblick in den Mechanismus des Protoplasmas ermöglicht werden.

Zusammenfassung.

1. Versuche an in Wasser rotierenden Drähten ergeben, daß bei einer reinen Kegelschwingung eine Zugkraft auftritt, die bei einem Winkel der Mantellinie gegen die Rotationsachse von etwa 20—23° den größten Wert erreicht.

2. Schraubenförmig gewundene Gebilde ergeben sowohl theoretisch wie praktisch einen maximalen Wirkungsgrad bei einer Steigung von 45—54°.

3. Elastische rotierende Körper haben das Bestreben, bei rascher Rotation ihren Schwingungsraum entgegen der Zentrifugalkraft zu verschmälern („zentripetale Komponente“).

4. Sehr biegsame Objekte nehmen bei der Rotation passiv charakteristische Schraubengestalt an; der Steigungswinkel und der Durchmesser des Schwingungsraumes sind von der Rotationsgeschwindigkeit abhängig.

5. Bei nicht drehrunden Geißeln muß auch der Schwingungsraum elliptischen Querschnitt erhalten, der sich infolge der Wirkung der „zentripetalen Komponente“ noch weiter abflachen kann.

6. Die Geißeln lebender Objekte besitzen allgemein die Fähigkeit sich an jedem beliebigen Punkt ihrer Oberfläche zu kontrahieren und können besonders bei langsamer Bewegung — und solange sie als Einzelgeißel (nicht als Schopf) schwingen —, recht komplizierte Bewegungen ausführen, die zum Teil in ihrem Endeffekt durch den Wasserwiderstand modifiziert werden können.

7. Eine Zone nahe der Geißelansatzstelle zeichnet sich in der Regel durch besondere Biegsamkeit und Energieentwicklung aus. Ihr Einfluß wird besonders deutlich bei rascherer Tätigkeit, wo der Schwingungsraum infolge des wachsenden Einflusses der Widerstandskräfte einfacher und beständiger wird.

8. Bei den Flagellaten herrscht die reine Kegelschwingung vor; der Organismus „saugt" sich mit Hilfe der Geißel in das Wasser hinein. Der Schwingungsraum kann dabei drehrund oder elliptisch bis fast flächenförmig sein.

9. Bei Chromatium Okeni ist der Fall einer aktiven Geißelschraube (wie sie die Theorie Bütschli's fordert) zweifellos verwirklicht.

10. Bei den Geißeln der Spirillen tragen die Geißeln vermutlich in erster Linie mittelbar (durch Unterhaltung der Körperdrehung) zur Fortbewegung bei.

11. Die Geißeln der Chromatien und Spirillen sind aus zahlreichen kontraktilen Einzelgeißeln (die wahrscheinlich metachron arbeiten) zusammengesetzt, die bei Chromatium fest miteinander verklebt sind, bei den Spirillen dagegen nur locker verbunden erscheinen und sich freiwillig wieder zum Schopf entfalten können. Die speziellen Eigenschaften der Geißeln sind daraus ableitbar.

12. Durch Annahme ähnlich einfacher mechanischer Verhältnisse lassen sich sowohl die bei rascher Tätigkeit entstehenden Schwingungsräume der Einzelgeißeln von Flagellaten wie die komplizierten Vorgänge bei langsamer Bewegung erklären. Beweise für eine bestimmte innere Struktur der Einzelgeißeln sind damit noch nicht gegeben.

Literatur.

1. Ahlborn, Jahrb. d. schiffsbautechn. Gesellsch. Bd. 5 (1904) S. 417.
2. Ballowitz, E., Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46 (1889) S. 433—464.
3. Becker, O., Über Flimmerepithelium und Flimmerbewegung im Geschlechtsapparate der Säugetiere und des Menschen. Moleschott's Untersuch. Bd. 2 (1857) S. 71—99.
4. Bernstein, J., Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig 1902.
5. Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig (1886).

6. Buder, J., Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **56** (1915) S. 529—584.

7. Bütschli, O., Protozoen, in Bronn's „Klassen und Ordnungen" Bd. I (1883—87).

8. — — Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogen. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Morphol. Jahrb. Bd. **10** (1885) S. 529—577.

9. — — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma (1892).

10. Cohn, F., Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen I Heft 2 (1872) S. 127—224.

11. Czerny, V., Einige Beobachtungen über Amoeben. Arch. f. mikr. Anat. Bd **5** (1869) S. 158—163.

12. Delage et Herouard, Traité de zoologie concrète, Tome I La cellule et les Protozoaires. Paris (1896) S. 305—312.

13. Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionstiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.

14. Engelmann, Th. W., Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflüger's Arch. Bd. **11** (1875) S. 432—464.

15. — — Flimmerbewegung in Hermann's Handb. d. Physiol. I (1879) S. 380—408.

16. — — Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Zeitg. Bd. **46** (1888) S. 661 ff.

17. Erhard, H., Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforschg. Bd. **4** (1910) S. 309—442.

18. Fischer, A., Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss. Bot Bd. **26** (1894) S. 187—235.

19. Fuhrmann, F., Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centr. f. Bakt. II. Abt. Bd. **25** (1910) S. 129—160.

20. Goldschmidt, R., Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl. I (1907) S. 83—168.

21. Hatschek, E., Die Filtration von Emulsionen und die Deformation von Emulsionsteilchen unter Druck. Kolloid-Zeitschr. Bd. **7** (1910) S. 81—86.

22. Hensen, V., Physiologie der Zeugung. In Hermann's Handb. d. Physiol. II. Teil Bd. 6 (1881).

23. Klebs, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. aus d. Bot. Inst. zu Tübingen I (1881—85) S. 238—362.

24. Künstler, J., Contribution à l'étude des flagellés. Bull. de la soc. zool. de France (1882) Vol. 7.

25. Koch, R., Untersuchungen über Bakterien VI: Verfahren zur Untersuchung, zum Konservieren und Photographieren der Bakterien. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen II (1877) Heft 3 S. 399—434.

26. Lehmann, O., Scheinbar lebende Kristalle, Pseudopodien, Cilien und Muskeln. Biolog. Centralbl. Bd. **28** (1908) S. 481 ff.

27. Löffler, F., Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln. Centr. f. Bakt. Bd. 6 (1889) S. 209—224.

28. Mackinnon, D. and Vlès, F., On the Optical Properties of Contractile Organs. Journ. of the Roy. Microscop. Soc. (1908) S. 553—558.

29. Metzner, P., Über durch rotierende lineare Körper hervorgerufene Flüssigkeitsströmungen. Physikal. Zeitschr. Bd. **20** (1919) S. 536—592.

30. Migula, W., System der Bakterien Jena 1897.

31. Newton, J., Philosophiae naturalis principia mathematica (1686) Lib. II Sect. III, VI.

32. Pascher, A., Über amöboide Gameten, Amöbozygoten und diploide Plasmodien bei einer Chrysomonadine. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. Bd. **38** (1918) S. 352—359.

33. Peter, K., Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. **15** (1899).

34. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie Bd. 2 (1904) S. 706ff.

35. Pütter, A., Die Flimmerbewegung. Ergebn. d. Physiol. Bd 2 (Wiesbaden 1903) S. 1—102.

36. Prowazek, S. v., Protozoenstudien II (Geißel und Cilie) Arb. aus d. zool. Instituten d. Univ. Wien Bd. **12** (1900) S. 261 ff.

37. Quincke, G., Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1888.

38. Reichert, K., Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Centr. f. Bakt. Abt. I Originale Bd. 51 (1909) S. 14—94.

39 Rhumbler, L, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Arch f. Entwicklungs-Mech. Bd. **7** (1898) S. 103—350.

40. Rothert, W., Über das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. **12** (1894).

41. Schilling, A. J., Die Süßwasser-Peridineen. Flora N. R. 49. Jahrg., der ganz. Reihe 74. Jahrg. (1891) S. 220—229.

42. Schmidt, E. W., Das Verhalten von Spirogyrazellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. **32** (1914) S. 35—47.

43. Seligo, A., Untersuchungen über Flagellaten. Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pflanzen Bd. **4** (1887) S. 145—178.

44. Siedentopf, H, Die Sichtbarmachung von Kanten im mikroskopischen Bilde. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. **25** (1908) S. 424—431.

45. — — Über ultramikroskopische Abbildung linearer Objekte. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 29 (1912) S. 1—47.

46. Ulehla, Vl, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Centralbl. Bd. **31** (1911) S. 645—654, 657—676, 689—705, 721—731.

47. Valentin, G., Flimmerbewegung in Wagner's Handwörterbuch d. Physiol. Bd. I (1842) S. 484—516.

48. Zenneck, J., Demonstration und Photographie von Strömungen im Innern einer Flüssigkeit. Verh. d. Deutsch. Physikal. Ges. Bd **16** (1914) S. 695.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Metzner Paul

Artikel/Article: Zur Mechanik der Geißelbewegung. 49-87