Über die ungeordnete Bewegung niederer Tiere. II.¹⁾

Von

Karl Przibram.

Aus der Biologischen Versuchsanstalt der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien [Zoologische Abteilung.]

Eingegangen am 3. Juli 1916.

Die vorliegende Mitteilung ergänzt die unter demselben Titel vorhergegangene²⁾ in zweifacher Beziehung: es wird die Untersuchung auf etwas höher organisierte Tiere, nämlich die Rädertierchen, ausgedehnt, und außerdem an der Bewegung der Paramaecien die von EINSTEIN für die BROWNSche Bewegung abgeleitete, aber für jede ungeordnete Bewegung gültige Beziehung zwischen dem mittleren Verschiebungsquadrat $\bar{\lambda}^2$ und dem Diffusionskoeffizienten D , $\bar{\lambda}^2 = 2Dt$, geprüft.

Die Beobachtung an den Rädertierchen (*Hydatina*) geschah gerade so wie an den Infusorien, nur wurde jetzt mit Vorteil die sehr bequeme Fernrohrlupe von ZEISS (Objektiv + 8,3) verwendet. Das Beobachtungsintervall war wieder 4 Sekunden.

Die bei 15° erhaltenen Resultate gibt die folgende Tabelle. Es wurden nur Reihen von 15 und mehr Punkten berücksichtigt. Für jedes Tierchen sind die Quotienten $\frac{\lambda_8^2}{\lambda_4^2}$, $\frac{\lambda_{16}^2}{\lambda_8^2}$ usw. untereinander an-

¹⁾ Ein Auszug dieser Arbeit erschien mit gleichlautendem Titel als Mitteilung Nr. 12 aus der Biol. Versuchsanstalt der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Zoologische Abteilung (Vorstand: HANS PRZIBRAM) im Akademischen Anzeiger Nr. XIII. 1915.

²⁾ Vgl. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 153. S. 401—405. 1913. Zu der auf S. 404 der genannten Arbeit unten erörterten Temperaturabhängigkeit von λ^2 sei ergänzend bemerkt, daß noch die im vorliegenden Temperaturbereiche von 15° bis 25° etwa ein Fünftel betragende Abnahme des Reibungskoeffizienten des Wassers in Betracht kommt.

geordnet, und in der letzten Horizontalreihe die Mittelwerte aus diesen Zahlen angegeben; dies entspricht der in der I. Mitteilung durchgeführten Mittelbildung. Außerdem sind aber in der vorliegenden Tabelle in der letzten Vertikalreihe die Mittelwerte der einzelnen Horizontalreihen angegeben, d. h. der Mittelwert für ein und dasselbe Zeitintervall-Paar, über die verschiedenen Tiere genommen. Wie man sieht, ergibt sich auf beiden Wegen angenähert der für die ungeordnete Bewegung geforderte Wert 2¹⁾.

Zahl der Beobachtungen	21	29	16	15	49	Mittel
$\bar{\lambda}_4^2 \text{ mm}^2$	0,29	0,15	0,71	0,38	0,24	0,35
$\frac{\bar{\lambda}_6^2}{\bar{\lambda}_4^2}$	1,78	2,92	2,08	2,35	2,42	2,31
$\frac{\bar{\lambda}_{16}^2}{\bar{\lambda}_8^2}$	2,51	2,24	1,95	2,40	2,11	2,24
$\frac{\bar{\lambda}_{32}^2}{\bar{\lambda}_{16}^2}$	2,18	0,58	1,37	2,78	1,47	1,67
$\frac{\bar{\lambda}_{64}^2}{\bar{\lambda}_{32}^2}$	2,36	1,95	—	—	1,47	1,93
Mittel	2,21	1,92	1,80	2,51	1,87	Gesamtmittel 2,05

¹⁾ Es kommt lediglich darauf an, daß genügend viel Einzelbeobachtungen vorliegen. Die einzige Schwierigkeit für die Erzielung langer Beobachtungsreihen liegt darin, daß die Tierchen mit der Zeit das Gesichtsfeld verlassen. Eine Beschränkung der Bewegungsfreiheit der Tiere etwa dadurch, daß man nur einen kleinen Tropfen untersucht, ist nicht zulässig, da dann die vollkommene Unordnung dadurch gestört wird, daß nach Ablauf einer gewissen Zeit ein Vorzeichenwechsel der Bewegung stattfinden muß. So lieferte denn auch eine Beobachtungsreihe von 54 Punkten an *Paramecium* im kleinen Tropfen die Zahlen: $\frac{\bar{\lambda}_{16}^2}{\bar{\lambda}_8^2} = 1,48$, $\frac{\bar{\lambda}_{16}^2}{\bar{\lambda}_8^2} = 1,01$, $\frac{\bar{\lambda}_{32}^2}{\bar{\lambda}_{16}^2} = 1,37$, im Mittel 1,29, einen im Hinblick auf die große Beobachtungszahl abnorm kleinen Wert. Dagegen läßt sich die Lebhaftigkeit der Bewegung durch Zusätze einer sehr zähen Tragantlösung stark herabsetzen und dadurch die Erzielung längerer Beobachtungszeiten erleichtern, ohne daß die Unordnung beeinträchtigt wird, wie folgende mit *Paramecium* erhaltenen Mittelwerte zeigen:

Zahl der Beobachtungen	69	45	41	30	32	39	22	32	Gesamtmittel
Mittelwert in zäher Tragantlösung	$\frac{\bar{\lambda}_2^2}{\bar{\lambda}_t^2}$ 1,84	2,36	1,74	2,24	2,15	2,41	2,03	2,31	2,13

Auch die Bewegung dieser Tiere ist also in bezug auf das Intervall von 4 Sek. unter den vorliegenden Versuchsbedingungen als ungeordnet zu bezeichnen, und es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß dieses Verhalten sich bei entsprechender Versuchsanordnung bis weit hinauf im Tierreiche wird nachweisen lassen.

Ich möchte hier gleich dem Mißverständnisse begegnen, als ließen sich aus dieser Untersuchung weitgehende Schlüsse auf das psychische Verhalten der Tiere ziehen, etwa in dem Sinne des Fehlens eines bewußten Willens. Die einzige Folgerung, die sich bisher ergibt, ist nur die, daß die Tiere unter den geschilderten Bedingungen zeitlich und örtlich rein zufällig wechselnden Reizen unterworfen sind; als solche kommen in erster Linie in Betracht: die Nähe des Deckglases und Objektträgers, die Anwesenheit anderer Tiere, Ungleichmäßigkeit in der Verteilung von Futterstoffen usw. Am ehesten ließe sich vielleicht noch aus einer Bestimmung der unteren Grenze für das Zeitintervall, für welches die Bewegung noch ungeordnet ist, bei verschiedenen Tierarten etwa ein relatives Maß für die Beharrlichkeit eines Willensimpulses finden. Die hier studierte Bewegung unterscheidet sich ja auch darin von der Brownschen, daß die Komplikation der Bahn nicht wie bei dieser mit abnehmendem Zeitintervall fortwährend zunimmt. Denn betrachtet man etwa die in der vorigen Mitteilung wiedergegebene Zeichnung der Bahn eines Tierchens und denkt sich die Punkte statt von 4 zu 4 Sek. immer nach einem Bruchteil einer Sekunde eingetragen, so wird in der Regel immer erst nach dem Passieren einer Reihe von Punkten eine starke Richtungsänderung der Bahn eintreten, und auf einem solchen Stücke wird die Beziehung $\overline{\lambda^2} \propto t$ natürlich nicht erfüllt sein.

Dieser Unterschied im Charakter der Bewegung rechtfertigt auch die Einführung einer mittleren Bahngeschwindigkeit, was bei der Brownschen Bewegung bekanntlich nicht angeht. Es sei noch bemerkt, daß sich aus dieser mittleren Geschwindigkeit wenigstens der Größenordnung nach die sekundliche Arbeitsleistung der Tierchen bei der Bewegung in der Horizontalebene berechnen läßt. Denkt man sich ein kugelförmiges Tierchen vom Radius 10^{-2} cm mit einer gleichförmigen Geschwindigkeit von $0,07 \frac{\text{cm}}{\text{sec}}$ ¹⁾ geradlinig bewegt und wendet die Stokessche Widerstandsformel $K = 6 \pi \mu a v$ an (K Kraft,

¹⁾ Diese Geschwindigkeit ergab sich als Mittel aus Beobachtungen von 40 Tierchen bei 15° in einem offenen Troge, also ungehemmt durch das Deckglas. Vgl. die Bemerkung weiter unten.

μ Reibungskoeffizient des Wassers [10^{-2} cm], a Radius, v Geschwindigkeit), so erhält man die Kraft $K = 1,32 \cdot 10^{-4}$ Dyne. Die Arbeitsleistung per Sek. erhält man durch Multiplikation mit der Geschwindigkeit (Weg per Sek.), sie ist also gleich $9,1 \cdot 10^{-6} \frac{\text{erg}}{\text{sec}}$. Das ist nicht nur absolut, sondern auch relativ, bezogen auf die Masse des Tierchens, ein sehr kleiner Wert, denn es ergibt sich auf die Masseneinheit (Dichte gleich eins angenommen) bezogen eine Leistung von $2,2 \frac{\text{erg}}{\text{sec.gr}}$, oder von $0,3 \cdot 10^{-6}$ Pferdekraften per Kilogramm. Allerdings ist dies nur eine untere Grenze, denn alle Abweichungen von der Kugelform¹⁾, von der Gleichmäßigkeit der Bewegung usw. bedeuten eine Erhöhung der Arbeitsleistung.

Was nun den Diffusionskoeffizienten betrifft, so sei zunächst daran erinnert, daß er sich allgemein definieren läßt als die Menge eines Stoffes, die in der Zeiteinheit mehr im Sinne eines Konzentrationsgefälles von der Größe eins durch die Querschnittseinheit hindurchgeht als im entgegengesetzten Sinne, wobei es gleichgültig ist, ob die Menge des Stoffes wie gewöhnlich durch das Gewicht, oder wie etwa bei Suspensionen und in neuer Anwendung bei den vorliegenden Versuchen durch die Teilchenzahlen ausgedrückt wird, vorausgesetzt, daß dieselbe Festsetzung für das Konzentrationsgefälle getroffen wird.

Die Bestimmung des Diffusionskoeffizienten der Paramaecien erfolgte nach einer Modifikation der Methode von SCHUHMEISTER²⁾. Der Apparat ist im wesentlichen ein Glashahn mit weiter Bohrung, dessen Querschnitt gerade so groß ist, wie der der beiderseits angesetzten Rohrstücke. Bei geschlossenem Hahn ist das Volum des einen Rohres gleich dem des andern plus dem der Hahnbohrung (Höhe jedes dieser beiden zylindrischen Räume 5 cm, lichte Weite 1,2 cm). Die beiden freien Rohrenden können durch aufgeschliffene Glasplatten, die durch ein Gummiband angepreßt werden, verschlossen werden. Der Apparat wird zuerst vertikal mit dem kurzen Rohrteil nach unten auf die eine Platte gestellt und man läßt bei offenem Hahne die Flüssigkeit mit den Tierchen einlaufen, bis die Hahnbohrung ganz gefüllt ist. Sodann wird der Hahn um 90° gedreht und das obere Rohr nach

¹⁾ Die Rechnung läßt sich auch für ein Ellipsoid durchführen (vgl. z. B. K. PRZIBRAM, Wiener Ber. Bd. 121. S. 2339. 1912), doch hat dies hier im Hinblick auf die übrigen Vernachlässigungen wenig Bedeutung.

²⁾ Wiener Ber. Bd. 79. S. 603. 1879.

gründlicher Reinigung von eventuell noch anhaftenden Tierchen mit Wasser gefüllt, das durch Filtrieren der Infusorienkultur erhalten wird. Solches Wasser muß verwendet werden, weil schon kleine Unterschiede im spezifischen Gewichte störend wirken und weil auf diese Weise eventuelle chemische Einflüsse auf die Bewegung der Tiere möglichst vermieden werden. Schließlich wird das obere Rohr verschlossen, der Apparat horizontal gestellt, um den Einfluß der negativen Geotaxis¹⁾ der Tiere auszuhalten, und der Hahn in einem gegebenen Momente vorsichtig geöffnet. Man läßt jetzt einige Minuten stehen, schließt dann den Hahn, schüttelt gut durch, um eine möglichst gleichförmige Verteilung der Tiere zu erzielen und entnimmt nun zunächst aus dem oberen Teil, der anfangs keine Tiere enthielt, mittels einer Pipette Tropfen für Tropfen und zählt die darin enthaltenen Tiere. Dasselbe führt man dann für die untere Hälfte des Apparates aus.

Ist c_1 die Konzentration (mittlere Zahl der Tiere per Tropfen) vor Beginn des Versuches im unteren Rohr, c_2^1 die Konzentration im oberen Rohr nach Ablauf der Zeit t , so ergibt sich die Beziehung $D = \frac{\pi H^2}{t} \left(\frac{c_2^1}{c_1} \right)^2$, wo c_1 als Summe von c_2^1 und c_1^1 (Konzentration im unteren Rohr nach dem Versuche) bestimmt wird. Hier ein Beispiel einer Mehrungsreihe:

Zahl der Tiere per Tropfen in der oberen Hälfte:						
11	15	13	14	9	} Mittel 13	$c_1^1 = 74, \quad c_2^1 = 13$
17	12	10	9	13		$c_1 = 87, \quad \frac{c_2^1}{c_1} = 0,149$
10	23	12	9	11		
10	19	11	17	13		
in der unteren Hälfte:						
62	72	100	84	} Mittel 74	$t = 180 \text{ sec}$	
70	58	74	130		$D = 0,00965$	
50	67	63	78			
70	52	70	84			

Die Messungen liefern sehr schwankende Werte für D . So ergaben Messungen mit der früher benützten *Paramecium*-kultur folgende Resultate:

¹⁾ Folgender Versuch bei vertikal gestelltem Apparat zeigt diesen Einfluß, der eine Beschleunigung der Diffusion nach aufwärts bewirkt:

Diffusion von oben nach unten, $t = 120 \text{ sec}$, $c_1 = 63$, $D = 0,0045$

- - unten - oben, $t = 120 \text{ sec}$, $c_1 = 78$, $D = 0,068$.

c_1	t	$\frac{c_2^1}{c_1}$	D
17,5	16200	0,435	0,0009
11,4	10800	0,43	0,0013
14	3600	0,27	0,0016
45,8	1800	0,29	0,0036
15,9	900	0,268	0,0063
5,9	900	0,085	0,0006
			Mittel 0,0024

Eine zweite Serie von Messungen ergab im Mittel $D = 0,0029$.

Berechnet man nun D nach der EINSTEINSchen Formel $D = \frac{\bar{\lambda}^2}{2t}$ aus dem für diese Paramaecien bei 15° in der früheren Mitteilung angegebenen $\lambda^2 = 0,001$, so wird $D = 0,000125$, also von anderer Größenordnung! Dies ist aber erklärlich, denn im weiten Diffusionsgefäß erfolgt die Bewegung der Tierchen so gut wie ungestört durch die Wand, während bei den Beobachtungen, aus denen $\bar{\lambda}^2$ gewonnen ist, die Tierchen sich mit wesentlich erhöhter Reibung unter dem Deckglase bewegen müssen. Um diese Diskrepanz zu beseitigen, wurden jetzt Bestimmungen von $\bar{\lambda}^2$ in einem flachen Troge ausgeführt, die folgende Resultate ergaben (λ^2 in cm^2):

0,0262	0,0078
0,0291	0,0126
0,0189	0,0229
0,0052	0,0226
0,0550	0,0257
Mittel 0,0226 cm^2 ;	

$$\text{daraus } D = \frac{\bar{\lambda}^2}{2t} = \frac{0,0226}{8} = 0,0028.$$

Die Übereinstimmung ist besser, als bei der geringen Zahl der Beobachtungen und ihrer schwankenden Natur zu erwarten war.

Eine genauere Untersuchung mit verschiedenen Tierarten und unter verschiedenen Bedingungen wäre deshalb von Interesse, weil aus dem Grade der Übereinstimmung sich eine Entscheidung treffen ließe, ob die Ausbreitung der Tiere über einen ihnen zur Verfügung gestellten Raum durch bloße Diffusion stattfindet oder ob ihnen noch außerdem eine Tendenz zukommt, sich aus der Menge herauszubewegen. Im hier mitgeteilten Beispiele scheint die Diffusion infolge

der ungeordneten Bewegung allein zur Erklärung ausreichend. Die folgenden Messungen mit einer frischen *Paramaecium*kultur deuten vielleicht darauf hin, daß dies nicht mehr der Fall ist, wenn die Tiere sehr dicht gelagert sind. Es wurden bei verschiedenen Anfangskonzentrationen die folgenden Werte von D erhalten:

c_1	t	D
4,4	900	0,0031
10,4	900	0,0068
13,5	300	0,0092
21,1	1200	0,0016
28,7	420	0,0124
35,1	900	0,0166
35,7	120	0,0070
42,5	120	0,0140
42,9	60	0,0048
58,5	120	0,0092
68,8	300	0,0155
78,7	30	0,0139
81,0	300	0,0066
87,0	180	0,0096
94,6	1200	0,0139
114,4	120	0,0435
117,0	180	0,0450
122,8	600	0,0034

Berechnet man hieraus die mittleren Diffusionskoeffizienten für $c_1 < 50$, $50 < c_1 < 100$ und $c_1 > 100$, so erhält man folgende ansteigende Werte: 0,0084, 0,0116, 0,0306.

Das $\bar{\lambda}^2$ ergab sich für diese *Paramaecium*kultur aus vier verschiedenen Messungsreihen an je 10 bis 15 Tierchen in weiten Gefäßen bei 15° zu 0,043, 0,060, 0,060, 0,065; und hieraus $D = \frac{\bar{\lambda}^2}{8}$ gleich 0,0054, 0,0075, 0,0075, 0,0081, im Mittel 0,0071, in hinreichender Übereinstimmung mit dem niedrigsten, für die kleinsten Konzentrationen direkt gefundenen Werte 0,0084. Bei den höheren Konzentrationen könnte also außer der ungeordneten Bewegung noch eine Tendenz der Tiere, sich voneinander zu entfernen, wirksam sein. Bei den großen Schwankungen der einzelnen Werte wird dies noch nicht als bewiesen gelten können; bei einer genaueren Untersuchung wird aber auf diese Möglichkeit zu achten sein.

Die folgenden Zahlen, die aus Messungen ohne längere Zwischenpausen an Tierchen derselben Kultur unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen gewonnen wurden, zeigen, daß die theoretisch geforderte Proportionalität von $\frac{c_2^1}{c_1}$ mit $\sqrt{t}$ angenähert erfüllt ist:

$\sqrt{t}$	$\frac{c_2^1}{c_1}$	$\frac{c_2^1}{c_1} / \sqrt{t}$
11	0,121	0,011
11	0,104	0,0095
13,4	0,15	0,0112
17,3	0,188	0,0109
20,5	0,258	0,0126

Der Mittelwert von D aus diesen Messungen ist 0,0096, während sich ${}_4\bar{\lambda}^2$ aus gleichzeitigen Messungen an derselben Kultur zu 0,065, D also zu 0,0081 ergab.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die an anderer Stelle (Phys. Zeitschr. Bd. 15. S. 766—768. 1914) mitgeteilte Beziehung für die »mittlere maximale Abweichung« der ungeordneten Bewegung sich bei der Bewegung der hier untersuchten Tierchen auch weiter bewährt hat. Es ergaben sich aus im ganzen 284 Einzelbeobachtungen an 12 Tierchen die folgenden Mittelwerte für die mittlere maximale Abweichung in ihrer Abhängigkeit von der Beobachtungszahl n :

$n =$	1	2	4	8	16
${}_n\bar{\lambda}_{\max}$	= 0,79	1,05	1,42	1,71	1,83,

während die Theorie die Werte liefert:

${}_n\bar{\lambda}_{\max}$	= 0,798	1,13	1,45	1,76	2,23.
----------------------------	---------	------	------	------	-------