

Über die Anwendung der Theorie der Brownschen Bewegung auf die ungeordnete Bewegung niederer Lebewesen.

Von
Reinhold Fürth.

(Aus dem Physikalischen Institut der deutschen Universität in Prag.)

(Eingegangen am 30. Juni 1920.)

Beobachtet man die Bewegung niederer Lebewesen unter dem Mikroskop, so erhält man, insbesondere, wenn man sich innig mit dem Studium der Brownschen Molekularbewegung befaßt hat, auf den ersten Blick den Eindruck einer vollständig ungeordneten, d. h. einer allein vom Gesetze des Zufalls beherrschten Bewegung, wie es ja auch die Brownsche Bewegung ist. Es liegt daher nahe, die Bewegung der niederen Lebewesen, z. B. der Infusorien, nach denselben Prinzipien zu untersuchen, wie es bei der Brownschen Bewegung geschieht, insbesondere, ob die seinerzeit von Smoluchowski und Einstein aufgestellte Formel für die Verschiebung bei Brownscher Bewegung auch ihre Anwendung behält, wenn sie auf ein Material angewendet wird, das seine Bewegung nicht einem äußeren Antriebe (Stöße der Moleküle der umgebenden Flüssigkeit), sondern einem inneren Antriebe, wie bei Lebewesen mit Eigenbewegung, verdankt.

Eine solche Untersuchung ist nun in der Tat bereits von K. Przibram¹⁾ in bezug auf die Bewegung verschiedener Infusorien angestellt worden und hatte den Zweck, die Einsteinsche Formel für das mittlere Verschiebungsquadrat bei Brownscher Bewegung an diesem Material zu verifizieren.

Diese Formel nun sagt folgendes aus: Betrachten wir bloß die Projektion der Bewegung auf eine Koordinatenrichtung und nennen wir die in der Zeit zurückgelegten Verschiebungen von der Anfangslage aus x , dann erhalten wir im Mittel über viele Teilchen gleicher Größe oder auch im Mittel über viele Messungen an einem und demselben Teilchen im Verlaufe seiner Bewegung für das mittlere Verschiebungsquadrat $\overline{x^2}$ die Formel

$$\overline{x^2} = at, \quad (1)$$

wo a eine Konstante ist, die bei der Brownschen Bewegung von der Temperatur, der Viskosität der umgebenden Flüssigkeit und der Größe des Teilchens

¹⁾ K. Przibram, Dieses Archiv **153**, 401. 1913. K. Przibram, Archiv f. Entwicklungsgeschichte d. Organismen **43**, 20. 1917.

abhängt, bei der Infusorienbewegung außerdem noch von der speziellen, dem betrachteten Tiere eigenen Lebhaftigkeit seiner vitalen Bewegung. Die Methodik, deren sich Przibram hierbei bedient, ist kurz die folgende.

Für eine große Anzahl der Tierchen wird vermittels des Abbeschen Zeichenapparates und eines sekundenschlagenden Metronoms die Verschiebung eines Tieres in äquidistanten Zeitintervallen aufgezeichnet und daraus für alle Ausgangslagen das mittlere Verschiebungsquadrat gebildet. Tut man dies nicht nur für das einfache Zeitintervall, sondern auch für das doppelte, vierfache, achtfache usw., so sollten sich die entsprechenden $\overline{x^2}$ nach Formel (1) verhalten wie $1 : 2 : 4 \dots$, d. h. die Quotienten der so aufeinanderfolgenden Zahlen sind alle gleich 2. Es wird nun für jedes Infusor aus allen so gebildeten Quotienten das Mittel genommen und untersucht, ob bei neuerlicher Mittelbildung über viele ähnliche Tierchen der theoretische Wert 2 bevorzugt ist. Es zeigt sich in der Tat, daß im Mittel ungefähr der Wert 2 herauskommt, daß dagegen für die Individuen selbst oft recht beträchtliche Abweichungen von diesen Wert auftreten, obzwar wir es ja bereits hier schon mit Mittelwertbildungen zu tun haben. Man kann also die Przibram'schen Versuche nur als eine recht rohe Bestätigung von (1) ansehen, die dem Zweifel darüber Raum läßt, ob sich die Formel auch dann bewährt, wenn sie auf ein statistisches Material genügender Breite, gewonnen an einem einzelnen Infusor, angewendet wird. Und das ist ja gerade eine notwendige Bedingung, wenn man eine dezidierte Aussage über die Art derartiger Bewegungen machen will.

Abgesehen nun von dem Mangel an Genauigkeit, der der Przibram'schen Untersuchungsmethode anhaftet, erheben sich von vornherein Zweifel darüber, ob sich die Formel (1) auf diese Bewegungen wirklich anwenden läßt. Sie ist nämlich unter der Voraussetzung abgeleitet, daß die Bewegung vollständig den Charakter einer „Zufälligen“ trägt, d. h. einer solchen, bei der in jedem Momente die Richtung, in welcher nun die Bewegung weitergehen wird, vollkommen unbestimmt und in keiner Weise davon abhängig ist, welches die Richtung der Bewegung im Augenblick vorher gewesen ist. Dies ist nun eine Annahme, die zwar in bezug auf die Brownsche Bewegung, wo ja der Mechanismus in den rein zufällig erfolgenden Stößen der Mediummoleküle besteht, ohne weiteres zulässig ist, aber im Falle der Protistenbewegung offenbar schon sehr unwahrscheinlich wird, da man einem Lebewesen, auch wenn es noch so tief organisiert ist, dennoch, schon aus mechanischen Gründen, die Fähigkeit zuschreiben muß, sich, wenn auch nur ziemlich kurze Zeit hindurch, auf einer wenig gekrümmten Bahn bewegen zu können¹⁾.

¹⁾ In der zitierten Arbeit weist Herr Przibram auch bereits auf diesen Tatbestand hin, ohne jedoch daraus weitere Schlüsse auf eine Modifikation der Einsteinschen Formel zu ziehen.

Diesem Umstande kann man nun auch mathematisch Rechnung tragen, wie ich ausführlich an anderer Stelle gezeigt habe¹⁾, durch Einführung des Begriffes der „Persistenz der Bewegungsrichtung“. Darunter will ich die Wahrscheinlichkeit verstehen, daß das Teilchen sich (Bewegung in einer Koordinatenrichtung vorausgesetzt) in irgendeinem Zeitmomente in derselben Richtung weiterbewegt, in der es angekommen ist, und nicht in der entgegengesetzten. Diese Wahrscheinlichkeit, die offenbar zwischen 0,5 (vollständig zufällige Bewegung) und 1 (vollständig gerichtete Bewegung) gelegen sein muß, bezeichnen wir mit p . Wir denken uns ferner die Bahn aus lauter gleich langen Stückchen von der Länge ξ zusammengesetzt und nennen die Anzahl der pro Sekunde durchlaufenden Wegstückchen ν . Die Geschwindigkeit der Bewegung ist dann $\varphi = \nu \cdot \xi$. Unter diesen Voraussetzungen habe ich l. c. folgende Formel für $\overline{x^2}$ abgeleitet, die an Stelle von (1) zu treten hat

$$\overline{x^2} = at + b(c^t - 1), \quad (2)$$

wobei die drei Konstanten a , b , c mit den Größen ξ , ν , p durch die Gleichungen zusammenhängen

$$a = \nu \xi^2 \frac{p}{1-p}, \quad b = \frac{2p-1}{2(1-p)^2} \cdot \xi^2, \quad c = (2p-1)^2. \quad (3)$$

Gelingt es nun, an dem Infusor genügend lange Beobachtungsreihen anzustellen, um die Mittelwerte der Formel (2) mit hinreichender Genauigkeit bestimmen zu können, so ist es offenbar möglich, aus einer solchen Beobachtungsreihe die Größen ξ , ν und p für das betreffende Individuum zu berechnen und so indirekt auf den Mechanismus der Bewegung des Tieres einen Schluß zu ziehen.

Um die Ungenauigkeit der Registrierung mittels des Zeichenapparates zu vermeiden, wurde folgende Beobachtungsmethode angewendet. Die Beobachtungen erfolgten mittels eines Mikroskopes und einer Zeißschen 0,1 mm tiefen Kammer zur Zählung von Blutkörperchen, die unter dem Namen Objektnetzmikrometer bekannt ist, um das Verdunsten der Flüssigkeit zu vermeiden. War die Bewegung des Infusors zu rasch, so wurde das Wasser, in dem es sich befand, mit einer 1 proz. Tragantlösung zur Erhöhung der Viskosität nach Bedarf versetzt. Die Registrierung erfolgte nach der vom Verf. seinerzeit angegebenen²⁾ einfachen Methode der Registrierung von „doppelseitigen Erstdurchgangszeiten“. Zu diesem Zwecke wurde ein quadratischer Okularraster im Okular des Beobachtungsmikroskopes angebracht und mittels eines elektromagnetischen Doppelstiftschreibers nach dem Prinzip eines Morseapparates, dessen erster Hebel durch einen Morsetaster vom

¹⁾ R. Fürth, Zeitschr. f. Phys. **2**, 1920.

²⁾ R. Fürth, Ann. d. Phys. **53**, 177, 1917.

Beobachter, und dessen zweiter Hebel durch ein sekundenschlagendes Metronom mit Quecksilberkontakt betätigt wurde, jeder Erstdurchgang des betrachteten Infusors durch einen Strich der einen der beiden Scharen des Rasters registriert. Hierbei wurde ein Durchgang von links nach rechts durch einen Punkt, und ein solcher von rechts nach links durch einen Doppelpunkt markiert. Auf dem Telegraphenstreifen erhält man dann parallel laufend zwei Scharen von Punkten, von denen die einen die Zeitmarken sind, deren Zwischenräume je eine Sekunde bedeuten, und die anderen die Passagen durch die Mikrometerteilstriche vorstellen. Aus diesen Registrierstreifen kann man nun, am besten so, daß man ihre Angaben graphisch auf Millimeterpapier darstellt, folgende Resultate entnehmen: 1. den Mittelwert der Zeit, die zwischen je zwei Durchgängen durch benachbarte Rasterstriche vergeht, die sogenannte „mittlere doppelseitige Erstpassagezeit“ t_1 ; 2. die analoge Zeit aber in bezug auf das doppelte Rasterintervall t_2 und so fortfahrend die Zeiten $t_3, t_4 \dots$, in bezug auf drei, vier Rasterintervalle usw.

L. c. habe ich nun gezeigt, daß diese mittleren Passagezeiten einer Formel der Gestalt (1) genügen, wenn man darin \bar{x}^2 durch das Quadrat des gerade betrachteten Rasterintervalls und t durch die entsprechende mittlere Passagezeit ersetzt. Es ist nun anzunehmen, daß auch im Falle der erweiterten Formel (2) diese Art der Ersetzung zutreffend bleibt, so daß es möglich wird, so vermittels der gewonnenen Erstdurchgangszeiten Formel (2) zu prüfen.

Es mögen nun als Proben der Methode aus meinen Beobachtungen zwei Reihen an zwei Arten von *Paramecium*¹⁾ wiedergegeben werden. Das erste, kleinere der beiden Tiere wurde in Wasser mit Zusatz von Tragantlösung beobachtet, um seine Geschwindigkeit etwas herabzusetzen. Die Beobachtung erfolgte mittels des Objektivs *aa* und des orthoskopischen Okulars $f = 15$ mm von Zeiß, um eine genügend hohe Vergrößerung bei großem Gesichtsfeld zu erhalten. Diese Vergrößerung betrug 95fach linear. Ein Teil des Okularmikrometers entsprach 0,073 mm. An dem untersuchten Tier wurden 112 Zeiten registriert, die sich jedoch im Detail nicht wiedergebe. In der folgenden Tabelle I sind in der ersten Spalte die dazugehörigen mittleren Passagezeiten t von $x = 1$ bis $x = 10$ eingetragen.

Wir suchen nun zunächst die Werte der Konstanten a, b, c so zu bestimmen, daß durch sie die gewonnene empirische Funktion möglichst gut dargestellt werde. Das gelingt auf graphisch-numerischen Wege

¹⁾ Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß die beobachteten Tiere eine andere Art von Infusorien waren, was sich bei der verwendeten schwachen Vergrößerung nicht gut feststellen ließ, im übrigen aber auch, da es sich ja bloß um Beispiele für die neue Methodik handelt, in diesem Zusammenhange nicht von Belang ist.

ziemlich einfach, das Detail der Ausführung kann hier füglich übergangen werden. Es wurden so folgende Werte der Konstanten erzielt:

$$a = 0,1006, \quad b = 8,65, \quad c = 0,9943.$$

Setzt man diese Zahlen in (2) ein und berechnet mittels der beobachteten t die zugehörigen x^2 , so kann man sich ein Bild über die Genauigkeit der Formel machen, indem man die so berechneten $x^2(\text{ber.})$ mit den Quadraten der ganzen Zahlen von 1—10 vergleicht. Wie aus der dritten Spalte der Tabelle I hervorgeht, ist die Übereinstimmung recht gut.

Tabelle I.

$x(\text{beob.})$	t	$x^2(\text{ber.})$
1	18,5	1,0
2	58,7	3,4
3	111,8	7,7
4	221,0	16,0
5	334,1	26,3
6	423,1	34,8
7	524,6	44,7
8	722,6	64,5
9	899,2	81,7
10	1078,1	99,5

Wir können aber nun auch noch weiter auf Grund der Formel (3) aus den berechneten Werten von a , b , c die der theoretisch wichtigeren Konstanten ξ , ν und p bestimmen, was am besten durch Lösung der transzendenten Gleichungen (3) auf graphischem Wege erfolgt. Ohne auf die Details näher einzugehen sei das Resultat dieser Berechnungen wie folgt mitgeteilt. Es ergibt sich

$$p = 0,556, \quad \nu = 0,00363, \quad \varphi = \nu \cdot 5,52 \text{ partes/sec} = 0,00106 \text{ mm/sec}.$$

Wir sehen also, daß in diesem Falle die Persistenz der Bewegungsrichtung eine geringfügige ist, da sich der Wert von p nur wenig von dem der gänzlich ungeordneten Bewegung $p = 0,5$ unterscheidet.

Als zweites Beispiel bringe ich eine Beobachtung an einem größeren Infusor in reinem Wasser, zu der daher eine schwächere Vergrößerung, nämlich Objektiv aa und Okular 1 von Zeiß genommen, wurde ¹⁾. Die Registrierung erfolgte wieder mittels desselben Rasters, wobei jedoch in diesem Falle einem Teil eine objektive Strecke von 0,13 mm entsprach. Die Vergrößerung war 24fach linear; die Anzahl der Beobachtungen war 134. In der folgenden Tabelle II sind analog zu der früheren die zusammengehörigen beobachteten Werte von x und t eingetragen. Für die Konstanten erhält man hier die folgenden Werte:

$$a = 3,76, \quad b = 1600, \quad c = 0,9977.$$

¹⁾ Für ihre frdl. Mithilfe bei der Beobachtung dieser und einiger anderer Reihen sei Fr. N. Weigner bestens gedankt.

Vermittels dieser Zahlen wurde nun wie oben aus Formel (2) für jedes beobachtete t das zugehörige x ausgerechnet und in Tabelle II eingetragen, was auch hier, wie man sieht, zu einer recht guten Übereinstimmung führt.

Tabelle II.

x (beob.)	t	x^2 (ber.)
1	5,76	0,4
2	15,63	3,1
3	29,04	8,2
4	45,91	16
5	74,86	27
6	91,49	39
7	106,24	52
8	118,9	65
9	131,2	82
10	154,2	99

Schließlich kann man auch hier wieder aus (3) die Konstanten ξ , ν und p berechnen, die sich zu

$$p = 0,90, \quad \nu = 0,01, \quad \varphi = \nu \cdot 0,834 = 0,0083 \text{ mm/sec}$$

ergeben. Also ist hier die Nachwirkung oder Persistenz der Bewegungsrichtung auffallend groß, was offenbar einer anderen Organisation des betreffenden Tierchens im Gegensatze zu den früheren zuzuschreiben ist. Die Lebhaftigkeit der Bewegung ist hier auch, wie aus dem Werte von ν hervorgeht, viel größer, was wohl dem Umstande zuzuschreiben ist, daß hier im Gegensatz zu der zähen Flüssigkeit des vorigen Beispiels reines Wasser als Fluidum verwendet wurde.

Die beiden Beispiele werden genügen, um zu ersehen, daß es auf diesem Wege wohl möglich ist, einerseits eine Klasse von Bewegungen zu studieren, die eine Art Mittelstellung zwischen den völlig ungeordneten und den geordneten einnehmen und durch meine Formel (2) im großen und ganzen beherrscht werden, andererseits so zu neuen und wie mir scheint biologisch nicht uninteressanten Schlüssen quantitativer Art über die Bewegung niederer Lebewesen zu gelangen. Da die Methodik wie man sieht sehr einfach ist und auch die Berechnung weiter keine wesentlichen Schwierigkeiten bietet, dürfte es wohl keine überflüssige Mühe sein, das große und interessante Material, das die verschiedenen niederen Lebewesen in dieser Beziehung bilden, nach solchen Prinzipien weiter zu untersuchen, wozu ich mich aber als Physiker nicht berufen fühle und was daher denjenigen aufgespart bleiben mag, die sich mit dem Studium der niederen Lebewesen befassen.