

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Handbuch der Physiologie des Menschen

in vier Bänden (und einem Ergänzungsbande)

Physiologie des Nerven- und Muskelsystems

Du Bois- Reymond, René

1909

Die Flimmerbewegung. Von Otto Weiss

Die Flimmerbewegung

von

Otto Weiss.

Zusammenfassende Darstellungen:

Purkinje et Valentin, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui in membranis cum externis, tum internis animalium plurimorum et superiorum et inferiorum ordinum obvio. Commentatio physiologica. Vratislaviae 1835. 4^o.

G. Valentin, Die Flimmerbewegung, Wagners Handwörterbuch der Physiologie 1, 484 bis 516, 1842.

Th. W. Engelmann, Flimmerbewegung, Hermanns Handbuch der Physiologie 1, 380 bis 408, 1879.

Derselbe, Cils vibratils, Richets Dictionnaire de physiologie. C. 785 bis 799, 1898.

A. Pütter, Die Flimmerbewegung, Ergebnisse der Physiologie 1, 1 bis 102, 1903.

Unter Flimmerbewegung soll im folgenden verstanden werden die Bewegung der Gebilde, die man als Cilien oder Wimpern, als Membranellen, undulierende Membranen, als Geißeln, Tentakeln, Cirren bezeichnet, soweit diese Gebilde Anhänge einer Zelle sind.

I. Vorkommen.

Die Flimmerbewegung findet sich vorwiegend im Tierreich, wo sie nur den Nematoden, Acanthocephalen und Arthropoden fehlt. Bei den Pflanzen findet sie sich in den Zoosporen und Spermatozoen der Algen und Pilze, bei den Spermatozoen der Characeen, Muscineen und Gefäßkryptogamen, endlich bei den Schizomyceten.

Von Körperstellen, an denen die Flimmerbewegung stattfindet, ist aufzuzählen: Bei den Protozoen bildet der Flimmerapparat teils eine kontinuierliche Bekleidung des ganzen Körpers, teils ist er auf bestimmte Körperstellen beschränkt. Bei den Metazoen flimmert die Oberfläche der Eier und Embryonen vieler Wirbelloser, vieler Fische und Amphibien, die Epidermis von Cölenteraten und Würmern, Echinodermen und Mollusken, der Verdauungskanal der Cölenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken, endlich der Fische und Amphibien. Eine kontinuierliche Auskleidung mit flimmernden Zellen besitzt der Respirationskanal der Mollusken, Amphibien, Fische, Vögel und Säugetiere; der Urogenitaltraktus der Vertebraten und vieler anderer Tiere ist ebenfalls mit Flimmerepithel bekleidet. Es ist noch zu erwähnen, daß in der Klasse der Fische die Schwimmblase der Ganoiden einen kontinuierlichen Besatz mit Flimmerzellen besitzt. Während der Laichzeit findet

sich beim Froschweibchen auf dem Peritoneum streckenweise Flimmerepithel (E. Neumann¹⁾). Dasselbe kommt auch bei Säugetieren während der Brunstzeit vor (Morau²⁾).

Bei Anneliden können die Darmepithelien Fortsätze durch das Peritoneum ausstrecken, das an diesen Stellen schwindet. Dann treibt die Zelle auch an den Durchbruchsstellen Flimmerhärchen, so daß sie nun auf zwei Fronten flimmert (Eisig³⁾).

Auch flimmernde Sinnesorgane gibt es z. B. bei Plathelminthen.

Im menschlichen Organismus ist Flimmerepithel an folgenden Stellen regelmäßig vorhanden; auf der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen, im Tränensack und Tränenkanal, in der Eustachischen Röhre und der Paukenhöhle, im oberen Teile des Pharynx, im Larynx von der Epiglottis an (aber nicht an den echten Stimmbändern), in der Trachea und den Bronchien. Ferner findet es sich im Uterus, im Ovidukt, auf dem Parovarium, der Epididymis, im Zentralkanal des Rückenmarks und in den Hirnventrikeln. Im embryonalen Leben, und zwar in der Zeit des vierten bis siebenten Monats flimmert der Ösophagus, die Mundhöhle und der Magen.

II. Anatomisches.

1. Cilien.

Die Cilien sind Zellanhänge, die in der Regel wie schlanke, glatte Härchen aussehen. Sie verzüngen sich gewöhnlich nach dem freien Ende zu. Ihre Dicke ist oft nicht meßbar, selten größer als 0,0003 mm. Die Länge der Cilien schwankt in sehr weiten Grenzen. Sie ist z. B. beim Menschen im Nebenhoden 0,022 bis 0,033, in der Trachea 0,003 bis 0,005 mm. Das proximale Ende der Cilie ist häufig verdickt — Bulbus der Cilie — (Engelmann⁴⁾).

Außer diesen „typischen“ Cilien kommen noch solche vor, die sich nach der Spitze zu nicht verzüngen, sondern nahezu zylindrisch sind.

Von feineren Differenzierungen der Cilie ist im lebenden Zustande nichts zu bemerken. Über Struktureigentümlichkeiten liegen daher nur wenig Angaben vor. Stuart⁵⁾ und Fol⁶⁾ beschreiben an *Aplysia* und an Molluskenlarven Querstreifungen der Cilien. Beobachtungen von Kunstler⁷⁾ und Fisch⁸⁾ über Querstreifungen und körnige Strukturen sind wohl auf postmortale Veränderungen zurückzuführen (Fischer⁹⁾). Plenge¹⁰⁾ sah Körnelungen an Geißeln, sowie einen Achsenfaden mit seitlichem bandförmigen Saum. Durch Einwirkung von chemischen Agentien und von Farbstoffen kann man Körnelungen erzeugen (Prowazek¹¹⁾, Bütschli¹²⁾). Auch das Ab-

¹⁾ E. Neumann, Arch. f. mikr. Anat. 11, 354, 1875. — ²⁾ Morau, zitiert nach Pütter, Erg. d. Physiol. — ³⁾ H. Eisig, Fauna und Flora des Golfs von Neapel 16 (1887). — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 23, 505, 1890. — ⁵⁾ A. Stuart, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 15, 94, 1865. — ⁶⁾ H. Fol, Lehrb. d. vergl. mikr. Anat., 1906. — ⁷⁾ Kunstler, zit. n. Maier, Arch. f. Protistenkunde 2, 73, 1903. — ⁸⁾ C. Fisch, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 42, 47, 1885. — ⁹⁾ A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 26, 187, 1894. — ¹⁰⁾ H. Plenge, Verh. d. naturh.-med. Ver. z. Heidelberg, N. F. 6, 217, 1899. — ¹¹⁾ S. Prowazek, Arbeiten aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien 12. — ¹²⁾ O. Bütschli, zit. n. Pütter, Erg. d. Physiol. 2, 1, 1903.

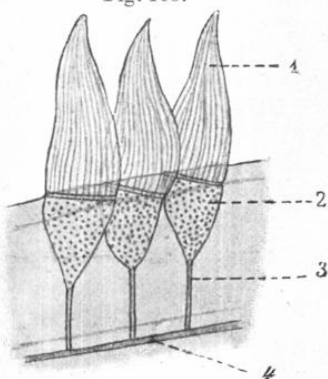
heben einer Hüllmembran ist von Seligo¹⁾ beobachtet worden. Wie weit diese Bilder von präformierten Struktureigentümlichkeiten herrühren, weiß man nicht.

Im lebenden Zustande sind die Cilien und Geißeln vollkommen homogen, sehr stark lichtbrechend, doppelt brechend, und zwar positiv einachsigt. Die optische Hauptachse fällt mit der Längsachse der Cilien zusammen (Engelmann²⁾). Dies sind die einzigen physikalischen Eigenschaften, die uns von den Cilien sicher bekannt sind.

2. Cilienkomplexe³⁾.

Abgeplattete konische Cilien, wie sie sich z. B. bei den Embryonen von Bivalven und bei vielen Protozoen (Fig. 103) finden, bestehen aus mehreren

Fig. 103.



Die Membranellen der adoralen Zone von Stentor.

1 Wimperplatten. 2 Basallamelle. 3 Endfaden. 4 Basalfibrille. — Nach Schuberg und Gruber.

miteinander verschmolzenen Cilien. Das läßt sich durch Einwirkung von Chemikalien beweisen, durch die das plättchenartige Gebilde in einzelne Cilien gespalten wird.

Ähnliche Verhältnisse findet man bei den Membranellen, bei den undulierenden Membranen, den Ruderplättchen der Ktenophoren, auf den Schwänzen vieler Spermatozoen. Diese Gebilde sind aus feinsten Fibrillen von etwa 0,0002 mm Durchmesser zusammengesetzt, die durch eine homogene Kittsubstanz verbunden sind (Engelmann⁴⁾, Kleinenberg⁵⁾, Schuberg⁶⁾, Schneider⁷⁾, Vignon⁸⁾, Stevens⁹⁾, Ballowitz¹⁰⁾). Die Länge kann sehr beträchtlich sein, bei den Ruderplättchen der Ktenophoren beträgt sie

z. B. oft mehr als 2 mm. Zu bemerken ist, daß es auch homogene undulierende Membranen gibt.

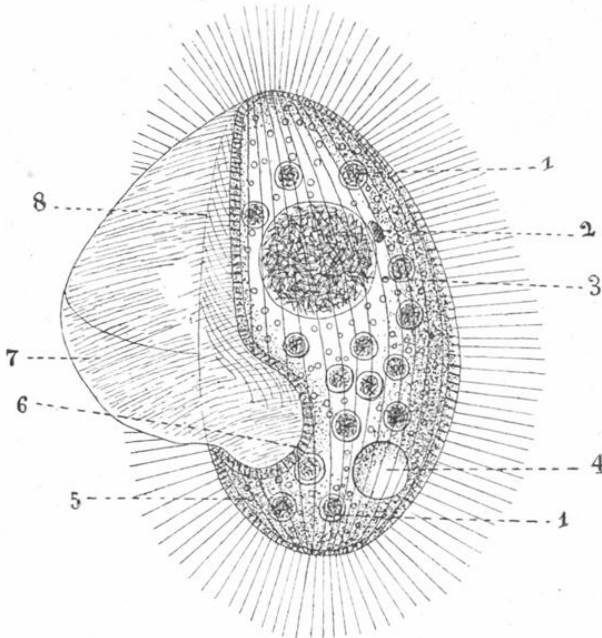
3. Zusammenhang der Cilien mit dem Zellkörper.

Der Zusammenhang der Cilien mit dem Zellkörper hat die Morphologen von jeher interessiert. Es hat sich gezeigt, daß die Cilien stets mit dem Protoplasma des Zellkörpers in Verbindung stehen. Ist eine Zellmembran — Cuticula — vorhanden, so wird sie von den Cilien durchbohrt. Häufig

¹⁾ A. Seligo, Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen 4, 145, 1887. — ²⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 452, 1875. — ³⁾ Literatur bei H. N. Maier, Arch. f. Protistenkunde 2, 73, 1903. — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 25, 538, 1881. — ⁵⁾ N. Kleinenberg, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 44, 1, 1886. — ⁶⁾ A. Schuberg, Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., 4, 197, 1891. — ⁷⁾ K. C. Schneider, Lehrb. d. vergleichenden Histologie d. Tiere, 1902. — ⁸⁾ P. Vignon, Arch. d. zool. exp. et gén. Ser. III, 11, 371, 1901. — ⁹⁾ Stevens, Proc. Californ. Acad. of Sciences, III. Ser., Zool. 3 (1901). — ¹⁰⁾ E. Ballowitz, Arch. f. mikr. Anat. 32, 401, 1888; Arch. f. d. ges. Physiol. 46, 433, 1890; Zeitschr. f. wiss. Zoologie 52, 217, 317, 1890; 60, 458, 1895.

findet sich in dem Zellteil, der die Wimpern trägt, eine von dem übrigen Zellkörper verschiedene Zone, die man mit Crusta (Engelmann¹⁾) bezeichnet. Sie ist zeitweilig für eine von der Zelle gesonderte Cuticula gehalten worden, ehe man erkannte, daß sie nur einen Teil der Zellen bildet. Von dem übrigen Zellprotoplasma unterscheidet sie sich durch ihr optisches Verhalten. Sie besteht oft aus ganz hyalinem Protoplasma, das sich scharf von dem körnigen Protoplasma der übrigen Zelle abhebt. Die Crusta findet sich nicht bei allen Flimmerzellen. Kenntnisse über ihre physiologische Bedeutung

Fig. 104.

*Pleuronema chrysalis.*

1 Nahrungsvacuole. 2 Mikronucleus. 3 Makronucleus. 4 Pulsierende Vacuole. 5 Cytopyge. 6 Cytopharynx. 7 Undulierende Membran. 8 Peristomrand. — Nach Schewiakoff.

haben wir nicht, jedenfalls ist zum Zustandekommen der Cilienbewegungen eine Crusta nicht unbedingt nötig. Die Art, wie die Wimpern sich in die Zellen einpflanzen, ist neuerdings von Studnicka²⁾ übersichtlich dargestellt worden. Man kann sechs Typen der Cilienimplantation unterscheiden: 1. Die schlanke Cilie verbindet sich ohne besondere morphologische Merkmale mit dem Zellprotoplasma. In einiger Entfernung von der Implantationsstelle zeigt sich im Zellprotoplasma eine knötchenförmige Verdickung, mit der die Cilie in Verbindung steht, das Basalkörperchen. 2. Zu diesem anatomischen Bilde kommt eine wirkliche Cuticula auf der Zelle, die von den Cilien, wie erwähnt, durchbohrt wird. 3. Die Basalkörperchen liegen an der Oberfläche. Sie bilden eine morphologisch gesonderte Schicht, die für eine Cuticula ge-

¹⁾ Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 321, 1868. — ²⁾ F. K. Studnicka, Sitzungsber. d. böhm. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 1899.

halten werden kann. 4. Die Basalkörper liegen außerhalb der Zelle. 5. Dasselbe Bild, nur sind die Basalkörper mit den Cilien noch durch besondere Organe, die man als Fußstäbchen oder Verbindungsstücke bezeichnet, verbunden. 6. Dasselbe Bild, nur verändert durch die Existenz einer Cuticula.

Es kommt sehr vielfach vor, daß von den Cilien in den Zellkörper hinein Ausläufer sich erstrecken, die sich im Zusammenhange mit der Cilie isolieren lassen. Sie sind von Engelmann¹⁾ als Wimperwurzeln bezeichnet worden. Diese sind optisch isotrop, nur bei den Bivalven positiv einachsigt anisotrop. Ihre physiologische Bedeutung ist dunkel. Man hat in ihnen Widerlager für die Cilien erblicken wollen. Verworn²⁾ bemerkt, daß sie Stoffstraßen sein könnten, die die Cilien mit dem Zellkern in Beziehung setzen.

Auch Verbindungen der Cilien mit dem Kern hat man mehrfach beobachtet. Plenge³⁾ ist es gelungen, die Geißel der Mycetozoen im Zusammenhange mit dem Kern zu isolieren. Die physiologische Bedeutung einer solchen Verbindung ist nicht bekannt.

4. Zahl der Cilien.

Die Zahl der Cilien, die sich auf einer Zelle befinden, ist verschieden. Bei vielen geißeltragenden Infusorien findet sich nur ein Zellanhang, die Geißel, bei anderen mehrere, bei den Wimperinfusorien steigt ihre Zahl auf viele tausend, bei den Zellen der Metazoen endlich ist die Zahl im allgemeinen proportional der Zellengröße; sie kann mehrere hundert Cilien auf einer Zelle ausmachen.

5. Anordnung der Cilien.

Auch die Anordnung der Cilien ist verschieden. Sie stehen häufig in parallelen Reihen einander gegenüber oder in Quincunxform angeordnet, z. B. bei den Kiemenepithelien der Bivalven, bei den Rotationsorganen der Rotiferen, bei den Cilien der Vorticellen. Die Cilienstellung ist oft sehr charakteristisch, so daß sie z. B. bei Flagellaten- und Ciliaten-Infusorien zur Klassifikation dient.

III. Chemische Eigenschaften der Cilien.

Wie man erwarten kann, ist bei so winzigen Gebilden unsere Kenntnis von ihrer chemischen Zusammensetzung außerordentlich gering. Das Wenige, was bekannt ist, ist so wenig charakteristisch für gerade diese Gebilde, daß wir über das chemische Geschehen bei ihrer Funktion hierdurch nichts erfahren können.

Die Cilien sind quellbar in destilliertem Wasser, wie alle lebenden Gebilde, sie blähen sich bei Erwärmung über 55° auch dann, wenn sie sich in ein wenig hypertonen Lösungen befinden. Wie zu erwarten ist, geht die Quellung mit einer Abnahme des Lichtbrechungsvermögens einher, und zugleich zeigt sich eine Verkürzung der Cilien, die bis zur Hälfte ihrer Länge gehen kann. In Alkalien und Säuren lösen sich die Cilien auf. Die Salze der Schwermetalle, ferner Äther, Alkohol, Chromsäure und ihre Salze, Osmiumsäure, Gerbsäure

¹⁾ Th. W. Engelmann, a. a. O. Hier die ältere Literatur. — ²⁾ M. Verworn, zitiert nach Pütter, 1903. — ³⁾ H. Plenge, Verh. d. naturh.-math. Ver. Heidelberg, N. F., 6, 217, 1899.

fixieren sie. Sie geben die Xanthoproteinsäurereaktion, färben sich im toten Zustande mit Eosin, Anilinblau und anderen das Protoplasma diffus färbenden Farbstoffen. Sie sind also nach dem Gesagten eiweißreiche Organe. Über die quantitative Zusammensetzung sind wir gar nicht unterrichtet.

IV. Erscheinungsweise der Flimmerbewegung.

1. Modus der Cilienbewegung¹⁾.

Die Bewegung der Cilien besteht in einem Hin- und Herschwingen des Härchens um den Anheftungspunkt an der Zelle. Sind viele Wimpern auf einer Zelle, so erfolgen ihre Schwingungen, wenigstens bei den Metazoen, in parallelen Ebenen, die in der Regel senkrecht zur Zellenoberfläche stehen. Stehen die Zellen in Reihen, so geschehen die Schwingungen parallel diesen Reihen. So ist es z. B. bei dem Darmepithel, dem Epithel des Atmungsapparates, des Urogenitalapparates und bei den Schwimmplatten der Ktenophoren. Die Schwingungen können aber auch senkrecht zur Richtung der Reihen erfolgen. Das finden wir z. B. bei den Nebenkienenzellen der Muscheln und bei den Flimmerorganen der Rädertiere.

Es kommen auch Bewegungen vor, bei denen die Cilie außer deren Schwingen in toto sich noch schlingelt, z. B. im Nebenhodenepithel der Säuger (Becker²⁾), in den Exkretionsorganen der Würmer (Kaiser³⁾), bei *Trichoplax adhaerens* (F. E. Schulze⁴⁾). Auch isolierte (nickende) Bewegungen des distalen Cilienendes kann man beobachten, z. B. bei Ktenophoren (Chun⁵⁾), bei Cirren von Hypotrichen (Prowazek⁶⁾).

Bei den Protozoen sind die Bewegungen aber oft nicht so einfach. Hier bildet nach Pütter⁷⁾ das Schwingen in einer Ebene die Ausnahme, so daß also die Cilie ihre Bewegung in der Oberfläche eines Rotationskörpers ausführt.

Periode des Cilienschlages. Das einmalige Hin- und Herschwingen bezeichnet man als die Periode des Cilienschlages. Um sie näher zu untersuchen, muß man zuvor die Ruhelage der Cilie bestimmen. Das geschieht durch Lähmung der Bewegung mit narkotisierenden Mitteln. Es hat sich gezeigt, daß die Cilien im Ruhezustande bei den verschiedenen Flimmerorganen verschiedene Lagen haben. In der Rachenschleimhaut des Frosches sind sie alle geneigt nach der Richtung des wirksamen Schlages, und zwar um 25 bis 30° gegen die Senkrechte auf der Zellenoberfläche (Engelmann⁸⁾). Meist sind sie gerade, seltener konkav gegen die Richtung des wirksamen Schlages gekrümmt. So ist es z. B. bei Oligochaeten (Hoffmann⁹⁾). Bei den Mollusken hingegen finden sich stark konkav oder konvex gegen die Richtung des wirksamen Schlages gekrümmte Cilien (Engelmann).

¹⁾ Vgl. Valentin, a. a. O.; Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 334, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 436, 1875; Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle, 1867. Engelmann in Diction. d. physiol., 1898. Pütter in Erg. d. Physiol. 1903.

— ²⁾ O. Becker, Moleschotts Unters. z. Naturl. 2, 71, 1857. — ³⁾ J. E. Kaiser, Bibl. Zoologic. 6, II, 1893. — ⁴⁾ F. E. Schulze, Abh. d. Königl. preuß. Akad. d. Wiss. 1891. — ⁵⁾ K. Chun, Fauna u. Flora des Golfs von Neapel I (1880). —

⁶⁾ S. Prowazek, Arb. a. d. zoolog. Institut Wien 14 (1902). — ⁷⁾ A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl., S. 243. — ⁸⁾ Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 321, 1868. — ⁹⁾ R. W. Hoffmann, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 64, 335, 1899.

Ganz anders verhalten sich die Schwimmlättchen der Ktenophoren (Verworn¹⁾), sie haben eine doppelte Krümmung. Die Basis ist stark konvex gegen die Richtung des wirksamen Schlages, ihre Spitze konkav, aber schwächer gekrümmt. Im Ruhezustande sind sie entgegen der Richtung des wirksamen Schlages geneigt. Bei *Urostylis glandis* gibt es zwei Formen, die als Ruhestellungen gedeutet werden (Verworn²).

Wenn die Wirkung des narkotisierenden Mittels auf die Flimmerzelle verschwindet, zeigt sich bei den meisten Wirbeltieren zuerst eine langsame Schwingung des Flimmerhaares. Dieser folgt eine weit schnellere in entgegengesetzter Richtung (*Rhythmus trochaicus*³), und so geht es weiter, indem nun langsame und schnelle Schwingungen alternieren. Die erste Schwingung aus der Ruhelage erfolgt immer so, daß die Neigung gegen die Vertikale aufgehoben wird, die auf der Zellfläche im Anheftungspunkt der Cilie errichtet wird. Die langsamen und schnellen erfolgen nach entgegengesetzten Richtungen, aber so, daß nach einer bestimmten Richtung immer die schnelle, in der anderen immer die langsame Schwingung erfolgt. Die Richtung der schnelleren Schwingung ist die, in der ein Effekt erzielt wird. Die Schwimmlatten der Ktenophoren verhalten sich anders, hier erfolgt aus der Ruhelage zuerst die schnellere Schwingung, darauf die langsamere. (*Rhythmus jambicus*³).

Die Periode des Cilienschlages setzt sich nach dem Gesagten aus zwei Phasen zusammen, die man Vorschwingung — Schwingung nach der wirksamen Richtung — und Rückschwingung nennt. Die Vorschwingung ist in der Regel die schnell, die Rückschwingung die langsamer erfolgende. Bei den Muscheln und Infusorien kommt vielfach plötzliches Wechseln des Rhythmus vor.

Bei der Bewegung bleiben die Cilien entweder geradlinig gestreckt oder sie krümmen sich wie ein Finger (*Motus uncinatus*³). Auch S-förmige Krümmungen sind an geschädigten Fröschösophaguscilien beobachtet. Reine Pendelbewegungen von Cilien hat Engelmann⁴) bei *Perca fluviatilis* an den langen und starren Haaren der Hörleiste kurz vor dem Absterben gesehen.

Bewegung beim Absterben. Die Modifikationen der Bewegung, die sich beim Absterben einstellen, hat Engelmann⁵) untersucht. Am längsten erhält sich in der Regel der Basalteil der Cilie, er bewegt sich oft noch, wenn der übrige Teil des Haares schon einer Art Totenstarre verfallen ist. In diesem Stadium sind die Bewegungen hakenförmig. Stirbt das Basalstück zuerst ab, so wird die Bewegung pendelnd. Auf unsymmetrisches Absterben führt Engelmann die Erscheinungen zurück, daß das Haar seine Bewegungsebene ändert. Die Bewegung wird beim Absterben langsamer. Das Schlagen der Cilien in geschädigten Zellen hat auch Bergel⁶) beobachtet. Er hat an den sogenannten Schmidtschen Flimmerkörpern, Resten von Flimmerzellen, die man im Ösophagusschleim von Fröschen nach Pilocarpin- oder Curarevergiftungen findet, beobachtet, daß der Vorschwung der Wimpern von dem

¹) M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — ²) Derselbe, Allgem. Physiol., 1901. — ³) Purkinje u. Valentin, a. a. O. — ⁴) Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol. 1898. — ⁵) Derselbe, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1867, Nr. 42; Niederl. Arch. 3, 304, 1867. — ⁶) Bergel, Arch. f. d. ges. Physiol. 78, 441, 1900.

einen Zellende her beginnt und ebenso der Rückschwung. Dieser kann bei der ersten Cilie schon eingetreten sein, ehe die letzte ihren Vorschwung beendet hat.

Überleben. Am ausgeschnittenen Flimmerepithel dauert die Bewegung oft noch tagelang an, beim Menschen z. B. bis zu drei Tagen, bei Kaltblütern wochenlang¹⁾. v. Schumacher²⁾ beobachtete, daß Flimmerepithel des Frosches im Rückenlymphsack eines zweiten viele Wochen funktionsfähig bleibt.

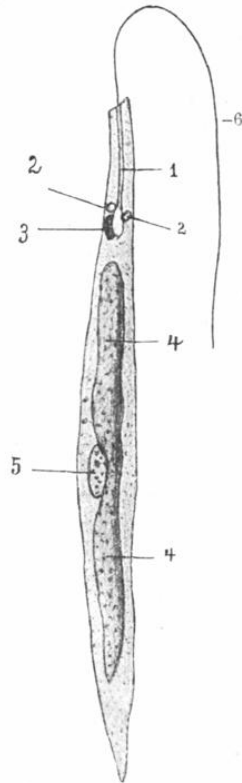
Besondere Arten der Flimmerbewegung.

Von der eben geschilderten pendelartigen Bewegung verlaufen sehr verschieden die Bewegungen anderer fadenförmiger Zellanhänge, der Geißeln. Im Anschluß an ihre Bewegungsformen sollen auch die Bewegungen der Zellanhänge erwähnt werden, die nicht Cilien sind.

Geißelbewegung. Anatomisches. Die Geißelbewegung kommt vorwiegend bei den Flagellaten vor. Die Geißeln sind fadenförmige Gebilde von sehr großer Feinheit. Sie sind in der Regel zylindrisch und in ganzer Länge von gleichmäßiger Dicke. Es gibt aber auch Formen, bei denen gegen das Ende hin eine starke Verjüngung eintritt, so daß die Geißel spitz endigt. Oft ist die Geißel torquiert. Man findet auch bandförmige Geißeln, z. B. bei Myxomyceten, ferner Geißeln, die mit Flimmerhärchen bekleidet sind, sogenannte Flimmergeißeln, endlich Geißeln, die als Peitschengeißeln bezeichnet werden. Diese bestehen aus einem dickeren Stiel, der in eine äußerst feine Geißel, die sogenannte Peitschenschnur, ausläuft. Sie übertrifft häufig den Stiel an Länge um das Zweif- bis Dreifache, z. B. bei *Polytoma uvella* (Loeffler³⁾, Fischer⁴⁾. Manche Geißeln sollen eine klebrige Oberfläche haben (Prowazek⁵⁾, Fischer).

Modus der Bewegung. Die Bewegung der Geißeln besteht in Schlängelung in einer Wellenlinie (*Motus undulatus*⁶⁾). Die Zahl der Schlangenwindungen, in die sich die Geißeln aufteilen, kann bei einer und derselben Geißel wechseln, d. h. die Länge der Welle variiert bei derselben Geißel. Die Geißel kann sich in drei und mehr Wellen teilen; sie kann aber auch nur den Bruchteil einer Welle bilden, so daß sie also wie ein Flimmerhaar in toto schwingt. Diese Schwingung kann in einer Ebene erfolgen, es kommt aber auch vor, daß die Geißel den Mantel eines Kegels durch ihre Bewegung durchläuft (*Motus infundi-*

Fig. 105.



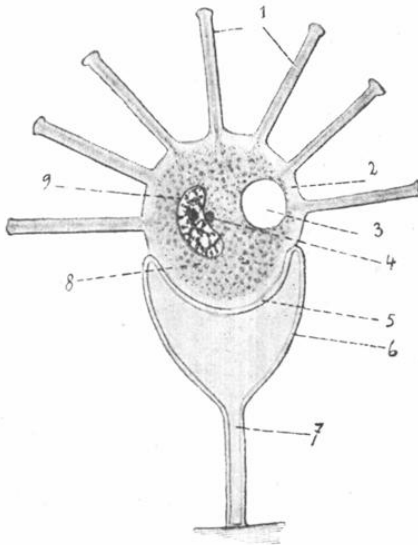
Euglena elongata.

1 Schlund einsenkung. 2 Pulsierende Vacuolen. 3 Stigma. 4 Chromatophor. 5 Kern. 6 Geißel. — Nach Lang.

¹⁾ Vgl. Valentin, a. a. O.; Th. W. Engelmann, Jenaische Zeitschr. 4, 343, 1868. — ²⁾ v. Schumacher, Sitzungsber. d. Österr. Akad., math.-naturw. Kl., 110, 195, 1901. — ³⁾ F. Loeffler, Zentralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 6, 209, 1889. — ⁴⁾ A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 26, 187, 1894. — ⁵⁾ S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 12 (1900). — ⁶⁾ Valentin, a. a. O.

buliformis). Dies findet sich bei Schizomyceten. Die Wellen der Geißeln liegen nach Bütschli¹⁾ nicht in einer Ebene, sondern bilden eine Schraubenlinie, ähnlich wie der Vorticellenstiel. Die Geißeln sind vielfach partiell beweglich. Hierdurch werden ihre Bewegungsformen sehr mannigfaltig, denn es kann

Fig. 106.



Schema eines Suctoriums.

1 Saugröhren, Saugtentakel. 2 Ektoplasma. 3 Pulsierende Vacuole. 4 Mikronucleus. 5, 6 Wand. 7 Stiel des Gehäuses. 8 Endoplasma. 9 Makronucleus. — Nach Lang.

einmal nur das proximale oder das distale Geißelende (Bütschli), aber auch jeder beliebige andere Teil der Geißel sich kontrahieren. Hierbei können sogar Schlingenbildungen auftreten (Seligo²⁾, Lauterborn³⁾, Prowazek⁴⁾). Die beiden Geißelpaare von *Gyromonas ambulans* sind zweifacher Bewegungen fähig. Einmal des gewöhnlichen Geißelschlag; ferner können sie versteift und wie steife, stielartige Extremitätenpaare zur Lokomotion benutzt werden (Seligo⁵⁾).

Bandgeißel der Noktiluken.

Die Bandgeißel der Noktiluken ist ein protoplasmatischer breiter, flacher Zellenanhang. An der Seite, die dem Peristom zuliegt, hat sie eine Rinne, an dieser Seite ist sie quergestreift und kontraktile. Die Kontraktilität kann in Längs- und Querrichtung erfolgen. Ihre Erscheinungsweise ist träge, sowohl die Kontraktion als auch besonders die Expansion.

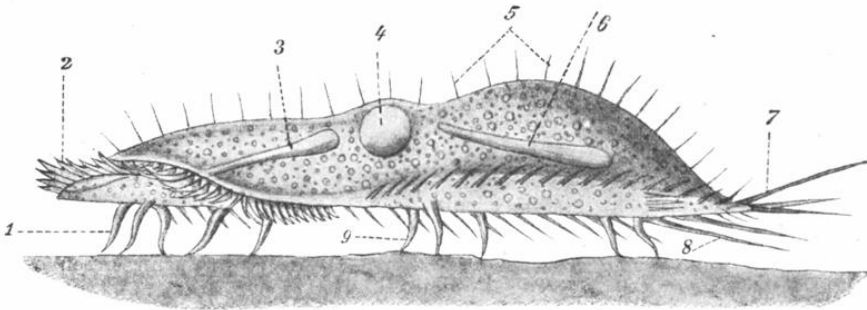
Tentakeln der Suktorien. Die Tentakeln der Suktorien sind an dem freien Ende offene, mit einer Zellcuticula bekleidete röhrenförmige Fortsätze des Zelleibes. In ihrer Längsachse werden sie von einem Kanal durchzogen. Sie machen hin und her pendelnde Bewegungen, deren Ursache vermutlich in der Wurzel der Tentakeln liegt. Die Bewegungen können durch Reize, z. B. Berührung eines Beutestückes, ausgelöst werden, sie können aber auch in scheinbar spontanem rhythmischen Hin- und Herschwingen bestehen. Zweitens können die Tentakeln ihre Form dauernd verändern. Die Veränderungen können bestehen in einer Krümmung, die meist gegen benachbarte Tentakeln gerichtet ist. Das kommt vor, wenn eine Beute an einem Tentakel hängen geblieben ist. Es werden aber auch viel kompliziertere Bewegungen beobachtet. Man kann sie mit den Bewegungen vergleichen, die ein Regenwurm macht, dessen eines Ende fixiert ist. Auch Retraktionsbewegungen können diese Tentakeln ausführen. Gewöhnlich werden sie dabei in den Plasmakörper unter schraubiger Torsion eingezogen. Die Expansionsbewegung

¹⁾ O. Bütschli, Protozoen. Bronns Klassen v. Ordn., 1889. — ²⁾ A. Seligo, Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 4, 145, 1887. — ³⁾ R. Lauterborn, Zeitschr. für wiss. Zoolog. 60, 236, 1895. — ⁴⁾ S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 12 (1900). — ⁵⁾ A. Seligo, a. a. O.

erfolgt auch hier langsamer als die Kontraktionsbewegung. Eine eigenartige Bewegungsform zeigt die Tentakel von *Asellicola digitata*. Hier fehlt der Tentakelspitze die Cuticula. Dieses freie Stück kann sich ein- und ausstülpen.

Cirren. Cirren oder Springborsten nennt man die starren Anhänge, wie sie sich an den Leibern der hypotrichen Infusorien finden. Sie stehen in der Regel still und werden nur zum Zwecke der Lokomotion bewegt. Die Aftercirren zeigen keine Formänderung während des Schlages. Der Querschnitt dieser Cirren ist in der Regel dreieckig. Hierher gehören auch die „säbelförmigen“ Cilien der Beroiden. Sie umgeben die Mundöffnung

Fig. 107.

*Stylonychia mytilus.*

1 Stirncirren. 2 adorale Zone. 3 vorderer zuführender Kanal der (4) pulsierenden Vacuole. 5 dorsale Borsten. 6 hinterer zuführender Kanal der pulsierenden Vacuole. 7 Schwanzborsten. 8 Aftercirren. 9 Bauchcirren. — Nach Lang.

dieser Tiere und bewegen sich nur, wenn das Tier Beute aufgenommen hat. Dann dienen sie als Widerhaken und hindern so die Nahrung am Herausgleiten aus dem Munde des Tieres. Die Bewegung besteht in einem Umknicken der Cilie an der Basis, ohne daß die Form sich ändert. Kombinationen von Cilienbewegung und Cirrenbewegung beschreibt Plate¹⁾ bei Rotatorien. Hier kommt sowohl der *Motus uncinatus* vor, als auch dieselbe Bewegungsform wie bei den säbelförmigen Cilien der Rippenquallen.

2. Richtung des wirksamen Schlages.

Die Richtung des wirksamen Schlages ist nicht immer die gleiche. Der wirksame Schlag erfolgt stets in derselben Richtung bei den meisten Metazoen; bei dem motorischen Wimperapparat der Protozoen hingegen ist sie, wie schon angedeutet, fast ausnahmslos umkehrbar. Es zeigt sich z. B. in der Umkehr der Schwimmrichtung bei vielen Flagellaten und Ciliaten. Dasselbe findet man an den Nebenkienmen der Muscheln²⁾, an den Ausströmungsöffnungen der Schwämme, ferner bei den Actinien, bei den Ruderplatten der Ktenophoren (Engelmann³⁾).

3. Schwingungsamplitude.

Die Schwingungsamplitude ist sehr verschieden groß, auch bei ein und derselben Spezies von Zellen. Sie ist gewöhnlich 25° bis 50°, kann aber bis

¹⁾ H. Plate, Beitr. z. Naturgesch. d. Rotat. Diss. Jena 1885. — ²⁾ Purkinje u. Valentin, a. a. O. — ³⁾ Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 476, 1868.

über 90° betragen. Die Schwingungen erfolgen um eine Lage der Cilie, die gegen die Vertikale in dem Anheftungspunkt der Cilie nach der Richtung des wirksamen Schlages geneigt ist. Die Amplituden der Schwingungen sind unter gegebenen Bedingungen sehr konstant bei allen permanent schlagenden Cilien, die nicht unter dem Einfluß einer Art nervösen Prozesses stehen. Sehr wechselnd sind sie bei den Organismen, die sich der Wimperbewegung zur Lokomotion bedienen. Hier ist eine sehr feine Abstufung der Schwingungsamplitude möglich; die Feinheit der Abstufung macht den Eindruck der Zweckmäßigkeit.

4. Rhythmus.

Manche Cilien schlagen permanent; das findet sich bei allen Wirbeltieren (Engelmann ¹⁾), ferner bei den Peristomwimbern der Ciliaten. Bei diesen Cilien ist der Rhythmus wie die Amplituden der Schwingungen unter konstanten Bedingungen konstant. Das ist nicht der Fall bei vielen anderen Spezies. Hier finden sich Sistierungen der Flimmerbewegungen, so bei den Schwämmen, bei denen es Häckel ²⁾ beobachtete, bei dem Räderapparat der Rädertierchen, den Schwimmlättchen der Ktenophoren, dem Wimperkranz der Polychaetenlarven, bei den Geißeln der Flagellaten. Nur auf Reize hin schlagen die säbelförmigen Cilien der Ktenophoren ³⁾, die Sprungcirren der Hypotrichen.

5. Periodendauer.

Die Periodendauer der Bewegung ist bei den Tierspezies konstant für jede Spezies. Einige Frequenzen seien hier aufgezählt: die Bandgeißel der Noktiluken macht 5 Schläge pro Minute (Vignal ⁴⁾), die lange Geißel einer Monasform 78 Schläge, die kurze 94, die Geißeln von *Polytoma* 29 Schläge, von *Euglena viridis* 2, von *Oikomonas* 14 pro Minute (Prowazek ⁵⁾). Die Cilien von *Leukandra aspera* und von *Sykon raphanus* und *compressus* (Bidder ⁶⁾) 10 Schläge pro Sekunde, die Wimbern des Froschrachenepithels 12 Schläge pro Sekunde (Engelmann ⁷⁾), nach Martius ⁸⁾) 10 bis 14 im Minimum, 11 bis 17 im Maximum. Um die Schwingungsdauer festzustellen, hat Martius eine einfache stroboskopische Methode ausgearbeitet.

6. Geschwindigkeit.

Bei einem schwingenden stäbchenförmigen, an einem Endpunkte fixierten Gebilde kann man nicht eigentlich von einer Geschwindigkeit der Bewegung reden, denn einmal wechselt diese mit jeder Phase der Bewegung, und außerdem ist es klar, daß ein stäbchenförmiges Gebilde, das um einen festen Punkt als Drehpunkt schwingt, an seinen verschiedenen Punkten eine verschiedene Geschwindigkeit haben muß. Wenn man die Geschwindigkeit des Wimpernschlages durch die Zeit bestimmt, die die Cilie braucht, um einen Schlag

¹⁾ Th. W. Engelmann, Herm. Handb., 1879; Diet. d. physiol., 1898. —

²⁾ E. Häckel, Die Kalkschwämme, 1872. — ³⁾ K. Chun, a. a. O. — ⁴⁾ W. Vignal, Arch. d. physiol. norm. d. path., Ser. 2, 5, 415, 1878. — ⁵⁾ S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien 12 (1900). — ⁶⁾ G. Bidder, Quart. journ. micr. Science 5, 9, 1896. — ⁷⁾ Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 341, 1868. — ⁸⁾ Martius, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884, Suppl., S. 456.

nach einer Richtung auszuführen, so zeigen sich die schon erwähnten Unterschiede in den beiden Schlagrichtungen. So ist z. B. am Froschrachenepithel die Geschwindigkeit des Vorschwunges fünf- bis sechsmal so groß wie die der Rückschwingung (Kraft ¹⁾). Sicher ist die Geschwindigkeit, mit der sich die Cilie während der Beugung allein oder während der Streckung allein bewegt, auch nicht konstant. Näheres wissen wir indessen nicht, wie die Cilie sich beim Schwingen von einer Nullage zur andern verhält.

7. Koordination ²⁾. Isochrones und metachrones Schlagen.

Alle Cilien einer Zelle schlagen bei den Metazoen und bei vielen Protozoen isochron, und diese Koordination wird nur kurz vor dem Tode der Zellen aufgelöst (s. S. 672, 673).

An den flimmernden Schleimhäuten schlagen die Cilien benachbarter Zellen mit gleicher Geschwindigkeit, aber nicht gleichzeitig in gleicher Phase; vielmehr zeigt sich in den flimmernden Häuten eine wellenförmige Fortpflanzung der Bewegung. Diese Erscheinung zeigt sich auch bei den Flimmerorganen der Rädertiere, bei den adoralen Flimmerkränzen der Peri-, Hetero- und Hypotrichen-Infusorien und am Wimperkleide von parasitierenden Ciliaten, z. B. bei *Nyctotherus* und *Konchophthirus*. Bei den Ktenophoren läuft die Welle gewöhnlich vom aboralen Körperpol aus ab. Die Plättchen einer Rippe schlagen metachron, und zwar so, daß die aboralen Plättchen den adoral von ihnen gelegenen in der Schwingungsphase voraus sind. Wird die Rippe durchschnitten, so läuft auch eine rückläufige Welle zum aboralen Pole von der Schnittstelle aus ab. Danach schlagen beide Hälften in ihrem eigenen Rhythmus. Berühren sich die Wundränder so, daß die aboralen Plättchen die adoralen beim Schlage berühren können, so kommt der alte Rhythmus wieder zustande. Wird bei intakter Rippe ein Plättchen fixiert, so erlischt die Bewegung an dieser Stelle. Kann dieses Plättchen aber nur geringfügige Bewegungen machen, ohne freilich das nächste orale Plättchen zu berühren, so läuft die Welle dennoch zum oralen Pole ab (Verworn ³⁾).

Grützner ⁴⁾, Just ⁵⁾, König ⁶⁾, Kraft ⁷⁾ haben die Reizleitung im Froschrachenepithel näher studiert. Nennt man die Zellen, die von einem beobachteten Punkte aus entgegen der Richtung des wirksamen Schlages liegen, Oberzellen, die in der Richtung dieses liegenden Unterzellen (Kraft ⁵⁾), so zeigt sich, daß die Oberzellen den Unterzellen im Vorschwung und im Rückschwung der Cilien voraus sind, daß also die Reizwelle im Sinne des wirksamen Schlages läuft. Daß eine Reizleitung in der Richtung des Stromes stattfindet, hat schon Grützner aus der Zerklüftung des Flimmerepithels in Längsreihen, sowie aus der Störung geschlossen, die eine lokale Schädigung stromabwärts hervorbringt. Es folgt auch daraus, daß lokal applizierte Reize vorwiegend auf die Unterzellen wirken, aber nur in geringem Grade auf die Oberzellen der nächsten Nachbarschaft, gar nicht auf die Seitenzellen,

¹⁾ H. Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890. — ²⁾ Vgl. Valentin, a. a. O.; Engelmann, Jen.-Zeitschr. 4, 475, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 2, 278, 1869; 11, 477, 1875. — ³⁾ M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. —

⁴⁾ P. Grützner, Breslauer ärztl. Zeitschr. 4, 62, 1882; Festschr. f. Valentin, 1882.

⁵⁾ A. Just, Biol. Zentralbl. 6, 123, 1886. — ⁶⁾ König, zit. n. Kraft. —

⁷⁾ H. Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890.

d. h. Zellen, die in einer senkrecht zur Richtung des wirksamen Schlages liegenden Linie gelegen sind.

Der Ablauf der Erregungswelle erfolgt gewöhnlich in einer Ebene, die mit der Schlagebene identisch ist; es kommt aber auch vor, daß die Wellenlinien senkrecht zu dieser Ebene stehen, z. B. bei den Kiemen der Muscheln. Die Richtung, in der die Reizwelle abläuft, ist immer gleichsinnig der Richtung des wirksamen Schlages.

Der optische Eindruck der fortschreitenden Cilienbewegungen besteht ebenfalls in dem Erscheinen einer Welle. Diese kann entgegengesetzt ablaufen wie die Erregungswelle. So läuft z. B. bei den Rippen der Ktenophoren die optische Welle gegen die Richtung des wirksamen Schlages ab, dasselbe zeigt sich bei den Mundwimpern der Heterotrichen. Bei Ciliaten

Fig. 108.



Wimperreihe im Profil. — Nach Verworn.

kommt es vor, daß die Wellen auf den beiden Körperseiten in entgegengesetzten Richtungen ablaufen. Bei den Flimmerorganen, an denen die Richtung des wirksamen Schlages wechseln kann, findet mit diesem Wechsel in der Regel auch eine Umkehr der Richtung der optischen Welle statt, aber nicht immer. Das zeigt auch, daß es sich nur um einen optischen Effekt handelt, der unabhängig ist von dem Ablauf des Reizes in dem Organ (Kraft¹). Eine einfache Überlegung ergibt, wovon die Richtung der optischen Welle abhängt.

Die Geschwindigkeit, mit der die Reizwelle fortschreitet, ist verschieden. Bei Ciliaten beträgt sie wenige Hundertstel Millimeter in der Sekunde, bei dem Epithel der Muschelkiemen und den Zellen der Vertebraten bis zu fünf Zehntel Millimeter, mehrere Millimeter an den Ruderplatten der Ktenophoren. Sie kann in einer Richtung größer sein als in der anderen. Bei den Ktenophoren z. B. ist sie größer, wenn die Erregungen vom Mundpol herkommen; im allgemeinen findet sich aber keine Differenz (Engelmann²).

8. Mechanische Wirkung des Cilienschlages.

Die mechanische Wirkung des Cilienschlages besteht entweder in einer Bewegung des wimpernden Organs selber oder in der seiner Umgebung. Als Bewegungsmechanismen funktionieren die Cilien bei den Ciliaten und Flagellaten, den Ktenophoren, den Turbellarien, Gastrotrichen, Kephilotrichen, bei zahllosen Larven und Eiern, bei fast allen Samenelementen. Als Motore für das umgebende Medium wirken die Cilien, z. B. bei den Ciliaten am Peristom, in den Geißelkammern der Spongien, in den Röhren der Korallen und in vielen anderen Organen. Sie haben die Bedeutung, dem Organismus die Nahrung zuzustrudeln. Eine eingehende mechanische Analyse ist nur bei den Spermatozoen von Hensen³) unternommen worden (vgl. dies Handbuch, Bd. II,

¹) H. Kraft, a. a. O. — ²) Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol., 1898. —

³) V. Hensen, Hermanns Handb. d. Physiol. 4 (1881).

S. 52 f.). Sie gilt, ins Räumliche übertragen, für die oben beschriebenen durch Spiralbildung erfolgenden Bewegungen der Geißelträger.

Eine exakte mechanische Analyse der Flimmerbewegung wird großen Schwierigkeiten begegnen. Sie zu versuchen, ist zurzeit schon deshalb nicht angezeigt, weil die mit dem Wimperschläge an der Cilie vor sich gehenden Formveränderungen ebensowenig wie die Geschwindigkeiten in jeder Phase der Bewegung genau bekannt sind. Die Frage aber, wie bei der Bewegung des nach zwei Richtungen abwechselnd schlagenden Gebildes ein Effekt nur nach einer Richtung zustande kommt, kann man unter gewissen Annahmen untersuchen: Die Bewegung des Wimperhaares erfolge z. B. in einer Ebene, das Haar sei gerade und zylindrisch und mache jede halbe Schwingung mit konstanter Geschwindigkeit. Endlich soll die Bewegung in Wasser vor sich gehen. Diese Annahme ist berechtigt, denn jede Wimperbewegung findet im Wasser statt, auch bei den Metazoen, deren Schleimhäute immer einen feuchten Überzug haben.

Ist nun der Widerstand, den ein mittlerer Punkt der Cilie (auf einen solchen soll sich die Betrachtung beschränken) im Wasser findet oder, was dasselbe ist, der Druck, den er auf das Wasser ausübt, p , ist ferner dieser Widerstand proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit, wie es ja in einem Medium von der Natur des Wassers ist, also

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

worin k eine Konstante, so ist die bei einer halben Schwingung geleistete Energie E , wenn s die Amplitude der Schwingung ist

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

mit anderen Worten, die Energie ist proportional der zurückgelegten Strecke und dem Quadrat der Geschwindigkeit der Bewegung. Der Effekt N ist mithin, wenn die Amplitude in der Zeit t durchlaufen wird,

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

d. h. der Nutzeffekt ist proportional der dritten Potenz der Geschwindigkeit. Angewandt auf die Bewegung der flimmernden Cilien der Froschrachenschleimhaut würde das bedeuten, daß beim Vorschwung der Nutzeffekt das 125 fache des Nutzeffektes beim Rückschwung betrage. Somit ist klar, daß die Richtung des schnellen Schlages auch die wirksame Richtung sein muß.

Ein sehr geeignetes Objekt zum Studium der mechanischen Wirkung auf die Umgebung des wimpernden Organes ist die Rachenschleimhaut des Frosches. Wenn man feine Partikel von Kohle oder chinesischer Tusche auf diese Schleimhaut bringt, so sieht man, wie sie sich schnell nach dem Schlund zu bewegen und in ihm verschwinden. Die Richtung, in der diese Objekte bewegt werden, ist parallel der Ebene, in der die Wimpern schlagen, und gerichtet im Sinne des schnelleren Schlages. Das ist ganz allgemein so. Bewegt sich umgekehrt die Zelle selber durch die Bewegung der Wimpern, so geht natürlich die Richtung ihrer Bewegung in der Richtung vor sich, die der schnellen Phase des Wimpernschlages entgegengesetzt ist.

Man kann als allgemeine Gesetzmäßigkeit der Bewegungsrichtung an Organen, die mit einem Flimmersaum bekleidet sind, feststellen, daß alle

exkretorischen Apparate nach außen flimmern, so der Atmungsapparat, der Urogenitalapparat; nach innen dagegen flimmert der Verdauungskanal. Bei den Rädertieren und Infusorien flimmert an der Mundöffnung ein kreisförmiger Wimpersaum oder ein spiraliger. Durch die Flimmerbewegung wird so eine Flüssigkeitsströmung erzeugt, die in den Leib des Tieres hinein gerichtet ist.

Um die Geschwindigkeit, mit der Objekte durch die Flimmerschleimhaut bewegt werden, zu messen, hat Kistiakowsky¹⁾ einen Kokonfaden verwandt, der an der Spitze ein Lacktröpfchen trug. Dieser wurde auf die Flimmerschleimhaut gelegt und seine Bewegung beobachtet. Calliburcès²⁾ und Cl. Bernard³⁾ haben zur Beobachtung einen feinen drehbaren Zylinder verwendet, dessen Drehungsachse senkrecht zur Richtung des wirksamen Schläges lag. Der Zylinder wird durch die Flimmerbewegung gedreht. Die automatische Registrierung dieser Bewegung ist Engelmann⁴⁾ gelungen (Flimmeruhr, Flimmermühle). Er armierte die Achse mit einer Nadel oder mit einem Zahnrad und ließ durch diese einen Kontakt schließen und öffnen. Dies geschah jedesmal, wenn die Umdrehung des Zylinders um 6° fortgeschritten war.

Der Nutzeffekt der Flimmerbewegung ist sehr beträchtlich. Er kann für einen Quadratcentimeter Schleimhaut 6,805 g-mm pro Minute betragen, das würde heißen, daß die Zelle ihr eigenes Gewicht in einer Minute um 4,253 m hebt. Bowditch⁵⁾ hat diese Bestimmungen an der Froschrachenschleimhaut ausgeführt, indem er die Schleimhaut mit Gewichten belastete. Wyman⁶⁾ hat später gefunden, daß 1 qcm Rachenschleimhaut des Frosches 336 g in der horizontalen Richtung fortzubewegen vermag. Jensen⁷⁾ hat auf ganz andere Weise die absolute Kraft der Flimmerzelle zu bestimmen versucht. Er machte sich die Eigentümlichkeit der Paramaecien, unter gewissen Bedingungen der Oberfläche des Wassers zuzuschwimmen, zunutze, indem er durch die Zentrifugalmaschine die Tiere am Emporsteigen hinderte. Jensen nimmt nun an, daß der Flimmerapparat des Tieres der Zentralkraft gerade das Gleichgewicht halte, wenn die Tiere im Wasser weder sinken noch steigen. So berechnet er für 1 mg Ciliensubstanz eine Kraft von 368 mg. Die Voraussetzung, daß der Wimperapparat die angegebene Leistung vollführt, ist leider unbewiesen; denn es ist nicht sicher, ob das spezifische Gewicht des Tieres bei dem Versuche konstant bleibt; auch haben die Bestimmungen des spezifischen Gewichtes der Paramaecien methodische Fehler (s. S. 632), so daß man diesen Zahlen nur wenig Wert beimessen darf.

9. Elektrische Erscheinungen.

Von elektrischen Erscheinungen an der flimmernden Rachenschleimhaut des Frosches ist zu erwähnen, daß, wie bei allen Schleimhäuten, die Oberfläche sich negativ elektrisch gegen das untere Gewebe verhält. Die Spannungs-

¹⁾ Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 51, 263, 1865; Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 368, 1868. — ²⁾ J. Calliburcès, Compt. rend. 2, 638, 1858. — ³⁾ Cl. Bernard, Leçons sur les tissus vivants, 1866. — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 493, 1877. — ⁵⁾ H. P. Bowditch, Boston med. and surg. Journal 1876 (zit. nach Engelmann). — ⁶⁾ J. Wyman, American Natural. (zit. n. Engelmann). — ⁷⁾ P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 54, 537, 1893.

differenz zwischen beiden kann 0,01 bis 0,07 Volt betragen. Ob die Flimmerbewegung selbst hiermit etwas zu tun hat, wie Engelmann¹⁾ zunächst vermutete, ist nicht sichergestellt, ja nicht einmal wahrscheinlich (Biedermann²⁾, Engelmann, 1898). Es finden sich nämlich viele Becherzellen im Epithel, und es ist sehr wohl denkbar, daß deren Schleimproduktion zur Entstehung von Demarkationsströmen Veranlassung gibt. Auch Engelmann nimmt an, daß die elektromotorischen Wirkungen nur zum Teil von den Flimmerzellen herrühren können.

Sonstige frei werdende Energie, etwa in Form von Wärme, ist bis jetzt an den Flimmerzellen nicht nachgewiesen worden.

V. Bedingungen für die Flimmerbewegung.

1. Organische Bedingungen für die Flimmerbewegung.

Ursprung des Bewegungsreizes. Die meisten Cilien sind nur in Verbindung mit dem Zellkörper kontraktile; hiervon sind jedoch auch Ausnahmen beobachtet worden (siehe unten). Für die meisten Cilien liegt der normale Reiz zum Schlagen in der Zelle. Das kann man daraus schließen, daß die Cilien derselben Zelle stets isochron schlagen, die benachbarter aber nicht. Der Zellkern ist für die Bewegung nicht erforderlich, denn auch kernlose Zellfragmente zeigen Flimmerbewegung.

Woher der Reiz zur Bewegung stammt, läßt sich nicht sagen. Man hat versucht, bei einigen Spezies dies festzustellen. Verworn³⁾ hat vorgeschlagen, daß man den Minimalkomplex, der noch selbständiger spontaner und rhythmischer Bewegung fähig ist, als Flimmerelement bezeichnen solle. Er hat gefunden, daß Cilien sich noch bewegen, wenn sie an ihrem Fuß ein Stückchen Protoplasma, das Basalstück, haben. Das hat er an Protozoen und an Schwimmlättchen der Ktenophoren festgestellt. Peter⁴⁾ hat dasselbe bei Anodonta beobachtet. Daß aber auch isolierte Cilien schwingen können, beobachteten Ankermann⁵⁾ und Kölliker⁶⁾ an Schwänzen von Samenelementen und an Cilien von *Paramecium*, Klebs⁷⁾ an abgeworfenen Geißeln von *Trachelomonas*, Bütschli⁸⁾ bei *Glenoidium cinctum*, Schilling⁹⁾ an Peridineengeißeln, Fischer¹⁰⁾ an der Geißel von *Polytoma uvella*, an isolierten Geißeln von *Euglena* und an Bakteriengeißeln. Rothert¹¹⁾ sah Bewegungen an isolierten Cilien von Zoosporen der Myxomyceten, Prowazek¹²⁾ am distalen Ende von Volvoxgeißeln. Kölsch¹³⁾ hat bei vielen Infusorien Bewegungen von isolierten Cilien gesehen, endlich Mewes¹⁴⁾ am Schwanzende von Salamanderspermatozoen. Man kann daher mit Pütter¹⁵⁾ annehmen, daß die Basalkörper nicht absolut notwendig sind

¹⁾ Th. W. Engelmann, Zentralbl. f. d. med. Wiss., 1868. — ²⁾ W. Biedermann, Arch. f. d. ges. Physiol. 54, 209, 1893; Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol., 1898. — ³⁾ M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — ⁴⁾ K. Peter, Anat. Anz. 15, 271, 1899. — ⁵⁾ Ankermann, Zeitschr. f. wiss. Zool. 8, 132. — ⁶⁾ Kölliker, Ebenda 7, 243. — ⁷⁾ G. Klebs, Untersuchg. Bot. Inst. Tübingen 1, 233, 1881—85. — ⁸⁾ O. Bütschli, Morphol. Jahrb. 10, 529, 1885. — ⁹⁾ A. J. Schilling, Flora, N. R., 49, 220, 1891. — ¹⁰⁾ A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 26, 187, 1894. — ¹¹⁾ W. Rothert, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 12, 268, 1894. — ¹²⁾ S. Prowazek, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 12 (1900); 14 (1902). — ¹³⁾ K. Kölsch, Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. 16, 273, 1902. — ¹⁴⁾ Mewes, zit. n. Pütter. ¹⁵⁾ A. Pütter, Erg. d. Physiol., 1903.

zum Schlagen der Cilie. Ob sie etwa ein kinetisches Zentrum darstellen, weiß man bis jetzt nicht. Für diese Natur hat sich Aigner¹⁾ kürzlich ausgesprochen. Er fand die Flimmerbewegung nur an denjenigen Zellen des *Ductus epididymidis*, die Basalkörper hatten. Dagegen haben sich ausgesprochen Studnicka²⁾, Schneider³⁾, Vignon⁴⁾, Joseph⁵⁾, Holmgren⁶⁾, Lenhossek⁷⁾, die keine Flimmerbewegung beobachteten, obwohl die Zellen Basalkörper hatten. Basalkörper an Cilien, die schlagen, kommen vor bei Anodonta (Engelmann⁸⁾) und vielen anderen Mollusken, bei Echinodermen (Frenzel⁹⁾), Turbellarien (Böhmig¹⁰⁾), Nemertinen (Bürger¹¹⁾), Enteropneusten (Spengel¹²⁾). Flimmerbewegung ohne Basalkörper sah Frenzel¹³⁾ bei Mollusken, bei Lamellibranchiern, Turbellarien, Vignon¹⁴⁾ bei Sepia, wo es schon Kölliker¹⁵⁾ und Grobben¹⁶⁾ gesehen hatten, bei *Pecten Jacobäus*, bei Ciona und bei Anurella. Schneider¹⁷⁾ sah es bei Echinaster, Amphiorix, Anconia und bei Spongien. Weitere Details können hier nicht gegeben werden.

Aus den Darstellungen geht hervor, daß an den Cilien tragenden Organisationen die Fähigkeit der Kontraktilität jedenfalls den Cilien selber zukommt, d. h. daß die Cilien kontraktile Substanz enthalten. Dieser Substanz kommt auch die Fähigkeit der Reizbarkeit zu, was für viele flimmernde Cilien nachgewiesen ist (siehe unten).

Leitfähigkeit. Auch Leitfähigkeit für Reize muß man annehmen. Hierfür spricht die wellenförmige Fortpflanzung der Bewegung auf den Schleimhäuten, die nicht durch nervösen Einfluß bedingt ist, denn sie zeigt sich auch im isolierten Zustande, muß also infolge von molekulären Vorgängen in den Zellen geschehen (Engelmann¹⁸⁾). Daß nicht etwa die mechanische Wirkung des Cilienschlages den Reiz weiter leitet, geht aus folgendem hervor:

- 1) Auch unbewegliche Zellen leiten den Reiz (Kraft¹⁹⁾).
- 2) Die Welle pflanzt sich auch, wie erwähnt, bei einigen Formen senkrecht zur Schlagrichtung fort (Engelmann²⁰⁾).
- 3) Wenn der Kontakt der Zellen beim Absterben gelitten hat und die Reizleitung aufhört, die Flimmerbewegung aber fort dauert, dann arbeitet jede Zelle in ihrem eigenen Rhythmus, freilich etwas langsamer als zuvor.
- 4) Belebende Reize, z. B. Befeuchtung der Schleimhaut, wirken auf die Unterzellen schon, ehe die Feuchtigkeit zu ihnen gelangt.
- 5) Wird die Flimmerhaut auf ein Kästchen gelegt, durch das temperiertes Wasser geleitet werden kann, und wird nun die ganze Haut auf mittlerer

¹⁾ A. Aigner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 106, 555, 1900. — ²⁾ Studnicka, Sitzungsber. d. böhm. Ak. d. Wiss. math.-naturw. Kl., 1899. — ³⁾ K. C. Schneider, Lehrb. d. vgl. Hist. d. Tiere, 1902. — ⁴⁾ P. Vignon, Arch. de. zool. exp. et gén., Ser. III, 9, 371, 1901. — ⁵⁾ H. Joseph, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 14, 1902. — ⁶⁾ N. Holmgren, Anat. Anz. 21, 373, 1902. — ⁷⁾ Lenhossek, zit. nach H. Fuchs, Anat. Hefte 112, 373, 1902. — ⁸⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 23, 505, 1880. — ⁹⁾ J. Frenzel, Arch. f. mikr. Anat. 28, 53, 1886. — ¹⁰⁾ L. Böhmig, Zeitschr. f. wiss. Zool. 51, 167, 1891. — ¹¹⁾ O. Bürger, Ebenda 50, 1, 1890. — ¹²⁾ J. W. Spengel, Fauna und Flora d. Golfs von Neapel 18 (1893). — ¹³⁾ Frenzel, a. a. O. — ¹⁴⁾ P. Vignon, a. a. O. — ¹⁵⁾ Kölliker, 1884. — ¹⁶⁾ C. Grobben, Arb. a. d. zool. Inst. Wien 5 (1884). — ¹⁷⁾ K. C. Schneider, a. a. O. — ¹⁸⁾ Th. W. Engelmann, Dict. de physiol., 1898. — ¹⁹⁾ Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890. — ²⁰⁾ Th. W. Engelmann, Dict. d. physiol. 1898.

Temperatur gehalten, ein mittleres Feld aber vermöge einer besonderen Abtheilung des Kästchens stark abgekühlt, so wirken Reize, die auf das Oberfeld appliziert worden sind, nicht auf das gekühlte Mittelfeld, wohl aber auf das Unterfeld. Das Mittelfeld muß also den Reiz geleitet haben (Kraft¹⁾).

Automatie. Den Zellen kommt auch die Fähigkeit zu, automatisch zu schlagen. Sie tun es aber gewöhnlich nicht, weil die Erregungen von den Nachbarzellen zu schnell kommen. Die Ausgangszellen haben also die kürzeste Schlagperiode. Diese Tatsache ist an den Kiemen der Bivalven und an den Ruderplättchen der Ktenophoren festgestellt worden.

Ein guter Beweis für die Fähigkeit der Automatie ist ferner, daß Durchschneidungen der Flimmerhaut des Froschrachens die Bewegung in den Schnittstücken nicht aufheben. Dasselbe hat Verworn²⁾ bei den Ktenophoren gefunden. Zum weiteren Beweise der Automatie dient die Tatsache, daß lokale Abkühlungen, wenn sie zum Stillstand führen, die Bewegung der Unterzellen nicht aufheben (Kraft³⁾).

Nervöse Einflüsse. Ob die Flimmerbewegung bei den Metazoen durch Nerven erregt und gehemmt werden kann, ist nicht leicht zu entscheiden. Die Wimperringe der Anneliden, deren Bewegungen dem Willen der Tiere unterworfen zu sein scheinen, legen die Annahme motorischer Nerven für diese Organe sehr nahe (Engelmann). Für eine Art nervöser Beeinflussung der Flimmerbewegung geben auch die Rotiferen und Vorticellen Anhaltspunkte, deren Flimmerapparate zeitweilig ruhen können. Bei den hypotrichen Infusorien muß man auch an eine Art nervösen Vorganges denken, der die Cirrenbewegung auslöst. Als anatomisches Substrat, das zur Leitung dienen könnte, haben Engelmann⁴⁾ und Maupas⁵⁾ Fasern im Leibe der Tiere entdeckt, die vom Zentrum des Körpers kommen und zu den Cirren ziehen. Bei den Vertebraten nervöse Einflüsse auf die Flimmerbewegung anzunehmen, liegt kein Grund vor; denn bei ihnen ruhen die Cilien nie. Für auslösende Mechanismen bei den Infusorien spricht die große Zweckmäßigkeit, mit der der Cilienapparat funktioniert. Engelmann vergleicht ihn in dieser Beziehung direkt mit der Skelettmuskulatur der Metazoen.

2. Physikalische und chemische Lebensbedingungen für die Flimmerbewegung.

a) Temperatur.

Wie alle Lebensprozesse, so spielt sich auch die Flimmerbewegung in gewissen Temperaturgrenzen ab. Sie liegen im allgemeinen zwischen $+45^{\circ}$ und 0° . Der Temperaturbereich liegt um so höher, je höher die Temperatur ist, bei der die Bewegung gewöhnlich verläuft. Bei Warmblütern ist die obere Grenze gewöhnlich 45° (Purkinje und Valentin), beim Frosch und bei Anodonta 40° , bei den Infusorien, die sich in heißen Quellen finden, liegt sie wesentlich höher (s. S. 645). Die untere Grenze liegt bei Warmblütern zwischen 6° und 12° , bei Kaltblütern um 0° herum. Bei den

¹⁾ Kraft, a. a. O. — ²⁾ M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 48, 149, 1891. — ³⁾ Kraft, a. a. O. — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 23, 505, 1880. — ⁵⁾ E. Maupas, Arch. d. zool. exp. et gén., Ser. II, 1, 427, 1883.

Organismen der Polarmeere, bei den Rädertierchen, den Infusorien liegt sie am Gefrierpunkt der Organismen (Verworn¹⁾).

In den Grenzen der Lebenstemperatur wirkt jede Erhöhung der Temperatur beschleunigend, jede Verminderung verlangsamt auf die Flimmerbewegung (Calliborcès²⁾, Kistiakowsky³⁾). Die Änderungen beziehen sich nur auf die Geschwindigkeit, nicht aber auf Amplitude, Modus und Rhythmus (Engelmann⁴⁾). Von dieser Regel kommen aber auch Ausnahmen vor. So beobachtete Pütter⁵⁾ bei Stylonychien, die sich in einem auf 15° bis 20° temperierten Medium befanden, daß sowohl Temperaturerhöhung wie -Erniedrigung auf den Flimmerapparat stark erregend wirkte.

Nach den Untersuchungen von Calliborcès⁶⁾ ist der Nutzeffekt der Flimmerbewegung des Frosches bei 28° sechsmal so groß als bei 12° bis 19°. Auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle wächst mit der Temperatur, die sichtbaren Wellenlängen (s. S. 678) werden kürzer.

Das Temperaturoptimum liegt einige Grade tiefer als das Maximum, das Maximum einige Grade tiefer als das Ultramaximum. Dies liegt beim Frosch etwa bei 48°. Die Wärmestarre tritt nach vorheriger Zunahme der Schlagfrequenz bei gleichzeitiger Abnahme der Amplitude ein. Die Cilien sterben bei den Wirbeltieren in Ruhestellung (Engelmann⁷⁾), bei den Infusorien in Kontraktionsstellung (Verworn). Der Tod durch Wärme ist von den gewöhnlichen Erscheinungen des Absterbens begleitet: Trübung des Protoplasmas, Vacuolenbildung.

Durch starke Abkühlung kommen die Cilien ebenfalls zur Ruhe (Kältestarre), gewöhnlich in entgegengesetzter Phase wie bei der Wärmestarre. Erwärmung läßt die Bewegung wieder aufleben, wenn die Abkühlung nicht zu stark war. Die untere Grenze liegt bei Warmblütern am Gefrierpunkt, ja tiefer. Es kommt offenbar sehr darauf an, daß die Cilien nicht zu schnell auftauen, wobei ihre Struktur leicht leidet. Infusorien kann man auf — 8° bis — 9° (Spallanzani⁸⁾), Anodontazellen bis auf — 6° (Roth⁹⁾), menschliche Spermatozoen auf — 17° (Mantegazza¹⁰⁾), das Froschrachenepithel sogar auf — 90° (Pictet¹¹⁾, 1898) abkühlen und nachher wieder beleben.

b) Wassergehalt.

Änderungen des Wassergehaltes beeinflussen die Flimmerbewegung in hohem Grade. Im allgemeinen bewirkt Vermehrung des Wassergehaltes eine Zunahme der Geschwindigkeit der Flimmerbewegung und eine Vermehrung des Nutzeffektes; Verminderung des Wassergehaltes hat den entgegengesetzten Effekt (Ankermann¹²⁾, Köl liker¹³⁾, Roth¹⁴⁾, Stuart¹⁵⁾, Engelmann¹⁶⁾).

¹⁾ M. Verworn, Allg. Physiol., 1901. — ²⁾ Calliborcès, Compt. rend. 2, 638, 1858. — ³⁾ Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien 51, 263, 1865. — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Hermanns Handb. d. Physiol. 1 (1879). — ⁵⁾ A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl., S. 243. — ⁶⁾ Calliborcès, Compt. rend. 2, 639, 1858. — ⁷⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 501, 1877. — ⁸⁾ Spallanzani, zit. nach Engelmann. — ⁹⁾ Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1867. — ¹⁰⁾ Mantegazza, Rendic. d. reale istit. lomb. 2, 183, 1867. — ¹¹⁾ Pictet, zit. nach Pütter. — ¹²⁾ Ankermann, Zeitschr. f. wiss. Zool. 8, 129, 1856. — ¹³⁾ Köl liker, Ebenda 7, 205, 1856. — ¹⁴⁾ Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1867. — ¹⁵⁾ A. Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — ¹⁶⁾ Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 343, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 506, 1877.

Wird die Quellung oder die Wasserentziehung weit genug getrieben, so kommt die Bewegung zum Stillstand (Wasserstarre, Trockenstarre). Sie kann aber, wenn die Veränderungen nicht zu hochgradig gewesen sind, durch Wasserentziehung oder -zufuhr wieder in Gang gebracht werden. Der Wasserzufuhr gleich wirken quellende Mittel, auch Wärme, elektrische Reize, verdünnte Säuren, Äther, Alkohol.

Man kann Zellen durch langsame Änderungen des Wassergehaltes des umgebenden Mediums sowohl an salzreiche, wie an salzarme Medien gewöhnen (s. S. 648, 649). So gewöhnte Wallengren¹⁾ Paramaecien an Aufenthalt in destilliertem Wasser. Es zeigte sich, daß die Erregbarkeit gegen den galvanischen Strom gesteigert war; sie konnte nur durch Zusatz von Natriumionen herabgesetzt werden, nicht durch Kalium-, Magnesium-, Ammoniumionen. Rasche Änderungen zerstören die Cilien (Sharpey²⁾).

Die Wirkung isosmotischer Lösungen auf die Flimmerbewegung haben Grützner³⁾ und Weinland⁴⁾ untersucht. Weinland hat gefunden, daß von den Haloidsalzen des Natriums am meisten das Fluorid schädigt, die übrigen wirken schwächer, mit steigendem Molekulargewicht zunehmend. Kalisalze schädigen weniger als Natriumsalze, noch weniger Ammoniumsalze. Bei dem Kalium-, Rubidium-, Cäsiumchlorid steigt die Wirksamkeit mit dem Molekulargewicht; bei den alkalischen Erden umgekehrt. Freie Alkalien wirken zuerst erregend, dann schädigend, Natron am stärksten. Ähnlich wirken Säuren, am meisten Schwefelsäure, die Fettsäuren im allgemeinen stärker mit steigendem Molekulargewicht.

c) Sauerstoff.

Daß die Flimmerbewegung im hohen Grade unabhängig von der Sauerstoffzufuhr sein kann, beweist schon eine Beobachtung von Sharpey⁵⁾, der sah, daß die Flimmerbewegung des Froschrachenepithels in ausgekochtem Wasser fortbestehen kann. Dasselbe fand Bernard⁶⁾ im Vakuum und in reinem Stickstoff. Systematisch hat Kühne⁷⁾ die Wirkung des Sauerstoffs zuerst untersucht und gefunden, daß am Flimmerepithel von Muscheln die Bewegung der Cilien im Wasserstoff nach einiger Zeit aufhört und nur durch Sauerstoff wieder belebt werden kann. Diese Beobachtungen wurden von Engelmann⁸⁾ dahin erweitert, daß er feststellte, daß ohne Gegenwart von freiem oder gebundenem Sauerstoff die Bewegung lange Zeit bestehen kann, daß also die Flimmerzellen auch fakultative Anaeroben sind. Er hat auch gefunden, daß der Stillstand in Wasserstoff durch Einwirkung von Wärme, von Säuren und Alkalien vorübergehend aufgehoben werden kann.

Während die Annullierung des Partiardruckes des Sauerstoffs zunächst keine schädlichen Folgen hat, wirkt die Erhöhung schädlich. Die Flimmerbewegung des Froschrachenepithels erlischt bereits bei einem Drucke von vier Atmosphären (van Overbeek de Meyer⁹⁾). Embryonen der Auster

¹⁾ Wallengren, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 67, 1901. — ²⁾ Sharpey, Todd's Cyclop. 1 (1835 bis 1836). — ³⁾ Grützner, zit. nach Weinland. — ⁴⁾ Weinland, Arch. f. d. ges. Physiol. 58, 105, 1894. — ⁵⁾ Sharpey, Todd's Cyclop. 1835/36. — ⁶⁾ Cl. Bernard, Leçons sur les tissus viv. 1866. — ⁷⁾ W. Kühne, Arch. f. mikr. Anat. 2, 372, 1866. — ⁸⁾ Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 369, 1868. — ⁹⁾ van Overbeek de Meyer, Onderz. phys. Labor. Utrecht, Ser. 3, 6, 151, 1881.

und von Anodonta zeigten aber bei 12 Atmosphären noch Flimmerbewegung. Der Lähmung der Flimmerbewegung geht eine Beschleunigung voraus.

VI. Wirkung von Reizen.

Hier sind alle die Erscheinungen ausgeschlossen, die man nicht als unmittelbare Wirkungen auf den kontraktilem Apparat der Cilien anzusehen hat. Insbesondere auch die als Tropismus und Taxis zu bezeichnenden Erregungswirkungen.

a) Elektrische Reize.

Die ersten Wirkungen elektrischer Reizung sah Kistiakowsky¹⁾ am Flimmerepithel des Froschrachens. Er fand, daß konstante und Induktionsströme den Cilienschlag beschleunigen. Die Beobachtungen sind dann von Stuart²⁾ bestätigt worden. Danach hat Engelmann die Wirkung der Elektrizität auf das gleiche Objekt systematisch untersucht. Er faßt seine Resultate in folgenden Sätzen zusammen³⁾.

„Die Wirkung elektrischer Ströme erstreckt sich nur auf die direkt durchströmten Zellen. Gleiche Stromdichte vorausgesetzt, findet sie auf allen Querschnitten der intrapolaren Strecke gleichmäßig statt. — Nur nach plötzlichen positiven oder negativen Dichtigkeitsschwankungen tritt Erregung ein, bei Anwendung konstanter Ströme (allgemeiner von Strömen geringerer Intensität) jedoch im allgemeinen nur dann, wenn der Strom länger geschlossen blieb, als zum Ablauf der Schwankung nötig. Die zur Erregung nötige Schließungsdauer (welche größere Bruchteile einer Sekunde übersteigen kann) ist um so kürzer, je stärker der Strom. Mit der Schnelligkeit und dem Umfange der Dichtigkeitsschwankung wächst innerhalb gewisser Grenzen der Effekt. Beim Einschleichen in einen Strom beliebiger Stärke bleibt derselbe aus (Beweis gegen die thermische Natur der Stromwirkungen). Positive Dichtigkeitsschwankungen wirken stärker als negative.

Der Erfolg tritt erst nach einem Stadium „latenter Reizung“ ein, das, um so kürzer, je stärker der Reiz, im äußersten Falle mehrere Sekunden andauern kann; er wächst dann um so steiler und höher, je kräftiger der Reiz, durchschnittlich binnen wenigen Sekunden zu einem Maximum, auf dem er bei anhaltender oder nach sehr starker momentaner Reizung einige Zeit verharren kann, um danach allmählich auf Null herabzugehen. Nach starker Reizung hinterbleibt mitunter eine längere Schwächung.

Einzelne unwirksame Reize können sich zu merkbarer Wirkung verstärken, wenn sie in nicht zu kurzen Pausen (durchschnittlich wenigstens einige Reize in der Sekunde) aufeinander folgen. — Nach Öffnung herrscht kurze Zeit erhöhte Empfindlichkeit für Schließung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes.

Sehr starke Induktionsschläge oder Entladungen der Flasche usw. töten die Zellen, die dabei trübe werden, während die Cilien schräg vornüber gebeugt zur Ruhe kommen.“

¹⁾ Kistiakowsky, Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-physik. Kl., 51, 263, 1865. — ²⁾ A. Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — ³⁾ Th. W. Engelmann, Hermann's Handbuch d. Physiol. I, 1879, S. 405. Hier die ältere Literatur.

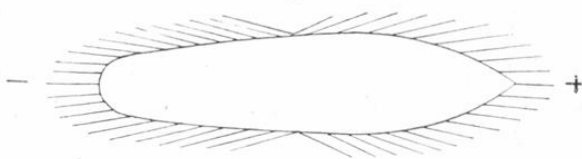
Die Reizwirkung erstreckt sich gewöhnlich nur auf die Frequenz und die Amplitude der Schläge, nicht auf Modus und Rhythmus.

Diese Beobachtungen sind in allen wesentlichen Punkten von Kraft¹⁾ bestätigt worden.

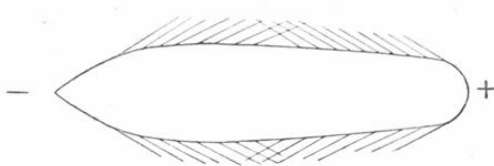
An ciliaten Protozoen sind zahlreiche Beobachtungen über die Wirkungen des elektrischen Stromes auf die Flimmerbewegung von Verworn und seinen Schülern angestellt worden. Nach Ludloff²⁾ wirkt der Strom auf die Wimpern von *Paramecium* polar verschieden, an der Anode erzeugt er eine kontraktorische, an der

Fig. 109.

1



2

*Paramecium aurelia.*

Schwinglage der Wimpern. 1. an der Anode sind sie stärker nach dem hinteren Körperpol gebogen, 2. bei umgekehrter Körperlage. Nach Ludloff.

Kathode eine expansorische Erregung. Die hieraus resultierende Cilienstellung erläutert Fig. 109. Gegen diese Deutung der Erscheinung haben Loeb, Maxwell, Budgett und Schenck³⁾ eingewendet, daß es nicht auf die Ein- und Austrittsstellen des Stromes in das *Paramecium*, sondern auf die physiologische An- und Kathode ankomme, die dem kontraktilen Apparat jedes

Flimmerhaares zukommt. Man muß auch bedenken, daß die Wimpern von *Paramecia* die Fähigkeit besitzen, die Richtung des wirksamen Schlages zu ändern. Daher ist es nicht ohne weiteres erlaubt, die Bewegung in einer oder der anderen Richtung als Kontraktion zu deuten. Da man endlich nicht weiß, wo der Reiz am motorischen Apparat der Cilie angreift, ja nicht einmal Näheres über den Bau dieses Apparates kennt, so ist es nicht genügend begründet, das Pflügersche polare Erregungsgesetz für diese kontraktilen Organisationen zu verwerfen.

Eine Art tetanischer Erregung des Wimperapparates durch einen Induktionsreiz beschreibt Engelmann⁴⁾ für die Kiemenleisten der Bivalven. Hier krümmen sich die Cilien „mit einem Ruck nach vorn und verharren in dieser Stellung wie in einem Krampf, um so länger, je stärker der Reiz war“. Dasselbe zeigt sich bei den Wimpern, die den Mund von *Stentor* in einer Spirale umgeben.

b) Mechanische Reize.

Die älteren Beobachtungen von Erregung des Wimperapparates durch Druck und Erschütterung (Steinbuch⁵⁾) konnte Engelmann nicht mit Sicherheit bestätigen. Vielmehr hielt er es für wahrscheinlich, daß die Be-

¹⁾ Kraft, Arch. f. d. ges. Physiol. 47, 196, 1890. — ²⁾ K. Ludloff, Ebenda 59, 525, 1895. — ³⁾ Loeb u. Maxwell, Ebenda 63, 121, 1896. Loeb u. Budgett, Ebenda 65, 518, 1896. Schenck, Ebenda 66, 241, 1897. — ⁴⁾ Th. W. Engelmann, Hermanns Handb., 1879. — ⁵⁾ Steinbuch, zit. nach Engelmann, Herm. Handb.

beschleunigung der Bewegung durch Wegschaffen von Schleimmassen, die auf dem Epithel lagerten, bedingt sei. Kraft¹⁾ ist es gelungen, zu zeigen, daß auch mechanische Reizung des Froschrachenepithels auf den Cilienschlag beschleunigend wirkt, ja den bereits erloschenen wieder beleben kann. Die erregende Wirkung von Fremdkörpern, die man auf das Flimmerepithel bringt, beobachtete Grützner. An Ascidienlarven sah Schwalbe²⁾ Stillstand der Cilien in der Richtung des wirksamen Schlages bei Erschütterung der Tiere, dasselbe sah Vignon³⁾ an den Cilien von *Aplysia*.

Bei den Wirkungen von Druck und Erschütterungen von Protozoen ist es nicht möglich zu sagen, wie weit es sich um direkte Wirkungen auf den motorischen Apparat der Cilien handelt, sie sollen daher hier nicht näher behandelt werden (vgl. Verworn⁴⁾, Jennings⁵⁾, Pütter⁶⁾).

Die Wirkung hoher Drucke auf flimmernde Organismen hat Régnard⁷⁾ untersucht und gefunden, daß bei Colpoda und bei Vorticellen das Spiel der Cilien bei einem Druck von 300 Atmosphären, bei *Chlamydococcus* aber erst bei 500 Atmosphären aufhört.

c) Lichtreize.

Direkte Wirkungen des Lichtes auf die Cilienbewegung hat man bisher nicht nachgewiesen, wohl aber liegen mehrere Beobachtungen vor von Bewegungen flimmernder Organismen, die infolge plötzlicher Belichtung auftreten (*Englena viridis*, Engelmann⁸⁾, *Pleuronema chrysalis*, Verworn⁹⁾).

d) Chemische Reize.

Jede Art chemischer Reizung hat Veränderungen der Zellen zur Folge und führt daher zum Tode der Zelle. Vorübergehend beschleunigend wirken auf die Flimmerbewegung Alkalien und Säuren (de Quatrefages¹⁰⁾, Virchow¹¹⁾, Kölliker¹²⁾, Kühne¹³⁾, Roth¹⁴⁾, Stuart¹⁵⁾, Huizinga¹⁶⁾, Engelmann¹⁷⁾). Eine systematische Untersuchung haben die Wirkungen von aquimolekularen Lösungen von Elektrolyten durch Weinland¹⁸⁾ erforscht. Von kaustischen Alkalien wirkt das Natron am meisten erregend, das Ammoniak am wenigsten; von alkalischen Erden das Calciumhydrat am stärksten, das Baryumhydrat am schwächsten. Von anorganischen Säuren wirkt Schwefelsäure am meisten, am schwächsten Phosphorsäure. Die organischen Säuren wirken stärker mit zunehmendem Molekulargewicht. Von Halogenen wirkt Jod am meisten, Chlor am wenigsten.

¹⁾ Kraft, a. a. O. — ²⁾ G. Schwalbe, Arch. f. mikr. Anat. 5, 256, 1869. — ³⁾ P. Vignon, Arch. d. zool. exp. et gén., Ser. 3, 9, 371, 1901. — ⁴⁾ M. Verworn, Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 1, 1889. — ⁵⁾ Jennings, 1891. — ⁶⁾ A. Pütter, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl., S. 243. — ⁷⁾ P. Régnard, Recherches exp. s. l. condit. phys. de la vie dans les eaux, 1891. — ⁸⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 19. — ⁹⁾ M. Verworn, Allgem. Physiol., 1901. — ¹⁰⁾ de A. Quatrefages, Ann. d. sciences nat. 1850, S. 16. — ¹¹⁾ R. Virchow, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 6, 133, 1854. — ¹²⁾ A. Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. 7, 181, 1856. — ¹³⁾ W. Kühne, Arch. f. mikr. Anat. 2, 372, 1866. — ¹⁴⁾ Roth, Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 37, 184, 1877. — ¹⁵⁾ Stuart, Zeitschr. f. rat. Med. 1867, S. 288. — ¹⁶⁾ Huizinga, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 49. — ¹⁷⁾ Th. W. Engelmann, Jen. Zeitschr. 4, 343, 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. 15, 508, 1877. — ¹⁸⁾ Weinland, Arch. f. d. ges. Physiol. 58, 105, 1894.

Äther, Alkohol und andere Narkotika¹⁾ wirken auch auf die Flimmerbewegung nach vorübergehender Erregung lähmend. Wegschaffung dieser Mittel aus den Zellen stellt die Bewegung wieder her.

Spezifische Gifte für die Flimmerbewegung kennen wir nicht. Eine Reihe von Giften, wie Veratrin, Strychnin, Atropin, Eserin, Curare, Chinin, Morphin, wirken auf die Zellen nicht anders als indifferente Stoffe in gleicher molekularer Konzentration. Ozon und Wasserstoffsuperoxyd zerstören die Flimmerbewegung.

VII. Theoretisches zur Protoplasma- und Flimmerbewegung.

Die Theorien des Kontraktionsvorganges sind bereits im Bd. IV, S. 541 ff. abgehandelt worden, so daß hier äußerste Kürze geboten ist.

Aus den bis jetzt bekannten Erscheinungen der Protoplasma- und Flimmerbewegung läßt sich eine erschöpfende Kenntnis des Wesens der Erscheinung nicht gewinnen. Die wesentlichsten Vorstellungen über ihre Natur seien kurz dargestellt.

Engelmann²⁾ weist auf den engen Zusammenhang zwischen Kontraktilität und Doppelbrechung hin: kontraktile Gebilde, auch nicht organisierte, sind doppelbrechend; die Anisotropie nimmt ab mit der Abnahme der Kontraktilität. Er kommt zu dem Resultat, daß die organisierten kontraktile Gebilde aus elementaren doppelbrechenden Teilen, Inotagmen, bestehen, die im Ruhezustand gestreckt, in erregtem kugelig sind. Daß bei den niedersten Formen kontraktile Protoplasmas die Anisotropie der kontraktile Fortsätze nicht immer nachweisbar ist, erklärt Engelmann dadurch, daß die Inotagmen nicht gesetzmäßig angeordnet sind, wie er es für die kontraktile Gebilde annimmt, die eine Struktur besitzen. Daß aber auch ungeformtes isotropes Protoplasma, wenn es zu radiären Ausläufern umgebildet wird, Anisotropie zeigen kann, beweist Actinosphaerium, dessen Protoplasmastrahlen doppelbrechend sind, während das Protoplasma nach Einziehung der Strahlen isotrop ist.

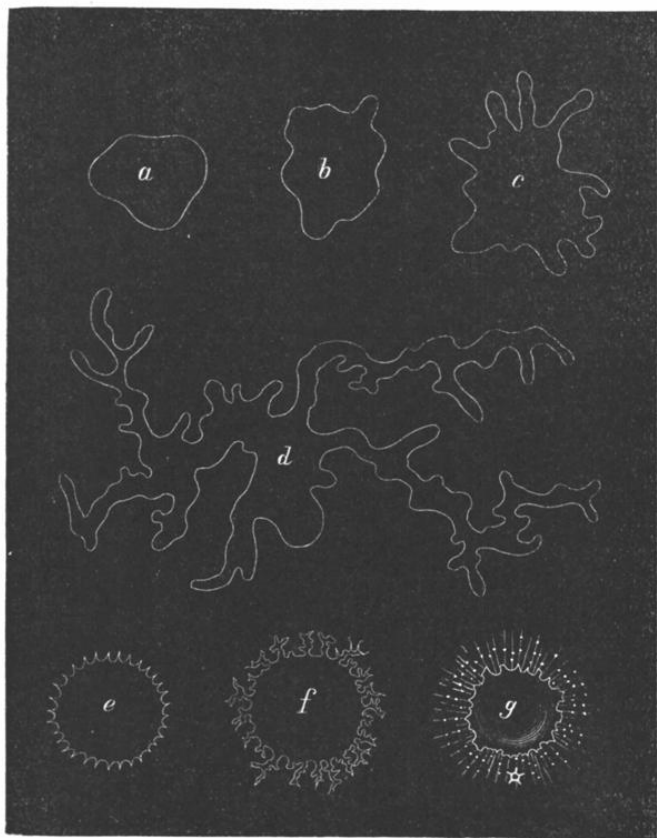
Die Engelmannsche Vorstellung verschiebt also die Lösung des Rätsels auf die Ergründung der Eigenschaften der Inotagmen (vgl. Bd. IV, S. 541 ff.). Daß aber auch durch äußere Einwirkungen Änderungen der Form der Protoplasmakörper (Tropfenbewegungen) erzeugt werden können, hält Engelmann für möglich.

In der neueren Zeit sind gerade diese Einflüsse für die Ursache der Formveränderung des Protoplasmas erklärt worden. In der Tat zeigt der Blick auf die Fig. 110 (a. f. S.), daß die Bewegung einer Amöbe mit denen eines Öltropfens, der auf einer Sodalösung schwimmt, viel Ähnlichkeit haben kann. Die Erscheinungen der Formänderung von Flüssigkeitstropfen an der Grenze flüssiger oder gasförmiger Medien sind von Quincke³⁾ und van der Mensbrugghe⁴⁾ näher untersucht und von Berthold⁵⁾ zuerst zur Erklärung der Protoplasmaabewegung herangezogen worden. Später haben dann eine Reihe von Autoren die Zahl der Analogien zwischen Protoplasmaabewegungen und der Bewegung unbelebter flüssiger Systeme vermehrt; erinnert sei an die Ölschäume von Bütschli⁶⁾ und an Rhumblers⁷⁾ zahl-

¹⁾ Literatur bei Engelmann, Handb. d. Physiol. 1, 343 bis 408, 1879; Dict. de physiol. 1898, p. 785—799. — ²⁾ Th. W. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. 11, 432 bis 464, 1875; Handb. d. Physiol. 1, 343 bis 408, 1879. — ³⁾ G. Quincke, Annalen d. Physik u. Chemie 139, 1 bis 86, 1870; 238, 145 bis 194, 1877; 271, 561 bis 579, 1888; 631 bis 682, 1902; Arch. f. d. ges. Physiol. 19, 129 bis 144, 1879. — ⁴⁾ G. van der Mensbrugghe, Mém. couronn. et mém. des savants étrang. publ. par l'acad. royale de Belgique 34 (1870); Bullet. acad. de Belgique 17 (1889). — ⁵⁾ G. Berthold, Studien üb. Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. — ⁶⁾ O. Bütschli, Unters. über mikrosk. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. Arch. f. Entwickl. mech. 11, 499, 1901. — ⁷⁾ L. Rhumbler, Arch. f. Entwickl. mech. 7, 103, 1898; Erg. d. Anatomie u. Entwickl. gesch. 8, 543, 1898/99; Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 279 bis 388, 1902; 2, 183 bis 340, 1903.

reiche Kombinationen von Flüssigkeiten, deren Bewegungen denen lebender Gebilde ähnlichsehen. Man hat auch versucht, sich über die Prozesse Vorstellungen zu machen, die das Gleichgewicht zwischen dem Protoplasma und seiner Umgebung so stören könnten, daß die Oberflächenspannung des lebenden Protoplasmas lokale Veränderungen erfährt und auf diese Weise Formänderungen erzeugt werden (Verworn¹⁾, Jensen²⁾, Bernstein³⁾ und andere). Da diese Versuche sämtlich

Fig. 110.



Ausbreitungsformen von Öltröpfen. Nach Verworn.

darauf gerichtet sind, alle Kontraktionsprozesse zu erklären, so sei auf das theoretische Kapitel in dem Abschnitt Muskelphysik verwiesen. Das in diesem Kapitel Gesagte gilt allgemein für kontraktile Substanzen, daher ist auch eine gesonderte Betrachtung der Theorie über Bau und Wirkung der kontraktilen Substanzen in den Flimmercilien hier nicht mehr nötig.

¹⁾ M. Verworn, Die Bewegung d. lebenden Substanz, Jena 1892. Vergleiche die Kritik dieser Abhandlung von F. Schenck, Arch. f. d. ges. Physiol. 66, 241, 1897. — ²⁾ P. Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 80, 176; 83, 1, 1900; 87, 361, 1901; Erg. d. Physiol. 1, 1, 1902. — ³⁾ J. Bernstein, Die Kraft der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig 1902.