

HYDRODYNAMIK

Immer in Bewegung bleiben

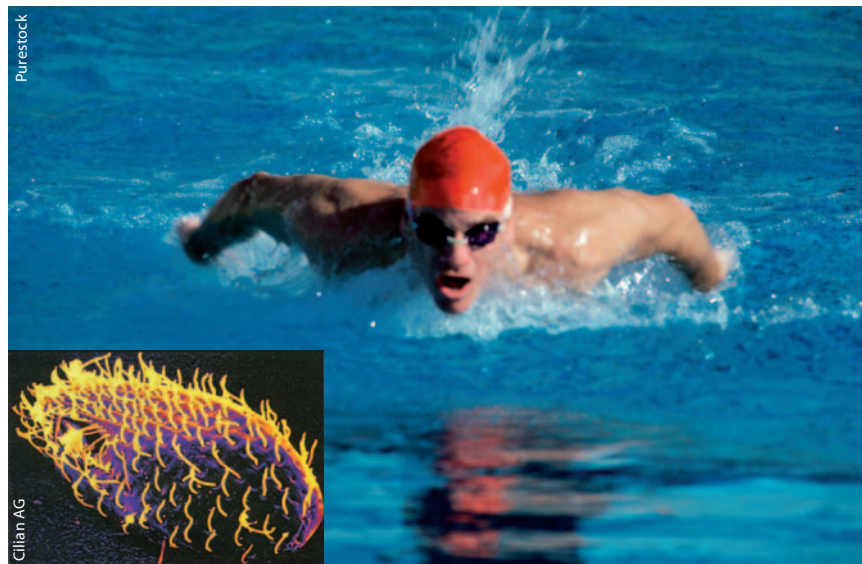
Die sonderbare Welt der kleinen Reynolds-Zahlen

Holger Stark

Die Natur hat ausgeklügelte Mechanismen entwickelt, mit denen sich Mikroorganismen wie Bakterien und Spermien in wässriger Lösung fortbewegen oder mit denen sich auf Mikrometerskala Flüssigkeit transportieren lässt, z. B. beim Abtransport von Schleim in der Lunge. Ein tieferes Verständnis der physikalischen Grundlagen dieser Mechanismen ist nicht nur von physiologischer Bedeutung, sondern hilft auch dabei, Mikrometer große künstliche Schwimmer zu konstruieren oder in der technologisch wichtigen Mikrofluidik winzige Flüssigkeitsmengen zu bewegen und zu mischen.

Fortbewegung ist ein zentraler Bestandteil jeglicher Form von Leben. Unser Wissen davon ist durch unsere alltägliche Erfahrung in einer makroskopischen Welt geprägt. Doch in der mikroskopischen Welt existieren viel mehr Lebewesen, die sich zudem noch in wässriger Lösung fortbewegen müssen; wie z. B. die milliardenfach im menschlichen Darm vorkommenden Bakterien *Escherichia coli* (*E. coli*) [1]. Schwimmen wird durch die Reynolds-Zahl bestimmt, die das Verhältnis von Trägheits- zu viskosen Kräften in der umgebenden Flüssigkeit angibt [2]. Für uns Menschen beträgt sie etwa 10^5 . Nach einem Schwimmzug können wir damit abhängig von seiner kunstvollen Ausführung mehrere Körperlängen allein aufgrund unserer Trägheit gleiten, bevor die Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit uns wieder vollständig abbremst. Für Mikroorganismen hingegen ist die Reynolds-Zahl mit 10^{-4} bis 10^{-5} vernachlässigbar klein. Damit ist ihre Trägheit völlig irrelevant, und Wasser erscheint ihnen sehr viel „zäher“ als uns. Das hat zur Folge, dass die viskose Reibung ein Mikrometer großes Objekt mit einer Anfangsgeschwindigkeit von $10 \mu\text{m/s}$ innerhalb einer Mikrosekunde auf einer Wegstrecke von 0,01 Nanometer abbremst. Mikroorganismen bleiben also augenblicklich stehen, sobald sie mit ihrer Schlagbewegung aufhören. Damit waren sie gezwungen, andere Fortbewegungsmechanismen zu entwickeln, die unserer alltäglichen Erfahrung zunächst eher fremd sind. Alleine die Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit steht ihnen zur Verfügung.

Genau dazu hat Edward Purcell in den 70er-Jahren in seinem berühmten Artikel „Life at low Reynolds number“ grundlegende Überlegungen angestellt [3]. Ausgangspunkt sind dabei die Navier-Stokes-Gleichungen, die irreversible Strömungsfelder in einer



zäh Flüssigkeit beschreiben [2]. Irreversibel bedeutet, dass ein rückwärts ablaufender Film der Flüssigkeitsströmung eine physikalisch unmögliche Situation zeigt. Ein Beispiel dafür ist ein riesiger Ozeandampfer, der bei ausgeschalteten Motoren noch einige Kilometer bis zum Stillstand gleitet. Im Regime kleiner Reynolds-Zahlen und für genügend große Zeiten ergeben die Navier-Stokes-Gleichungen bei Streichung der Trägheitsterme die Stokes-Gleichungen (Infokasten). Sie lassen zeitinvertierte Strömungen als Lösungen zu, wenn man gleichzeitig die äußeren Kräfte umkehrt. Diese Eigenschaft wird eindrucksvoll durch folgendes Experiment illustriert: Ein Farbtropfen in einer hochviskosen Flüssigkeit, die sich zwischen zwei konzentrischen

Ein Schwimmer gleitet nach einem kräftigen Arm-schlag allein aufgrund der Trägheit weiter. Ein Pantoffeltierchen kommt dagegen nur mit ständigen Schlagbewegungen voran.

KOMPAKT

- Wie Organismen sich schwimmend durch Flüssigkeiten bewegen, wird durch die Reynolds-Zahl bestimmt, die das Verhältnis von Trägheits- zu viskosen Kräften in der umgebenden Flüssigkeit angibt.
- Für Mikroorganismen ist die Reynolds-Zahl sehr klein, sodass sich die Trägheitsterme in den Navier-Stokes-Gleichungen vernachlässigen lassen, und die Stokes-Gleichungen zur Beschreibung ausreichen.
- Die physikalische Beschreibung der Schwimmbewegungen von Mikroorganismen ermöglicht es, mikroskopische künstliche Schwimmer zu bauen und Erkenntnisse für den Transport von Flüssigkeiten in der Mikrofluidik („Lab on a chip“) zu gewinnen.

Prof. Dr. Holger Stark, Technische Universität Berlin, Institut für Theoretische Physik, Sekr. EW 7-1, Hardenbergstr. 36, 10623 Berlin

b: A. Najafi und R. Golestanian, Phys. Rev. E 69, 062901 (2004)
 c: J. E. Avron et al., Phys. Rev. Lett. 93, 186001 (2004)

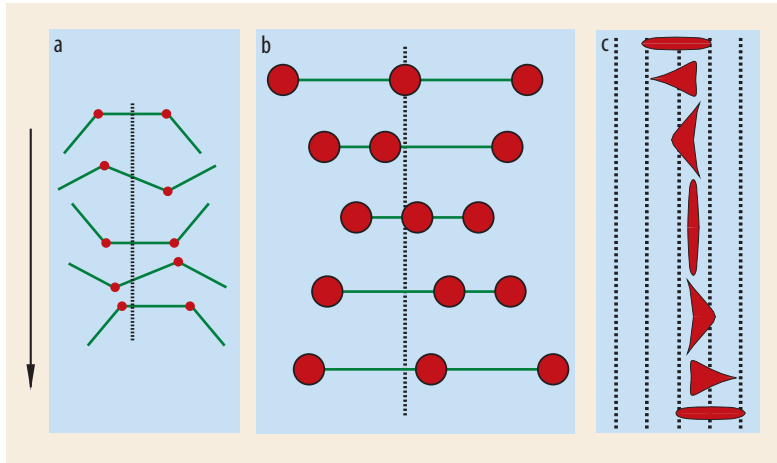


Abb. 1 Verschiedene Schwimmer mit nicht-reziproker periodischer Schlagbewegung: Beim Purcell-Schwimmer (a) bewegen sich die beiden äußeren Elemente abwechselnd nach oben oder unten, wobei das jeweils andere Gelenk fest bleibt. Beim linearen Drei-Kugel-Schwimmer (b) bewegen sich die beiden äußeren Kugeln abwechselnd auf die mittlere

Kugel zu oder von ihr weg, wobei der jeweils andere Kugelabstand festgehalten wird. Im Mittel ergibt das eine Drift nach rechts, weil der Reibungskoeffizient zweier Kugeln mit dem Kugelabstand abnimmt. Die künstliche Amöbe (c) bewegt sich durch eine komplexe Gestaltsänderung fort, bei der die Fläche konstant bleibt.

Zylindern befindet (Taylor-Couette-Zelle), wird durch Rotation des inneren Zylinders vollständig in einen Farbring „aufgelöst“. Bei Umkehr der Drehrichtung des inneren Zylinders erscheint der Farbtropfen wie von „Geisterhand“ wieder. Seine Gestalt ist aufgrund der Brownschen Bewegung der Farbmoleküle lediglich etwas ausgefranst. Da die Stokes-Gleichungen nicht explizit von der Zeit abhängen, spielt die Geschwindigkeit des Zurückdrehens keine Rolle.¹⁾

Purcell erkannte, dass sich ein Mikroorganismus in Wasser aufgrund der eben besprochenen Eigenschaft nur fortbewegen kann, wenn er eine nicht-reziproke periodische Schlagbewegung ausführt, also eine Bewegung, die bei Umkehrung der Zeit nicht dieselbe ist. Er verdeutlichte diesen Sachverhalt mithilfe seines Muscheltheorems: Durch schnelles Schließen ihrer beiden Schalenhälften stößt die Muschel Flüssigkeit aus und verwendet den daraus resultierenden Rückstoß sowie ihre eigene Trägheit, um vorwärts zu gleiten, bevor sie ihre Schale wieder öffnet. Bei verschwindenden Reynolds-Zahlen, also auf der Mikrometer-Skala oder in einer Flüssigkeit sehr hoher Zähigkeit, versagt diese Strategie. Wird die Zeit invertiert, sieht die Bewegung der sich schließenden und öffnenden Muschelschale identisch aus, allerdings drehen sich die Kräfte um, mit der die Muschel auf die Flüssigkeit wirkt. Sie erzeugen gerade die zeitinvertierte Strömung als Lösung der Stokes-Gleichungen. Weil aber die ursprüngliche und die zeitinvertierte Bewegung der Schale identisch sind, kann sich die Mu-

schel unter der erzeugten Strömung nicht in eine Richtung und bei Zeitinvertierung in die andere Richtung bewegen. Das wäre ein Widerspruch. Der Unterschied zwischen schnellem Schließen und langsamem Öffnen ist hier wieder irrelevant, weil die Zeit in den Stokes-Gleichungen nicht explizit auftaucht. Purcell folgerte daraus, dass zur Fortbewegung bei kleinen Reynolds-Zahlen mindestens zwei „Gelenke“ nötig sind [3]. **Abb. 1** illustriert neben diesem Purcell-Schwimmer noch zwei weitere Schwimmer. Sie bewegen sich fort, weil aufgrund der periodischen Gestaltsänderung auch der Reibungskoeffizient periodisch variiert – dabei sind die auf sie wirkende Gesamtkraft und das Drehmoment null.

Die Natur hat die Forderung nach nicht-reziproker Schlagbewegung auf unterschiedlichste Weise realisiert [1]. Ein Spermium besteht aus einem Kopf und einem langen elastischen Filament, auch Flagellum genannt, das wie ein Stab einer Biegung widersteht. Entlang des Filaments sind intern molekulare Motoren aufgereiht, die lokal eine Krümmung des Filaments erzeugen können. Ihre Aktivität wird wiederum durch die elastische Verbiegung des Flagellums koordiniert. Zusammen mit der hydrodynamischen Reibung des Filaments mit der umgebenden Flüssigkeit entsteht so ein charakteristisches ebenes Schlagmuster [4, 5] (**Abb. 2**). Biegewellen laufen entlang des Filaments vom Kopf zum Schwanzende und erzeugen damit eine nicht-reziproke Bewegung, denn bei Zeitumkehr würde die Welle in die entgegengesetzte Richtung laufen.

Das einzellige Pantoffeltierchen trägt seinen Namen wegen einer Einbuchtung im Mundfeld. Seine Oberfläche ist mit einem „Teppich“ von kürzeren Flagellen bedeckt, Zilien genannt. Im Gegensatz zum Spermium ist das Schlagmuster der einzelnen Zilien aber dreidimensional (**Abb. 3a**). Während des schnellen Transportschlages senkrecht zur Zilienachse (5 → 1) wird das Pantoffeltierchen wegen der damit verbundenen großen viskosen Reibung vorwärtsgeschoben. Dagegen wird im langsamen Erholungsschlag (1 → 5) das Zilium vorwiegend entlang seiner Achse mit einer

um einen Faktor zwei kleineren Reibung gezogen. Das geschieht auch noch nahe der Oberfläche, wo wegen der Randbedingung kaum Flüssigkeit bewegt werden kann. Am auffallendsten aber ist die Koordinierung der Bewegungen der einzelnen Zilien untereinander. Sie führt zur Ausbildung von kollektiven Schlagmustern, die als „metachronale“ Wellen gut sichtbar durch den Zilienteppich laufen [4] (**Abb. 3b**). Die Ursache der dafür erforderlichen Koordinierung ist Gegenstand aktiver Forschung. Jedes sich bewegendes Zilium erzeugt ein Strömungsfeld, über das es mit den anderen Zilien hydrodynamisch wechselwirkt, was eine wichtige

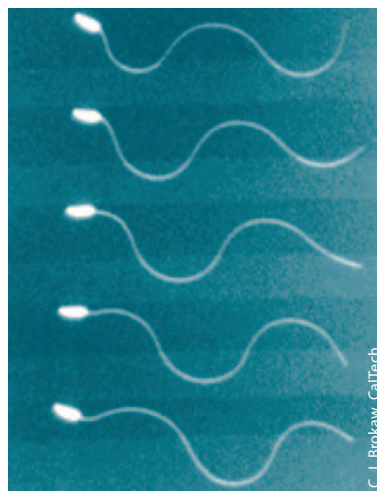


Abb. 2 Die Biegewellen des Flagellums eines Seeigel-Spermiums sind charakteristisch für das ebene Schlagmuster.

1) Ein Film dieses Experiments, durchgeführt von Geoffrey I. Taylor, einem Pionier der Strömungsforschung, findet sich in G. M. Homsy et al., Multimedia Fluid Mechanics (CD-ROM), Cambridge University Press, Cambridge (2004)

Rolle bei der Koordinierung spielen soll. Dass hydrodynamische Wechselwirkungen Bewegungen synchronisieren können, werden wir später bei der Rotation der helikalen Flagellen von *E. Coli*-Bakterien sehen.

Neben der Fortbewegung spielt auch der Flüssigkeitstransport bei kleinen Reynolds-Zahlen eine wichtige Rolle. So werden die eben erwähnten Zilienfelder zum Abtransport von Schleim in der Lunge verwendet oder zur Bewegung von Gehirnflüssigkeit. Das Pantoffeltierchen holt sich damit auch Nahrungspartikel aus der umgebenden Flüssigkeit heran. Schließlich ließ sich kürzlich zeigen, dass rotierende Zilien maßgeblich beteiligt sind an der Entwicklung der Links-Rechts-Asymmetrie von Lebewesen in einem frühen embryonalen Entwicklungsstadium [6]. Genetische Defekte der Zilien schalten deren Rotationen aus und können daher dazu führen, dass die Organe spiegelverkehrt im Körper platziert sind (*situs inversus*) [7].

Die angesprochenen Beispiele verdeutlichen die Bedeutung von Flagellen und Zilien in der Natur. Darüber hinaus besteht großes Interesse an biomimetischen Systemen, die deren Eigenschaften nachbilden.

Künstliche mikroskopische Schwimmer

Kürzlich wurde in einer Zusammenarbeit von Gruppen aus Paris und der Harvard University der erste künstliche Schwimmer auf der Mikrometerskala vorgestellt [8]. Er dokumentiert auf eindrucksvolle Weise, wie physikalische Grundlagenforschung dazu beiträgt, technologische Visionen zu realisieren. Der

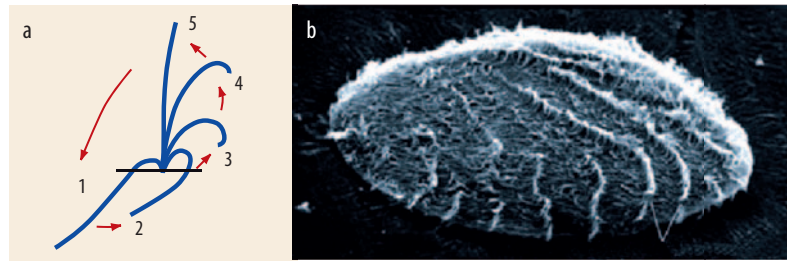


Abb. 3 Das Schlagmuster eines einzelnen Ziliums ist dreidimensional (a). Die sog. metachronalen Wellen auf der Oberfläche eines Pantoffeltierchens bilden sich durch die koordinierte Bewegung der vielen Zilien aus (b).

Schwimmer besteht aus einem elastischen Filament, das durch ein in seiner Richtung oszillierendes äußeres Magnetfeld zu einer nichtreziproken Schlagbewegung angeregt wird und damit eine Last, z. B. ein angehängtes Blutkörperchen transportiert. Das Filament ist aus superparamagnetischen kolloidalen Teilchen mit dem Radius $a = 0,5 \mu\text{m}$ aufgebaut, die unter dem Einfluss eines Magnetfeldes ein starkes Dipolmoment entwickeln und sich daher bei konstanter Feldrichtung wie Dipole in einer linearen Kette anordnen. Durch die gleichzeitige elektrostatische Abstoßung der geladenen Kolloide bilden sich Lücken, in denen mit standardmäßigen biochemischen Methoden viele ca. 100 nm lange DNS-Doppelstränge an die Teilchen geheftet werden (Abb. 4a). Dadurch entsteht ein elastisches Filament, das wie ein Stab neben der Streckung vor allem auch der Biegung widersteht. Ändert das Magnetfeld langsam seine Richtung, folgen die Dipole instantan und damit auch das gesamte Filament, um die Kette paralleler Dipole wieder herzustellen. Erhöht sich die Frequenz der

VON DEN NAVIER-STOKES- ZU DEN STOKES-GLEICHUNGEN

Die **Navier-Stokes-Gleichungen** beschreiben Strömungen mit Geschwindigkeitsfeldern $\mathbf{v}(r,t)$ in einer Newtonschen Flüssigkeit. Diese ist durch die **Scherviskosität** η (sie bestimmt die Reibungskräfte aneinander vorbeigleitender Flüssigkeitsschichten), die Volumenviskosität η' (sie spielt nur eine Rolle, wenn die Flüssigkeit komprimiert wird, also z. B. bei der Dämpfung von Schallwellen) und die Dichte ρ vollständig bestimmt. Elastische Eigenschaften und eine „innere“ Struktur, wie sie bei komplexen Fluiden zu finden sind (z. B. Flüssigkristallen), liegen in einer Newtonschen Flüssigkeit nicht vor. Für **inkompressible Flüssigkeiten**, für die $\text{div } \mathbf{v} = 0$ gilt, lauten die Navier-Stokes-Gleichungen

$$\rho \left(\frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} + \mathbf{v} \cdot \nabla \mathbf{v} \right) = - \nabla p + \eta \nabla^2 \mathbf{v} + \rho \mathbf{b}. \quad (i)$$

Auf der rechten Seite stehen die verschiedenen Kraftdichten, die aus einem Druckgradienten p , der Reibung und der Massenkraftdichte \mathbf{b} resultieren. Letztere rührt von äußeren Feldern wie der Gravitation oder elektrischen und magnetischen Feldern her. Die linke Seite bezeichnet den Trägheitsterm mit der konvektiven Ableitung $\mathbf{v} \cdot \nabla \mathbf{v}$. Diese ist nichtlinear und daher für turbulente Strömungen verantwortlich. Während der Reibungsterm bei Zeitumkehr ($t \rightarrow -t, \mathbf{v} \rightarrow -\mathbf{v}$) sein Vorzeichen umdreht, bleibt es beim Trägheitsterm erhalten. Die Dissipation

macht sich also dadurch bemerkbar, dass das zeitinvertierte Strömungsfeld keine Lösung der Navier-Stokes-Gleichungen ist (keine Zeitumkehrinvarianz).

Wir führen eine charakteristische Länge a sowie eine charakteristische Geschwindigkeit v_0 des Strömungsfeldes ein (z. B. den Radius und die Geschwindigkeit eines driftenden Kolloidteilchens) und schätzen den konvektiven und den Reibungsterm in Gl. (i) ab: $|\mathbf{v} \cdot \nabla \mathbf{v}| \approx v_0^2/a$ und $\eta |\nabla^2 \mathbf{v}| \approx \eta v_0/a^2$. Das Verhältnis von Inertial- und Reibungskraft definiert die **Reynolds-Zahl** Re :

$$Re = \frac{\rho v_0 a}{\eta}. \quad (ii)$$

Für $Re \ll 1$ ist der konvektive Term in Gl. (i) vernachlässigbar. Die Navier-Stokes-Gleichungen sind dann linear in \mathbf{v} und erlauben daher nur laminare Strömungen.

Das Geschwindigkeitsfeld lässt sich wie jedes Vektorfeld in seine rotations- und divergenzfreien Anteile zerlegen sowie in einen Beitrag mit verschwindender Rotation und Divergenz, um die Randbedingungen zu erfüllen. Strömungen in einer inkompressiblen Flüssigkeit ($\text{div } \mathbf{v} = 0$) sind also durch ihre **Vortizität** oder Verwirbelung $\text{rot } \mathbf{v}$ bestimmt. Diese gehorcht für $Re \ll 1$ einer inhomogenen Diffusionsgleichung mit der Diffusionskonstanten η/ρ , die

auch als kinematische Viskosität bekannt ist:

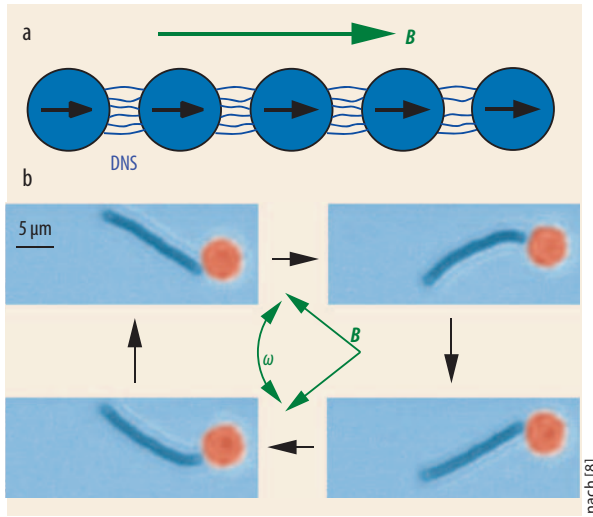
$$\left(\frac{\partial}{\partial t} - \frac{\eta}{\rho} \nabla^2 \right) \text{rot } \mathbf{v} = \text{rot } \mathbf{b}. \quad (iii)$$

Die **Diffusionsgleichung** besagt, dass eine Störung in der Flüssigkeit während der Zeit t die Strecke $(6\eta t/\rho)^{1/2}$ diffundiert. Um die charakteristische Länge a zurückzulegen, braucht ein Vortex somit die Zeit $t_h = a^2 \rho / (6\eta)$. Für ein mit v_0 driftendes Kolloidteilchen in Wasser (Radius $a = 1 \mu\text{m}$, $\eta = 10^{-3} \text{ kg/ms}$ und $\rho = 1000 \text{ kg/m}^3$) ist $t_h \approx 10^{-7} \text{ s}$. Für $t \gg t_h$, etwa auf der Skala von Millisekunden, haben sich die vom driftenden Teilchen erzeugten Vortizes oder Wirbel weit vom Teilchen entfernt. Man kann daher so tun, als führe das driftende Teilchen das stationäre Stokessche Geschwindigkeitsprofil mit sich, das sich immer wieder, praktisch instantan, um das Teilchen herum bildet. Mit diesem Profil ergibt sich die wohl-bekannteste **Stokessche Reibungskraft** $F_s = \gamma_s v_0$ mit $\gamma_s = 6\pi \eta a$. Für $t \gg t_h$ genügt das Profil unter Vernachlässigung des Trägheitsterms in Gl. (i) den **Stokes-Gleichungen** und der Inkompressibilitätsbedingung.

$$0 = - \nabla p + \eta \nabla^2 \mathbf{v} + \rho \mathbf{b} \text{ und } \text{div } \mathbf{v} = 0. \quad (iv)$$

Das zeitinvertierte Geschwindigkeitsfeld löst die Stokes-Gleichungen, falls Druck- und externe Kräfte ebenfalls umgedreht sind.

Abb. 4 Geladene superparamagnetische Teilchen, zusammgehalten von ca. 80 000 DNS-Molekülen pro Teilchenpaar, bilden, das sich in einem Magnetfeld B ausrichtet (a). Die im Abstand von 0,025 s aufgenommenen Schnappschüsse (b) zeigen einen sich nach links bewegenden mikroskopischen Schwimmer.



oszillierenden Feldrichtung, nimmt jedoch die hydrodynamische Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit zu. Das Filament kann dem Magnetfeld nicht mehr folgen und verbiegt sich. Der künstliche Schwimmer bewegt sich angetrieben durch eine um die Horizontale oszillierende Magnetfeldrichtung, die eine Art Paddelbewegung erzeugt (Abb. 4b). Im Gegensatz zum Spermium, das mit dem Kopf voraus schwimmt, zieht der Schwimmer die Last hinter sich her. Während die Biegewelle im Spermium durch die kollektive Bewegung interner molekularer Motoren entsteht [5], wird der Schwimmer von außen durch das Bestreben der induzierten Dipole angetrieben, lineare Ketten zu bilden.

Um die Eigenschaften des künstlichen Schwimmers besser verstehen zu können, haben wir das superparamagnetische elastische Filament mithilfe einer Kugel-Feder-Kette modelliert [9]. In ihr sind die Kolloidteilchen durch Federn verbunden, und wie ein Stab widersteht sie zusätzlich einer Biegung. Neben der Streckenergie der Federn sind vor allem die Biegeenergie der Kette und die Dipol-Dipol-Wechselwirkungsenergie der in den Kolloiden induzierten magnetischen Dipole wesentlich. Alle drei Energiebeiträge hängen von den Orten der einzelnen Teilchen ab. Wie bei einer Potentialkraft in der Mechanik berechnet sich daher die auf Kolloid i wirkende Kraft F_i durch Gradienten-

bildung. Ein wesentlicher Aspekt bei der Modellierung ist die hydrodynamische Reibung des Filaments mit der umgebenden viskosen Flüssigkeit. Weil die Stokes-Gleichungen linear sind, lässt sich unter Vernachlässigung der DNS-Doppelstränge zeigen, dass eine lineare Beziehung zwischen den Teilchengeschwindigkeiten v_i und den Teilchenkräften F_j besteht:

$$v_i = \sum_j \mu_{ij} F_j. \quad (1)$$

Die Selbstmobilitäten μ_{ii} sind in guter Näherung durch die bekannte Stokesche Mobilität γ_s^{-1} eines kugelförmigen Teilchens gegeben (vgl. Infokasten). Das durch die Bewegung von Teilchen i erzeugte Strömungsfeld beeinflusst aber auch die Bewegung aller anderen Teilchen, weil es in führender Ordnung nur langsam mit dem inversen Abstand abfällt. Diese weitreichenden hydrodynamischen Wechselwirkungen werden durch die Mobilitätsmatrizen μ_{ij} ($i \neq j$) erfasst. Sie beeinflussen ganz wesentlich die Dynamik eines Kolloidsystems [10] und damit auch die Fortbewegung des künstlichen Schwimmers, die wir untersucht haben [9].

Die Bewegungsgleichungen (1) lassen sich dazu unter Vernachlässigung von Randeffekten der Filamente in dimensionsloser Form schreiben. Als wichtigster Parameter tritt dabei die charakteristische Zahl

$$Sp = \left(\frac{\gamma_s \omega / l_0}{\kappa / L^4} \right)^{1/4} = \frac{L}{\ell_h} \quad (2)$$

auf. Hierbei ist l_0 der Abstand der Teilchen in der Kugel-Feder-Kette mit Gesamtlänge L , ω die Frequenz der oszillierenden Magnetfeldrichtung und κ die Biegesteifigkeit der Kette. Da γ_s / l_0 den Reibungskoeffizienten pro Längeneinheit angibt, wobei die hydrodynamischen Wechselwirkungen nicht berücksichtigt sind, vergleicht Sp die Reibungs- mit den Biegekräften. Ähnlich der Reynolds-Zahl beinhaltet der Parameter Sp also das Verhältnis von Kräften, die für das System charakteristisch sind. Seine anschauliche Deutung ergibt sich mithilfe der Eindringtiefe ℓ_h : Wenn man ein Ende einer ausreichend langen Kugel-Feder-Kette oszillatorisch mit der Frequenz ω bewegt, dringt die Oszillation auf der Länge ℓ_h in die Kette ein. Andererseits verhält sich die Kette für $L \ll \ell_h$ wie ein starrer Stab.

Den Schwimmer charakterisieren wir durch seine über eine Periode gemittelte Geschwindigkeit \bar{v} und die Effizienz ξ der Energieausbeute. In ξ vergleichen wir die dissipierte Energie, wenn die Lastkugel auf gerader Bahn (also in idealer Weise) mit Geschwindigkeit \bar{v} schwimmen würde, mit der durch den Schwimmer im Mittel dissipierten Gesamtenergie. Abb. 5a zeigt \bar{v} (in der Geschwindigkeitseinheit $L\omega$) und ξ als Funktion der charakteristischen Zahl $Sp \propto \omega^{1/4}$. Beide Größen weisen nahe beieinander liegende ausgeprägte Maxima auf, sodass ein optimaler Betrieb des Schwimmers möglich ist. Die sehr kleine Effizienz

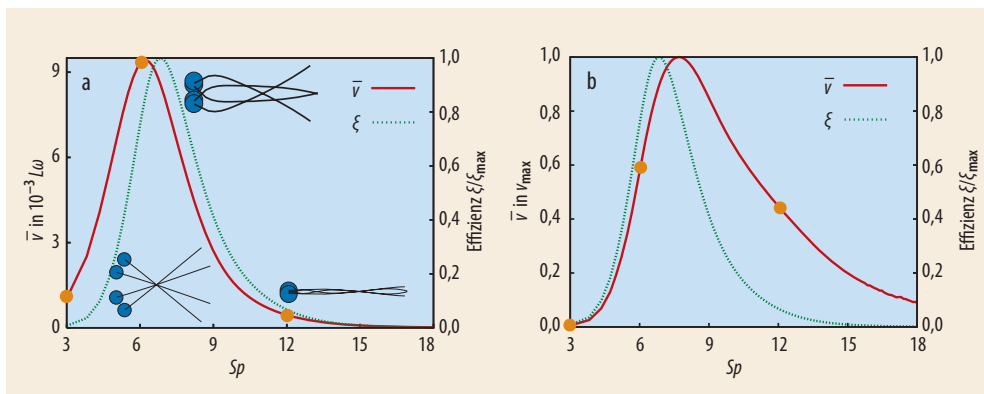


Abb. 5 Schwimmgeschwindigkeit \bar{v} und Effizienz ξ eines künstlichen Schwimmers in Einheiten von $\xi_{\max} = 1,58 \cdot 10^{-3}$ als Funktion der charakteristischen Zahl $Sp \propto \omega^{1/4}$: a) reduzierte Geschwindigkeit $\bar{v}/(L\omega)$,

b) reale Geschwindigkeit in Einheiten von $v_{\max} = 5,56 \cdot 10^{-5}$ m/s. Die Einfügungen zeigen reale Schnappschüsse des Schwimmers für $Sp = 3, 6$ und 12 (orange Punkte).

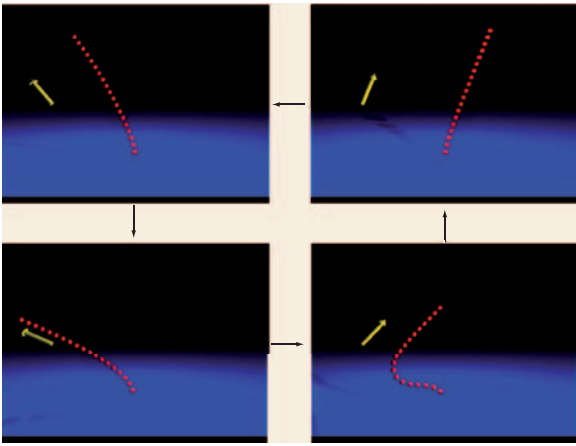


Abb. 6 Während eines langsamen Transportschlags mit geradem Filament wird Flüssigkeit nach links transportiert (oben). Beim schnellen Erholungsschlag biegt sich das Filament und richtet sich dann nach rechts wie der Stab eines Stabhochspringers auf. Weil der Reibungskoeffizient für die Bewegung senkrecht zur Filamentachse (Transportschlag) doppelt so groß ist wie parallel zur Filamentachse (Erholungsschlag), wird insgesamt mehr Flüssigkeit nach links transportiert. Die gelben Pfeile zeigen die momentane Magnetfeldrichtung an.

enz von rund einem Promille ist charakteristisch für das Schwimmen bei kleinen Reynolds-Zahlen. Die Ursache für das Maximum in \bar{v} wird durch die Schnappschüsse des Schwimmers in **Abb. 5a** deutlich. Für kleine Frequenzen – also für kleine Werte von Sp – bewegt sich das Filament fast wie ein starrer Stab, vollführt also annähernd eine reziproke Bewegung, weshalb die Geschwindigkeit klein ist. Im Maximum ist das Filament als Ganzes gebogen und wird daher optimal für die Fortbewegung ausgenutzt. Bei noch höheren Frequenzen kann allein das freie Ende des Filaments dem Feld folgen, weil die in Gl. (2) definierte hydrodynamische Eindringtiefe ℓ_h sehr viel kleiner ist als die Gesamtlänge des Filaments. Vergleicht man jedoch für die ausgewählten Fälle die absoluten Schwimgeschwindigkeiten (**Abb. 5b**), so lässt sich die optimale Schlagform des Filaments bei $Sp = 6$ durch eine höhere Schlagfrequenz bei $Sp = 12$ kompensieren; allerdings mit einer um einen Faktor 10 kleineren Effizienz.

Auch die Größe der transportierten Last im Verhältnis zum Filament lässt sich mithilfe der Kenngrößen \bar{v} und ξ optimieren [9]. Die Modellierung des Schwimmers trägt also nicht nur zum physikalischen Verständnis seiner Funktionsweise bei, sondern hilft auch bei seiner optimalen Realisierung mit Blick auf Schwimm-

geschwindigkeit und effizienter Energieausbeute. Weiterhin lässt sich das superparamagnetische Filament zum technologisch wichtigen Flüssigkeitstransport auf der Mikrometerskala verwenden. Dazu heftet man es an eine Oberfläche (**Abb. 6**) und verändert die oszillierende Magnetfeldrichtung asymmetrisch, einem langsamen Transport- und einem schnellen „Erholungsschlag“ entsprechend. Der Flüssigkeitstransport kann dann im Detail untersucht werden.

Die Irrwege von Bakterien

Manche Bakterien wie z. B. *E. coli* bewegen sich mithilfe eines Bündels von einigen rotierenden helikalen Flagellen fort [11]. Diese werden über Rotationsmotoren mit etwa 100 Hz angetrieben, wobei ein Gelenk die Rotation auf das helikale Filament überträgt. Das Bakterium mit seinem ca. $2 \mu\text{m}$ großen länglichen Zellkörper und den bis zu $10 \mu\text{m}$ langen Flagellen erreicht dabei Geschwindigkeiten von etwa $30 \mu\text{m/s}$ – eine beachtliche Leistung, die bezogen auf die Körpergröße die besten menschlichen 100-Meter-Läufer in den Schatten stellt, zudem schwimmt *E. coli* pausenlos in einer hochviskosen Umgebung. Etwa alle ein, zwei Sekunden schert eines der Flagellen aus dem Bündel aus, weil es seine Drehrichtung umdreht (**Abb. 7**). Gleichzeitig durchläuft es eine Reihe von Konfigurationen (Polymorphismus), die alle rechtsdrehend sind und sich durch Ganghöhe und Helixradius unterscheiden, bevor es wieder in die normale linksdrehende Konfiguration übergeht und damit in das Bündel zurückkehrt. Während dieses Vorgangs „taumelt“ das Bakterium und nimmt eine andere Fortbewegungsrichtung ein. Ohne Nahrungsangebot folgt das Bakterium so einem Zufallsweg; es hat jedoch mithilfe der sog. Chemotaxis gelernt, sich in solche Richtungen bevorzugt zu bewegen, in die das Nahrungsangebot zunimmt. Dazu zögert es die Taumelbewegung hinaus. Chemotaxis meint allgemein die Steuerung der Zellbewegungen aufgrund chemischer Reize und ist ein Beispiel für biochemische Regelkreise innerhalb von Zellen. Gerade die Chemotaxis in *E. coli*, als Paradebeispiel eines relativ einfachen chemischen Regelkreises, wurde in letzter Zeit intensiv erforscht [12]. Sie dient als Beispiel dafür, wie einfachste Lebewesen Einsichten in die unterschiedlichsten Prinzipien und Mechanismen biologischer Systeme erlauben.

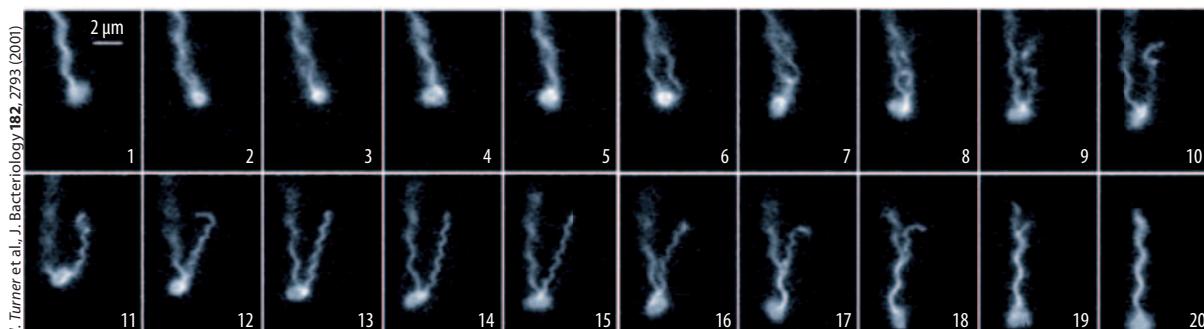


Abb. 7 Bei der Taumelbewegung von *E. coli* ist deutlich zu erkennen, wie eins der beiden helikalen Flagellen ausschert (ab Bild 6) und sich die Bewegungsrichtung ändert (Bild 1 \rightarrow 20).

J. Turner et al., J. Bacteriology 182, 2793 (2001)

2) Ähnlich der im Artikel von Parlitz et al. vorgestellten Methodik (vgl. [15]).

3) Wie komplex der Vorgang der Synchronisierung bei der Taumelbewegung des Bakteriums ist, verdeutlicht Abb. 7, wo sie zwischen Bild 16 und 17 teilweise erfolgt ist.

Die die Flagellen antreibenden Rotationsmotoren sitzen an verschiedenen Orten des bakteriellen Zellkörpers, von wo aus sich alle helikalen Flagellen zu einem Bündel vereinigen. Das Bündel kann aber nur existieren, wenn alle Flagellen in Phase rotieren, was mit Drahtmodellen leicht ersichtlich ist. Schon in den Siebzigerjahren mutmaßte Howard Berg, der Pionier in der Erforschung von *E. coli*, dass hydrodynamische Effekte bei der Synchronisierung eine wichtige Rolle spielen [13]. Wir haben diese Frage aufgegriffen und Helizes aus starr verbundenen Kugeln modelliert, die jeweils über dasselbe Drehmoment angetrieben werden (Abb. 8a) [14]. Endkugeln (gelb), die in harmonischen Fallen mit Stärke K sitzen, garantieren die parallele Ausrichtung der Helizes, erlauben aber auch eine gewisse Flexibilität, indem sich die starren Helizes etwas gegeneinander verdrehen können. Ihre gekoppelte Dynamik wird über hydrodynamische Wechselwirkungen vermittelt. In der Tat können die Helizes mit beliebiger Phasendifferenz ψ starten, mit der Zeit wird sich der synchronisierte Zustand ($\psi = 0$) einstellen (Abb. 8b). In diesem Zustand rotieren die Helizes am schnellsten, d. h. bei konstantem Drehmoment ist die dissipierte Energie maximal. Die Synchronisierungsdynamik $\psi(t)$, die einer hyperbolischen Tangensfunktion folgt, wird durch eine phänomenologische Beschreibung²⁾ erfasst [14]. Sie vermittelt zwischen einem labilen (Helizes in Gegenphase) und einem stabilen (Helizes in Phase) Gleichgewichtszustand. Über die maximale Steigung von $\psi(t)$ führt man eine Synchronisierungsgeschwindigkeit Ω ein (Abb. 8b). Sie nimmt mit der inversen Fallenstärke K^{-1} , welche die parallele Ausrichtung der Helizes bestimmt, ab und geht mit K^{-1} schließlich gegen Null (Abb. 8b, Inset). Exakt parallele Helizes synchronisieren nicht, was sich mithilfe von Symmetrieüberlegungen verstehen lässt [14]. Interessanterweise ist dazu eine gewisse Flexibilität nötig, damit die Helizes unterschiedliche

relative Orientierungen erproben können. Im realen Flagellum hat sie ihren Ursprung in der elastischen Verankerung der Helizes durch das Gelenk im Antriebsmotor, angedeutet bei uns durch die Verankerung der Endkugeln in harmonischen Fallen, und in der Elastizität der helikalen Filamente selbst. Letztere haben wir mithilfe der Elastizitätstheorie eines helikalen Stabes modelliert und finden, dass die Synchronisierung dadurch schneller stattfindet.³⁾ Das wird von uns im Detail weiter untersucht. Unser vereinfachtes Modell zeigt allerdings schon, dass der synchronisierte Zustand gegen äußere Störungen stabil ist.

Von Mikroorganismen zu Mikrorobotern

Um Phänomene bei kleinen Reynolds-Zahlen verstehen und beschreiben zu können, sind grundlegende Überlegungen z. B. zum Transport und Mischen von Flüssigkeiten, zum Verständnis der Fortbewegung von Mikroorganismen und Mikrorobotern, aber auch zur Beschreibung dynamischer Vorgänge innerhalb einer einzelnen Zelle nötig. Hierbei sind eine Vielzahl kontinuumstheoretischer Methoden anzuwenden.

Die Biomimetik macht sich die dabei gefundenen Erkenntnisse zunutze. So denken japanische Forscher an Mikrometer große Maschinen, die durch künstliche Flagellen getrieben ihre „Reparaturarbeit“ im menschlichen Gefäßsystem ausführen [16]. Die Mikrofluidik ist allgemein mit dem Problem konfrontiert, winzige Portionen von Flüssigkeiten zu transportieren und zu mischen [17]. Im „Lab on a Chip“ werden damit chemische Reaktionen initiiert [18]. Das hier vorgestellte biomimetische Filament bietet Lösungsansätze dazu.

Andererseits werden bei den angestellten Überlegungen fundamentale physikalische Fragen berührt, z. B. nach der Synchronisierung in dynamischen Systemen [15], vermittelt unter anderem durch hydro-

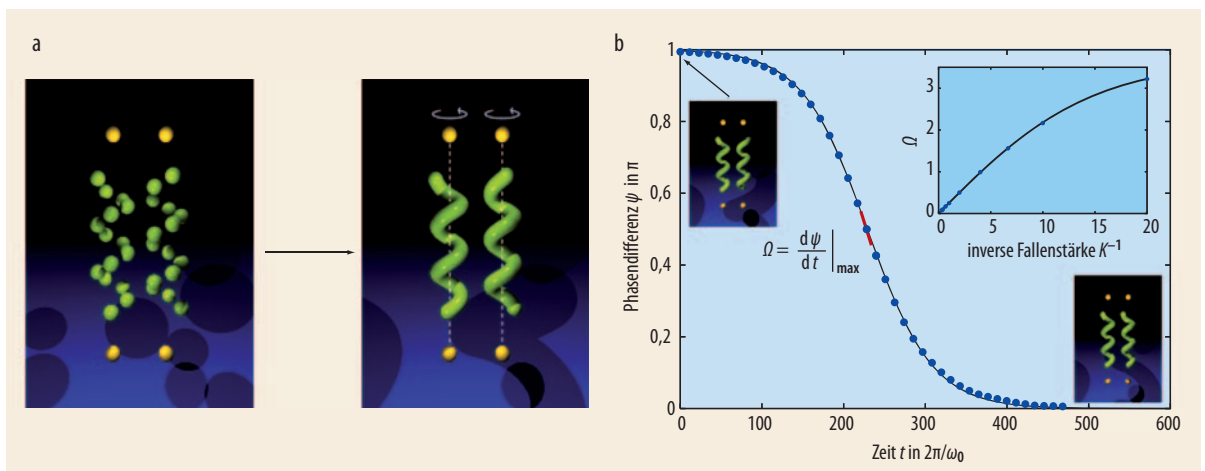


Abb. 8 Mit einem einfachen Kugelmodell (a) lässt sich die Phasensynchronisierung von rotierenden Flagellen, angetrieben durch konstante und gleiche Drehmomente, untersuchen: Startet

man bei einer beliebigen Phasendifferenz $\psi \neq 0$, so synchronisieren hydrodynamische Wechselwirkungen die Helizes auf $\psi = 0$ (b). (ω_0 ist dabei die Rotationsfrequenz einer einzelnen Helix.)

Das Inset zeigt, wie die Synchronisierungsgeschwindigkeit Ω mit wachsender Fallenstärke K der gelben Endkugeln gegen Null geht.

dynamische Wechselwirkungen. Die hier besprochene Bündelbildung von helikalen Flagellen ist ein Beispiel, metachronale Wellen in Feldern von Zilien, also ein hochkomplexes kollektives Phänomen, ein mögliches anderes. Aber auch die kollektive Bewegung „aktiver“ Teilchen, z. B. von Spermien, gibt Anlass zu komplexen Bewegungsmustern [19]. So entstehen in der Wechselwirkung von gewöhnlichen Flüssigkeiten bei kleinen Reynolds-Zahlen mit weiteren Freiheitsgraden hochinteressante Phänomene, die es weiter zu erkunden gilt.

Danksagung

Ich danke allen meinen Mitarbeitern für die vielen lehrreichen wissenschaftlichen Diskussion der letzten Jahre und besonders E. Gauger und M. Reichert, die wesentlich zu den hier besprochenen Arbeiten beigetragen haben. E. Frey, G. Maret und S. Herminghaus bin ich für vielfältige Unterstützung dankbar und B. Eckhardt für seine kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- [1] *D. Bray*, Cell Movements: From Molecules to Motility, 2. Aufl., Garland Publishing, New York (2001)
- [2] *L. D. Landau* und *E. M. Lifschitz*, Hydrodynamik, 5. Aufl., Akademie Verlag, Berlin (1991)
- [3] *E. M. Purcell*, Am. J. Phys. **45**, 3 (1977)
- [4] *R. W. Linck*, Cilia and Flagella in: Encyclopedia of Life Sciences, Nature Publishing Group (2001), www.els.net
- [5] *F. Jülicher*, Physik Journal, August/September 2006, S. 59
- [6] *C. D. Stern*, Nature **418**, 29 (2002); *J. J. Essner* et al., Nature **418**, 37 (2002); *S. Nonaka* et al., Nature **418**, 96 (2002)
- [7] *J. C. I. Belmonte*, Spektrum der Wissenschaft, Okt. 1999, S. 36
- [8] *R. Dreyfus* et al., Nature **437**, 862 (2005)
- [9] *E. Gauger* und *H. Stark*, Phys. Rev. E. **74**, 021907 (2006)
- [10] *C. Lutz*, *M. Reichert*, *H. Stark* und *C. Bechinger*, Europhys. Lett. **74**, 719 (2006)
- [11] *H. C. Berg*, E. coli in Motion, Springer Verlag, New York (2004)
- [12] *M. Kollmann* et al., Nature **438**, 504 (2005)
- [13] *H. C. Berg* und *R. A. Anderson*, Nature **245**, 382 (1973)
- [14] *M. Reichert* und *H. Stark*, Eur. Phys. J. E **17**, 493 (2005)
- [15] *U. Parlitz*, *A. Pikovsky*, *M. Rosenblum* und *J. Kurths*, Physik Journal, Oktober 2006, S. 33
- [16] *K. Ishiyama* et al., IEEE Trans. Mag. **37**, 2868 (2001)
- [17] *T. M. Squires* und *S. R. Quake*, Rev. Mod. Phys. **77**, 977 (2005)
- [18] *J. Knight*, Nature **418**, 474 (2002)
- [19] *I. H. Riedel*, *K. Kruse* und *J. Howard*, Science **309**, 300 (2005)

DER AUTOR

Holger Stark promovierte 1993 in Theoretischer Physik an der Uni Stuttgart. Von 1994 bis 1996 ging er mit einem DFG-Stipendium an die University of Pennsylvania in Philadelphia. Nach seiner Habilitation an der Uni Stuttgart 1999 forschte und lehrte er als Heisenberg-Stipendiat von 2001 bis 2005 an der Uni Konstanz. In dieser Zeit verbrachte er mehrere Forschungsaufenthalte in den USA und Japan. 2006 ging Stark als Gruppenleiter an das MPI für Dynamik und Selbstorganisation in Göttingen. Seit April 2007 ist er Professor für Theoretische Physik an der TU Berlin. Neben seiner Forschung im Bereich der Statistischen Physik weicher Materie und biologischer Systeme interessiert er sich für Fragestellungen aus der Optik. In seiner Freizeit tanzt Holger Stark Tango Argentino und genießt klassische Musik.



TUB Pressestelle/Böck