

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Anabiose der Tardigraden.

Von

H. Baumann.

(Aus dem Zoolog. Institut der Universität Marburg.)

Mit 7 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Geschichtlicher Rückblick	501
A. Die Morphologie der Anabiose	512
1. Der Vorgang des Eintrocknens	512
2. Der Vorgang des Wiederauflebens	518
a) Die Körnchenzonen	518
b) Das Verhalten der Organe	522
B. Experimenteller Teil	526
1. Das Wiederaufleben von Tieren, die auf dem Objektträger getrocknet worden waren	526
2. Das wiederholte Eintrocknen	530
3. Der Wassergehalt der eingetrockneten Tiere	541
4. Die Wirkung der Länge der Trockenperiode	544
5. Die Wirkung der möglichst starken Austrocknung	546
6. Die Maximaltemperatur für Trockenformen	548
C. Folgerungen	552

Geschichtlicher Rückblick.

Die Fähigkeit einiger Nematoden, Rotatorien und Tardigraden, ohne Bildung einer Cyste eintrocknen, so längere Zeit ohne jede

Lebensäußerung verharren und sodann durch Befeuchtung die volle Beweglichkeit und Lebendigkeit wieder erlangen zu können, hat das Interesse der Naturforscher seit ihrer Entdeckung durch LEEUWENHOEK (1702) auf sich gezogen. Hierbei handelt es sich ja auch nicht nur um eine eigentümliche biologische Erscheinung bei gerade diesen Tieren, sondern allgemeiner um das Vorkommen eines Zustandes überhaupt, bei dem man zunächst sehr wohl im Zweifel sein kann, ob man ihn einfach unter den Begriff „Leben“ einreihen kann, oder ob er nicht dem Tod näher steht. Darum wurde das Verhalten der genannten Tiere, unter ihnen besonders der Tardigraden, von allen Forschern, die eine Definition oder eine Erklärung des „Lebens“ versuchten, besonders berücksichtigt. Aber eine Erklärung jenes Trockenzustandes stieß auf große Schwierigkeiten, und so kam es, daß häufig die Erscheinung aus irgendeiner Theorie heraus gedeutet wurde, anstatt umgekehrt die Theorie dem Ergebnis der sachlichen eingehenden Untersuchung anzupassen. In Anbetracht dieser angedeuteten engen Beziehung zwischen der dieser Arbeit gestellten Aufgabe und der Theorie vom Leben ist es wohl nötig, in großen Zügen die Geschichte der Erforschung jenes Phänomens darzustellen. Freilich hat bereits LANCE in seiner großen Arbeit über die Tardigraden in der Einleitung zum physiologischen Teil einen geschichtlichen Überblick gegeben. Er legte jedoch den Nachdruck auf eine Darstellung des Kampfes zwischen den verschiedenen naturphilosophischen Schulen und der Stellung der katholischen Kirche zu diesen im 18. Jahrhundert und in der ersten Hälfte des 19. Eine Wiederholung jener Darstellung soll dieses Kapitel natürlich nicht sein. Sondern es soll versucht werden zu zeigen, wie allmählich das Wiederaufleben der Tardigraden seine Sonderstellung innerhalb unserer Naturauffassung verlor, bis es sich ganz in die chemisch-physikalische Auffassung des Lebensvorganges einreichte. Außerdem ist LANCE'S Arbeit schon 1896 erschienen, und es sind also die nach ihm veröffentlichten Untersuchungen oder die von ihm übersehenen zu berücksichtigen.

Die meisten Beobachter im 18. Jahrhundert, NEEDHAM (1750), BAKER (1753), SPALLANZANI (1767), FONTANA (1771) hielten die eingetrockneten Tiere für wirklich tot. Darum mußten sie die für unser Denken unmögliche Folgerung ziehen, daß ein wirklich totes Tier wieder lebendig werden kann. SPALLANZANI erkennt sogar einen wiederholten Wechsel von Leben und Tod ausdrücklich an. LEEUWENHOEK hatte sich gegen diese Vorstellung gesträubt, da er

überzeugt war, daß Leben nicht durch Todesperioden unterbrochen werden könne. Andererseits wußte er, daß ohne Wasser Leben unmöglich sei und nahm darum an, daß bei den Tardigraden und Rotatorien überhaupt keine wirkliche Austrocknung stattfindet, sondern daß die Tiere Wasser speicherten, vor dessen Verdunstung sie eine starke Cuticula schütze, und daß so das Leben des Tieres fort dauere, trotzdem wir es nicht feststellen können. Freilich konnte er keinerlei Beweis für seine Annahme beibringen; darum befriedigte sie auch nicht, zumal außerdem, selbst wenn ihre Richtigkeit angenommen wurde, die neue Frage auftauchte, wie das Leben monate- und jahrelang ohne Nahrungsaufnahme und ohne Abgabe der Abfallstoffe weitergeführt werden könne; ferner wieso denn die im besten Fall sehr geringe Wassermenge, die das eingeschrumpfte Tier in sich birgt, ohne je erneuert zu werden, den Stoffwechsel unterhalten könne. Denn das Wasser muß ja von Wichtigkeit sein, sonst wäre wiederum die Cuticula, die es vor Verdunstung schützt, unnötig.

Nachdem einige Jahrzehnte über den Streit dieser Meinungen vergangen war, führte CARUS 1834 den Begriff „latentes Leben“ ein, der ihm geeignet schien, auch die Erscheinung der eingetrockneten Tiere sowie die der lange Jahre trocken gehaltenen und doch keimfähigen Pflanzensamen in eine Theorie des Lebens einzugliedern. CARUS ging von naturphilosophischen Spekulationen aus: „die eigentümliche Daseinsform der gesamten Welt ist das Leben.“ Es ist „bedingt durch eine rastlose Durchdringung und Ineinanderwirkung der beiden ursprünglichen Offenbarungen des höchsten göttlichen Wesens, d. i. der Idee und der Naturelemente“. Er hält es für falsch „Leben engherzig auf irgendeine besondere Reihe von Welterscheinungen, z. B. auf die Tier- und Pflanzenwelt zu beschränken“. Vielmehr sind auch „die Kreise des Sonnensystems, das elektromagnetische Leben der Erdatmosphäre, die krystallinischen Bestrebungen der Erdmasse lebendig.“

Natürlich sah CARUS den Unterschied zwischen dem „Leben“ der Gestirne und Krystalle und dem der Organismen. Er vergleicht die beiden Zustände des Lebens, mit denjenigen, in denen er und seine Zeitgenossen sich die Wärme vorstellten als latente oder gebundene und manifeste oder freie. So ist also auch Leben im Sonnensystem, aber es ist „im latenten oder gebundenen Zustand“. CARUS suchte nun auch Fälle zu finden, bei denen eine Rückkehr vom manifesten zum latenten Leben eintritt und er nahm als willkommenes Beispiel die Bärtierchen, deren Verhalten durch die Schriften von LEEUWEN-

HOEK, SPALLANZANI und SCHULTZE bekannt waren. Eine genauere Beschreibung dessen, was unter latentem Leben zu verstehen ist, gab er nicht; sonst wäre er wohl zweifellos zu einer Unterscheidung verschiedener Arten des latenten Lebens gekommen und hätte wohl kaum die Art des Lebens der Kreise des Sonnensystems als der der scheinbaren Bärtierchen gleichartig betrachtet.

Auf die Welt der Organismen bezogen, steht der neue Begriff in ausschließendem Gegensatz zu „Leben“ und „Tod“. Denn dem Leben schlechthin ist Veränderlichkeit, Bewegung, Reizbarkeit eigentümlich. Das latente Leben ist aber gerade durch das Fehlen dieser Erscheinungen charakterisiert. Andererseits aber hat es die Fähigkeit in sich, unter bestimmten Umständen manifestes Leben zu werden, wodurch es sich wiederum vom Totsein unterscheidet. Trotzdem glaubte aber CARUS, daß es zwischen manifestem und latentem Leben Zwischenstufen gebe; z. B. nennt er als solche „den Winterschlaf der Säugetiere, Lurchen, Kerfen und Mollusken, den Sonnenschlaf einiger Schnecken. So blieb dem „latenten Leben“ eine beträchtliche Unklarheit, durch die die Gegnerschaft der Wiederbelebungslehre so OKEN, DUGÉS, DE BLAINVILLE, C. A. SCHULTZE und EHRENBERG gestärkt wurde. Der Hervorragendste unter ihnen, EHRENBERG, faßt das Leben als den „bestimmten Zustand organischer Körper“ auf und verwirft jede Zweiteilung des Lebensbegriffes. „Wo Leben still steht, neutral, gebunden, latent ist, da ist der Tod schon eingetreten. Die Eier der Insekten und alle Eier und Samen der Pflanzen haben kein latentes, sondern ein offenkundiges Leben. Das Leben in seiner geringsten manifesten Tätigkeit ist die Erhaltung einer Wechselverbindung entgegen den physikalischen und chemischen Gesetzen.“ Die Erhaltung dieser Wechselverbindung in einem Mindestmaß nimmt EHRENBERG auch für die Moosfauna an: „So erscheinen die Verhältnisse des nur scheinbaren Wiederauflebens der Rädertiere in ihrer Geschichte und ihrer Verbindung mit den übrigen Einrichtungen der Natur interessant genug, aber ohne Schroffheit“, d. h. als manifestes, aber unserer Beobachtung entzogenes Leben. EHRENBERG konnte um so leichter zu einer derartigen Auffassung kommen, als er an die Richtigkeit der Beobachtungen, die von monate- und jahrelangem Eintrocknen berichten, einfach nicht glaubte, denn es sei überhaupt ausgeschlossen, daß ein Tier so lange Zeit ohne Nahrung bleiben könne; da sich auch im Darm aller eben wiedererwachenden Tiere gelber oder grauer Inhalt findet, folgert er, daß die Eintrocknungsdauer gar

nicht lang war und außerdem nie so weit ging, daß die Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung unterbunden wurden, und so schreibt er: „der Erscheinung nach konnten sie (die 4 Jahre lang eingetrockneten Rädertierchen) langsam fortgefressen und langsam fort Eier gelegt haben, so daß die Urgroßmutter gesammelt, die Urenkel aber beobachtet wurden“.

Es ist merkwürdig, daß diese Auffassung bis in die neueste Zeit sich hat erhalten können. Noch 1896 hat sie ZACHARIAS vertreten, obwohl eigene Untersuchungen ihre Unhaltbarkeit jederzeit erweisen können.

EHRENBERG konnte die Richtigkeit seiner Ansicht freilich auch nicht durch Tatsachen beweisen, sondern kam zu ihr, wie einst LEEUWENHOEK, mehr durch Folgerungen aus theoretischen allgemeinen Betrachtungen. Gegenüber LEEUWENHOEK ist aber bemerkenswert, daß er die Schwierigkeit, manifestes Leben während langer Jahre ohne Nahrungsaufnahme anzunehmen, ganz erkennt.

DOYÈRE kam auf das in Frage stehende Problem durch seine anatomischen Tardigradenstudien (1842). Seine Versuche brachten ihn zu der Überzeugung, daß tatsächliche Eintrocknung stattfindet, daß also mindestens das Leben, wie wir es kennen und beobachten, nicht dabei bestehen kann. Zur Erklärung der Erscheinung knüpfte er an CARUS an und versuchte, dem „latenten Leben“ einen greifbaren Inhalt zu geben. Nachdem er über die Bedeutung der ausreichenden Körperfeuchtigkeit für den Organismus besonders den im Wasser lebenden gesprochen hat, führt er aus: „La présence de ce milieu (des im Körper befindlichen Wassers) est une condition essentielle de la vie, car la vie, ce sont les phénomènes „vitaux en exercice“. Le milieu dans lequel les phénomènes vitaux se passent une fois enlevés, nous ne pouvons affirmer rien de plus que la composition moléculaire des tissus, et leur arrangement organique: c'est l'organisme moins les phénomènes vitaux. C'est de la matière organisée, dans laquelle existe la vie in potentia mais dans laquelle personne ne prétendra que cette vie in potentia puisse se manifester actuellement par des phénomènes... Des animaux qu'il suffisait de mouiller pour les faire revivre possédaient incontestablement la vie in potentia mais la possédaient-ils in actu? et le passage de la puissance à l'acte n'avait-il pas lieu à un instant donné? Là seulement était la question et nous la regardons comme résolue.“

Der von CARUS eingeführte Begriff ist nunmehr auf das Gebiet

der Organismen beschränkt. DOYÈRE versuchte weiter, die Bedingungen sich vorzustellen, die das Eintreten des latenten Lebens ermöglichen. Er vermutet eine besondere Fähigkeit des Plasmas, seine molekulare Struktur ohne Veränderung seiner chemischen Zusammensetzung zu ändern und dadurch sich an Trockenheit anzupassen. Diese Fähigkeit sei dem Plasma ebenso eigentümlich wie seine Gerinnungsfähigkeit bei bestimmter Temperatur. Einen Einblick in diese feinsten Verlagerungen und damit eine Entscheidung der Frage wagte er freilich nicht zu erhoffen.

PREYER hat sich sehr viel mit dem Problem des Scheintodes beschäftigt, sowohl an Tardigraden als auch an eingefrorenen Fröschen. Seine Ansicht hat er in einem Vortrag „Über die allgemeinen Lebensbedingungen“ 1872 in folgender Weise zusammengefaßt: „Die mechanische Erklärung des Lebens wird offenbar erst dann bewiesen haben, daß sie auf dem richtigen Wege ist, wenn es gelingt, durch Entziehung der äußeren Bedingungen das Leben zum vollkommenen Stillstand zu bringen und nach langer Zeit durch Wiederherstellung jener Bedingungen sämtliche Lebensäußerungen wieder auftreten zu lassen. Wenn man imstande ist, einen durch und durch gefrorenen, einen völlig ausgetrockneten, gänzlich luftfreien Tier- oder Pflanzenleib im kalten, luftleeren Raume ohne Nahrung, ohne Wasser jahrelang aufzubewahren, so daß er an jedem beliebigen Tage nach Anfeuchtung an der Luft in der Wärme aufersteht und ohne den mindesten Nachteil für seine Gesundheit weiterlebt, wie wenn nichts geschehen wäre, dann wird die physiologische Mechanik nicht bloß in den Augen der Welt gerechtfertigt dastehen, nicht bloß ist dann bewiesen, daß der Organismus in Wahrheit eine Maschine, nur eine höchst komplizierte Maschine ist, sondern es wird dann zugleich dem Forscher im Laboratorium die ganze Methode der Untersuchung lebendigen Stoffes wesentlich vereinfacht. — Dieses Lebenlassen nach Belieben, dieses Aufziehen und Stillstellen der Lebensuhr ist nun in der Tat dem Willen des Menschen unterworfen. Die Natur selbst führt das Experiment im großen und im kleinen millionenfach aus an Pflanzen und Tieren an Keimen und Eiern ebenso wie an völlig ausgebildeten Wesen, wenn sie im Sommer den organischen Staub austrocknet und dann nach wochenlanger Dürre durch befruchtenden Regen wiederbelebt oder durch Luftströmungen in feuchte Regionen verpflanzt, wo er zu neuem Leben erwacht (p. 24, 25). p. 28 schreibt er nach Erwähnung der DOYÈRE'schen Untersuchung: „Wenn auch noch jetzt

Viele nicht an den vollkommenen Stillstand des Stoffwechsels im Stadium der Eintrocknung glauben mögen, so gibt es doch Tatsachen genug, welche keinen Zweifel mehr gestatten.“ p. 31: „Die Tatsache, daß bei Entziehung aller äußeren Lebensbedingungen, sowohl tierisches wie pflanzliches Leben völlig aufhörten und nach Zufuhr jener Bedingungen wieder aufs Neue beginnen kann, steht so unumstößlich fest, daß es mich nicht wundern würde, wenn man selbst vorweltlichen Pflanzensamen aus dem Magen eines der unversehrt in natürlichen Sarkophagen aus hunderttausendjährigem Sibirischem Eise erhaltenen Mammuths zum Keimen brächte. Denn in den mitgeteilten Beispielen, ebenso wie in sehr zahlreichen anderen, um eine Weitläufigkeit zu vermeiden, nicht ausdrücklich angeführten Fällen, ist jede Möglichkeit einer *vita minima* oder eines versteckten Lebens ausgeschlossen. Von den trockenen, im luftfreien Raum aufbewahrten, selbst ohne Nachteil der Kochhitze des Wassers anhaltend ausgesetzten Infusorien und Bärtierchen ganz abgesehen, welche die Nahrung völlig unverdaut im Magen behalten, kann kein Vernünftiger behaupten wollen, in den durch und durch festgefrorenen Fröschen und Fischen finde ein Stoffwechsel statt.“

PREYER'S Anschauung ist deutlich durch seine mechanische Auffassung vom Leben, die keinen Unterschied zwischen dem Verhalten der lebendigen Substanz und dem der anorganischen Gebilde anerkennt, bestimmt. Auf Grund seiner Voraussetzungen ist freilich der Zustand des latenten Lebens oder die Anabiose, wie er ihn nannte, nicht mehr problematisch. Vielmehr wunderbar wird, daß die Anabiose verhältnismäßig so selten auftritt, daß nicht alle Tiere, schon z. B. die wasserbewohnenden Tardigraden nicht ohne Schaden eintrocknen können, trotzdem die lebendige Substanz an sich angeblich dazu fähig ist. Außerdem ist auch nicht erwiesen, daß PREYER'S Voraussetzungen richtig sind, daß die Anabiose wirklich beliebig lange Zeit anhalten kann, daß überhaupt kein Stoffwechsel stattfindet.

Die nächste theoretisch interessante Arbeit ist von DAVIS über eine *Callidina*-Art, *Callidina vaga*, 1873 in London erschienen. DAVIS fand eine mäßige Widerstandsfähigkeit der eingetrockneten Tiere gegen hohe Temperatur und gegen Austrocknung durch die gebräuchlichen Trockenmittel. Er wies darauf hin, wie unvollkommen die Wasserentziehung durch unsere chemischen und physikalischen Hilfsmittel ist und zeigte experimentell, wie stark ein wasserhaltiger Körper (Weinbeere) durch eine Gelatineschicht vor Wasserverlust

bei einer möglichst weitgetriebenen Austrocknung geschützt ist. Er beobachtete ferner an den Rotatorien die Ausscheidung eines Schleimes, der wohl ebenso vollkommen wie Gelatine den Körper zu schützen vermöchte. So kommt DAVIS zu der Überzeugung, daß wenigstens bei den Rotatorien keine gänzliche Austrocknung stattfindet, daß das Leben bei ihnen also auch nicht latent werden könne, da solange die Tiere Wasser enthalten, auch ein Stoffwechsel stattfinden muß.

In den Jahren 1874/75 machte FROMENTEL Versuche über das Wiederaufleben an Rotiferen, Tardigraden und Nematoden und kam zu einem vollständig negativen Resultat. Es muß aber dabei bemerkt werden, daß seine Versuche ungenau waren. Die Temperatur des Küchenherdes, auf dem er das Moos trocknete, schätzte er z. B. nach dem Kochen der Milch ab! Trotz aller Erfahrungen LEEUWENHOEK'S, SPALLANZANI'S und auch DAVIS' leugnete er daraufhin die Fähigkeit der Tiere, auch nur für 5 Minuten austrocknen und wieder aufleben zu können.

CLAUDE BERNARD steht nach seinen im Jahr 1878 erschienenen „Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux“ auf der Seite von PREYER. Als Definition vom latenten Leben gibt er: „La vie latente, suivant nous, est offerte par les êtres dont l'organisme est tombé dans l'état d'indifférence chimique.“ Während des latenten Lebens sei die Beziehung des Tieres zur Umwelt aufgehoben. Das Tier sei isoliert und fühle auch nicht mehr, weil eben der Stoffwechsel bis in die Zellen hinein stillstehe. Im Gegensatz zu PREYER hält BERNARD es aber doch nicht für ausgeschlossen, daß eine *vita minima*, viel zu schwach, um von unseren Apparaten oder Sinnen nachgewiesen zu werden, bestehen bleiben könne. Ob dies der Fall oder ob latentes Leben wirklich vorhanden sei, könne aber nur dadurch bewiesen werden, daß jener Zustand unbegrenzt lange aufrecht erhalten bleiben könne. Da nun bekanntlich ein Weizenälchen 27 Jahre Trockenheit ertragen kann und gar nicht erwiesen ist, daß andere Nematoden, oder Rotatorien und Tardigraden nicht über ein Menschenalter ausdauern können; da ferner, falls sie vorher zugrunde gehen, nie ausgemacht ist, daß dies durch äußere Schädigungen eingetreten sei und da schließlich eine unbeschränkte Dauer des Stoffwechselstillstandes überhaupt an sich nicht nachgewiesen werden kann, hält BERNARD also eine Entscheidung der Frage überhaupt für unmöglich.

Eine interessante Ergänzung zu diesen Ausführungen lieferte KOCHS 1890. Ebenfalls von der chemischen Definition des latenten

Lebens und von der Überlegung ausgehend, daß durch Entziehen der Feuchtigkeit der Stoffwechsel dem Stillstand immer näher rücke, untersuchte er an Literaturangaben und eigenen Versuchen, ob „durch langsame Abkühlung auf 0° oder darunter ein wahrer Scheintod herbeigeführt werden könne. Denn, da alle Lebensprozesse in den Organen der Tiere und Pflanzen durch Abkühlung an Energie abnehmen“, kann ein Grenzfall angenommen werden, bei dem ein vollständiger Stillstand eintritt, ohne einen Wiederbeginn des Stoffwechsels bei Erhöhung der Temperatur auszuschließen. Bei den eigenen Versuchen fand aber KOCHS im Gegensatz zu PREYER, daß eingefrorene Tiere, bei denen die Lebensprozesse eingestellt waren, eben tot waren und bei ihnen somit keine Energie latent war. Dementsprechend faßte er seine Ansicht folgendermaßen zusammen: „Mit unseren heutigen Anschauungen vom Wesen der Materie erscheint es mir unvereinbar zu sein, daß ein Gemenge kompliziert zusammengesetzter Substanzen, welche sich wohl zumeist im labilen Gleichgewicht befinden, bei wechselnder Temperatur unverändert bliebe. Die chemische Zusammensetzung muß sich durch Umlagerungen allmählich soweit ändern, daß die Grundbedingung einer bestimmten chemischen Zusammensetzung, aus der das Leben entstehen kann, nicht mehr zutrifft. Eine unbegrenzte Aufbewahrung völlig scheinototer Objekte scheint mir demnach unmöglich.“

Neuartig ist ferner seine Definition des Lebens. „Den Beginn des Lebens bei lebensfähiger Materie müssen wir von dem Augenblick an datieren, wo die erste Kohlensäure frei wird, oder Sauerstoff aufgenommen wird, oder ein Teil des Objektes in andere Form abgeschieden wird, oder fremde Stoffe assimiliert werden. Meiner Ansicht nach kann man Eier und Sporen, solange sie ruhen — KOCHS konnte bei solchen Sporen trotz sorgfältigster Untersuchung keinen Sauerstoff und keine Kohlensäure nachweisen —, nicht für lebend erklären, sie sind vielmehr so organisiert, daß unter besonderen Verhältnissen — durch Wasser, Wärme, Licht, Luft — aus ihrer Organisation sich ein Leben mit Stoffwechsel entwickelt.“

Umgeht er auf solche Art auch den Ausdruck „latentes Leben“, so sind doch auch nach seiner Auffassung Eier und Sporen eigentlich latent lebendig; d. h. unter bestimmten Verhältnissen zeigt sich bei diesen Gebilden die Fähigkeit, ein manifestes Leben zu führen. Er macht demnach einen Unterschied zwischen den Anfangsstadien der individuellen Entwicklung und den ausgebildeten Organismen; daß deren Stoffwechsel vollkommen ohne Schädigung angehalten werden

könne, hält er für unmöglich. Dieser Unterschied ist wohl nicht ganz berechtigt; denn es ist nicht einzusehen, warum es einfacher sein soll, eine vollkommene Stoffwechselhemmung bei der Ei- und Sporenbildung anzunehmen, damit die Eier und Sporen als „nicht lebende“ Gebilde, in denen dann erst Leben entsteht, möglich sind. Auch ist es doch jedenfalls möglich, daß die sog. Ruheperiode vieler Eier nur äußerlich ist, daß im Ei selbst während dieser Zeit wichtige Umbildungen vorgehen. Für die Frage nach der Eintrocknungsfähigkeit der Tiere ist festzuhalten, das KOCHS' keinen Stoffwechselstillstand und somit auch keine vollkommene Trockenheit für möglich hält, denn bei solcher wäre Stoffwechsel sowie jede „Umlagerung der Materie“ unmöglich.

Auch KOCHS' Erklärung des Lebens ist eine rein mechanische. Aber im Gegensatz zu PREYER und BERNARD hält er das Leben für ein unvergleichlich kompliziertes chemisches System, das von jedem Wechsel der Umgebung z. B. Temperatur beeinflusst wird und durch solche Einflüsse allmählich so geändert wird, „daß — wenigstens soweit es sich um ausgebildete Tiere handelt — die Grundbedingung einer bestimmten chemischen Zusammensetzung, aus der das Leben entstehen kann, nicht mehr zutrifft.“ Darum lehnt er die Vorstellung eines latenten Lebens im Sinne PREYER's ab.

PFLÜGER (1889) schloß sich ganz PREYER's Auffassung an.

LANCE hat nur an Tardigraden Versuche über die Anabiose gemacht. Diese machten ihm wahrscheinlich, daß das Eintrocknen nicht den Übergang zu einem latenten Leben im Sinn DOYÈRES und PREYER's darstellt. Vielmehr gehe das Leben weiter, wenn auch modifiziert, vielleicht anaërob. Er bezeichnet den Trockenzustand als Anhydrobiose und als eine besondere Anpassung, die nicht nur bestimmte Spezies im Lauf der phylogenetischen Entwicklung, sondern auch jedes Individuum der Makrobioten im Lauf seines Lebens erwerben kann: „La réviviscence est donc le résultat d'une propriété acquise par le protoplasme des êtres qui sont soumis à de fréquentes dessiccations et qui lui permet de conserver toutes ses fonctions alors que le milieu subit de grandes modifications dans son état hygrométrique et calorique.“

Im Jahre 1909 veröffentlichte M. H. JACOBS eine Arbeit über den Trockenzustand der Rotiferen, speziell von *Philodina roseola*. Zwei Fragen suchte er zu beantworten: 1. ob eine wirkliche Austrocknung stattfindet, 2. wie sich während des Trockenzustandes die Lebensprozesse verhielten. Die erste Frage verneint er, weil wir

mit unseren Trockenmitteln eben nicht jede Spur von Feuchtigkeit entfernen können. Bezüglich der 2. schreibt er: „there appears to be a complete suspension of many of the normal vital processes. In a dried rotifer we have a cessation of the functions of many of the organs as such, while a certain amount of metabolic change in the tissues of the body as a whole still continues.“ Auch er lehnt also eine wirkliche Austrocknung und demnach ein latentes Leben ab.

Die letzte, aber leider nur fragmentarische Mitteilung über Versuche an anabiotischen Tardigraden betr. die Zeitdauer des Erwachens nach verschiedenen langen Trockenperioden u. ä. stammt von SCHULTZ u. SINGOL 1914. Zu einer Entscheidung darüber, ob latentes Leben vorhanden sei oder nicht, kommen die Verfasser nicht. Sie stellten sodann einige Versuche über das Aufwachen solcher Tiere an, denen während der Trockenperiode Sauerstoff entzogen war. Doch dies führt in ein Gebiet, das mit der Erklärung der Anabiose nichts zu tun hat, sondern einen Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Sauerstoffmangels darstellt.

R. HERTWIG schreibt in seinem Lehrbuch (1912) der Cuticula die Wirkung zu, die Verdunstung des zum Stoffwechsel nötigen Wassers zu hemmen und so die Eintrocknung der Tardigraden zu ermöglichen.

M. VERWORN (1915) dagegen führt folgendes aus. „Es handelt sich darum, ob diese Organismen (Tardigraden, Rotatorien) in ihrem eigentümlichen Zustand wirklich keinen Stoffwechsel besitzen, oder ob ihr Stoffwechsel nur auf ein so geringes Maß herabgesetzt ist, daß er für unsere unbewaffneten Sinne nicht in der Gestalt der Lebensäußerungen bemerkbar wird, d. h. ob der Lebensvorgang wirklich stillsteht, oder ob nur eine „vita minima“ vorliegt. Die Entscheidung dieser Frage ist nur mittels der feinsten und sorgfältigsten Untersuchungsmethoden möglich. Zwar hat stets die Mehrzahl der Forscher die Überzeugung gehabt, daß man es bei den eingetrockneten Organismen wirklich mit einem vollkommenen Stillstand des Lebens zu tun habe, aber es war doch immer noch der Einwand möglich, daß er bei der Kleinheit der meisten Objekte mit unseren gewöhnlichen Untersuchungsmethoden nicht nachgewiesen werden könne. Allein diesen Einwand dürften die von KOCHS angestellten Versuche beseitigt haben.“ Nach einer kurzen Darstellung dieser Versuche fährt er fort: „Nach den Ergebnissen dieser Versuche können wir keine Zweifel mehr hegen, daß in den eingetrockneten Organismen das Leben in der Tat vollkommen stillsteht.“

Die neueste Zusammenfassung über diesen Gegenstand gibt KORSCHULT (1917). Ohne daß er ausdrücklich auf die hier besprochene grundsätzliche Frage eingeht, geht aus der Anordnung des Stoffes aus seiner Darstellung hervor, daß er das Verhalten der Tiere der Moosfauna als eine außerordentlich weitgehende Anpassung an die Trockenheit ansieht, die aber grundsätzlich nicht anders als etwa der „ziemlich leblose Zustand“, in den Regenwürmer mit Beginn des Winter verfallen, oder der Puppenzustand der Insekten, zu beurteilen ist. Er spricht zwar auch von „latentem Leben“, meint jedoch nicht dasselbe, wie CARUS oder PREYER, sondern ein Zustand, „in welchem das Leben auf ein Minimum reduziert erscheint“; in dem „von irgend welchen Lebensäußerungen nicht das Geringste zu bemerken ist.“ In diesem Sinn wird jetzt meist der Ausdruck „latentes Leben“ verstanden.

So stehen sich die beiden Ansichten auch heute noch gegenüber, ohne daß die eine oder die andere wirklich aus dem Tatsachenmaterial lückenlos begründet werden könnte.

Die vorliegende Arbeit, die auf Anregung von Herrn Geheimrat KORSCHULT entstanden ist, soll zu einer solchen Begründung beitragen. An dieser Stelle möchte ich auch meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh. Prof. Dr. E. KORSCHULT, für das stete Interesse und die Freundschaft, mit der er diese Arbeit von Anfang an begleitete, herzlich danken.

A. Die Morphologie der Anabiose.

1. Der Vorgang des Eintrocknens.

Bringt man einen Makrobioten in einem Wassertropfen auf einen Objektträger, so kommt das Tier auf der glatten Glasplatte nur äußerst mühsam und nur mit vielen vergeblichen Beinbewegungen vorwärts. Ein Verdunsten des Wassers ist zunächst ohne Einfluß. Erst wenn das Wasser so stark verdunstet ist, daß die auf dem Objektträger stehende Wasserschicht nicht mehr so dick wie das Tier hoch ist, verlangsamt sich noch mehr dessen Bewegung. Häufig zieht es nun den Kopf ein, oder auch das Hinterende und läuft in engem Kreis. Nach kurzer Zeit aber werden die Extremitäten unbeweglich und ebenso liegt die Hinterhälfte des Körpers meist still. Der Kopf dagegen wird hastig ausgestreckt und wieder eingezogen; letzteres geschieht oft so heftig, daß das Saugrohr zwischen

das 1. und 2. Extremitätenpaar zu liegen kommt. Wenn der letzte Wasserrest verschwindet, hört aber auch diese Bewegung auf und zwar endet sie stets mit dem Einziehen.

Waren bisher, der Durchsichtigkeit des Tieres wegen, seine inneren Organe, Saugapparat, Magen, Ovar, Blutzellen deutlich und leicht zu erkennen, so ist dies jetzt unmöglich. Die Körperoberfläche glänzt jetzt sehr stark. Vom Saugapparat ist nur noch das Saugrohr sichtbar, weil es mit der Außenwelt kommuniziert und nach dem Eintrocknen mit Luft gefüllt ist. Häufig liegt es nicht mehr in der Längsachse des Körpers sondern wird durch das sehr starke Einziehen des Kopfes gegen den Magen geschoben und gezwungen sich schräg in den Körper zu legen, so daß der Ösophagus zwischen Saugapparat und Magen keinen Platz mehr hat und sich S-förmig krümmen muß. Diese Lagerung ist erst beim Wiederbefeuchten sichtbar. Nach der Eintrocknung ist nur der Magen als undeutlich begrenzter eigelber oder grüner Fleck zu erkennen.

Die Körperoberfläche selbst ist nicht mehr glatt, sondern vielfältig, unregelmäßig gefaltet. Häufig ist ein Längswulst vorhanden, der durch den darunter liegenden Darm hervorgerufen wird, aber auch er kann fehlen (Fig. A). Von der Gliederung des Tieres ist nichts zu sehen. Die Extremitäten erscheinen nur als spitzere Ausbuchtungen, die an ihren Enden Krallen tragen. Die Sehne, die zu den Krallen hinzieht, ist unsichtbar. Sehr deutlich sind die Poren, die über die ganze Hülle hin verstreut sind (Fig. Ap). Der Körper ist dorsi-ventral sehr stark zusammengedrückt, so daß seine

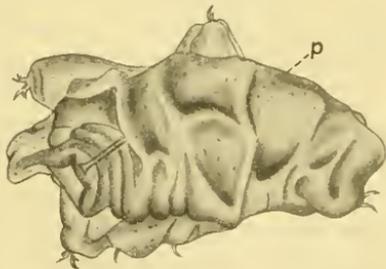


Fig. A. *Macrobiotus hufelandii*.
Auf Objektträger eingetrocknet.

Dicke nur einen geringen Bruchteil seiner Länge oder Breite ausmacht. Auf so eingetrocknete Tiere trifft vollkommen die Beschreibung und die Abbildung VERWORN'S in seiner Allg. Physiologie p. 155 zu: „Einige Zeit nachdem es eingetrocknet ist, kann man das Tier von einem Sandkörnchen kaum noch unterscheiden.“

In trockenem, tardigradenhaltigem Sand würde man meist vergeblich nach solchen bizarren Formen suchen. Hier findet man die eingetrockneten Tiere vielmehr stets rundlich, tönchchenförmig, und demnach muß diese Form als die normale angesehen werden. Um

die Entstehung dieser Form beobachten zu können, wurden die Tiere zunächst mit Sand auf einem Objektträger nach dem Beispiel der früheren Forscher SPALLANZANI, SCHULTZE, DOYÈRE, LANCE gebracht. Beim Verdunsten hält sich das Wasser am längsten rings um die einzelnen Sandpartikelchen. Da die Bärtierchen gar keine Neigung haben, ihr manifestes Leben aufzugeben, ziehen sie sich mit dem Wasser an die Sandkörnchen zurück, wie dies schon von HUDSON, DAVIS, JACOBS für die Rädertierchen beobachtet wurde, und trocknen schließlich, eng an die Sandkörnchen angeschmiegt, an. Die Eintrocknungsform ist kaum von derjenigen der auf einem Objektträger isolierten Tiere verschieden; d. h. sie ist vielleicht etwas kürzer, aber zeigt, wie diese, kreuz und quer verlaufende Falten (Fig. A). Die Abbildung die C. A. S. SCHULTZE in seiner Gratulationsschrift vom Jahre 1834 gibt, entspricht ganz einem auf diese Weise eingetrockneten Tier. Daß Sand dabei war, ergibt sich aus der Abbildung. Außerdem war SCHULTZE die Arbeit von SPALLANZANI, der dem Sand eine entscheidende Bedeutung für das Eintrocknen ohne Schädigung zuschrieb, bekannt.

Auf diese Weise ließ sich die normale Eintrocknungsform also nicht erreichen. Da nach eigenen Beobachtungen sowie nach denen früherer Beobachter die Geschwindigkeit des Eintrocknens für das Wiederaufleben, vermutlich also auch für das normale Eintrocknen von Einfluß ist, wurden nun die Tiere, wie es früher bereits JACOBS mit *Philodina* getan hatte, zum Eintrocknen auf Fließpapier gebracht. Man schneidet dafür ein etwa 5 mm² großes Stück aus, legt es auf einen Objektträger und bringt ein Tier darauf. Dieses ist freilich auf dem Papier unter dem Mikroskop nicht ganz leicht zu finden, weil es, ganz durchsichtig, sich kaum von der Unterlage abhebt; außerdem vermag es auf der rauhen Unterlage außerordentlich schnell und gewandt umherzulaufen; dagegen geht es nie vom Papier herunter, da es auf der glatten Glasplatte keinen Halt findet und so beim Herabkriechen mindestens mit den Afterfüßen an den Papierfasern hängen bleibt. Verdunstet das Wasser, so zieht es sich aber gern auf die Unterseite des Papiers zurück, wo es dann natürlich nicht mehr beobachtet werden kann. Man kann dann leicht das ganze Papier umdrehen. Sobald die Verdunstung so weit vorgeschritten ist, daß über dem Papierrand kein Wasser mehr steht, kann das Tier auch nicht mehr auf die Unterseite entwischen. Es zieht sich dann auf die Mitte des Papiers zurück, da hier das Wasser am langsamsten verdunstet. Nach einiger Zeit reflektiert

der Rücken des noch sehr lebhaft umherkriechenden Tieres das auffallende Licht; dies zeigt an, daß die Dicke der Wasserschicht bereits geringer ist als die Dicke des Tardigrads. Bald darauf vermag das Tier auch nicht mehr eine Richtung beizubehalten, ohne auf trockene Stellen zu stoßen. Daher wechselt es häufig die Richtung, geht wohl auch streckenweise rückwärts, um eine feuchtere Region zu finden. Der Körper wird nun kürzer, indem die die drei vorderen Beinpaare tragende Region zusammengezogen, dabei natürlich auch etwas breiter wird. Der Kopf und das Hinterende werden häufig eingezogen und wieder ausgestreckt. Schließlich kommt das Tier gar nicht mehr vorwärts. Es zieht das Hinterende im ganzen mehr an, während der Kopf noch immer abwechselnd eingezogen und gestreckt wird. Am lebhaftesten werden noch die Extremitäten bewegt, schließlich werden sie einge-

gezogen. Deutliche Querfalten ohne die gebrochenen Linien, wie Fig. A sie zeigt, laufen über den kurzen, tönchenförmigen Körper, der erst etwa $\frac{3}{4}$ Stunden nachdem das Tier auf eine Stelle gebannt wurde, regungslos wird. Kopf und Hinterende sind eingezogen. Von unregelmäßigen Falten oder Längsfalten ist nichts zu sehen. Die Bilaterie des Körpers bleibt

deutlich erhalten. Das Saugrohr verläuft median, dahinter, in der Mitte des Körpers ist ein gelber Fleck, der Magen. Der Ösophagus liegt demnach als enge Schlinge zwischen beiden. Zu beiden Seiten des Körpers sind im günstigsten Fall die dichten anliegenden Krallen zu sehen, meist sind sie aber ganz eingezogen. Am Vorderende sieht man dorsal manchmal die Augen. Der Körper ist nur wenig breiter als dick, dagegen stets etwas länger als breit. Er glänzt sehr stark und ist im ganzen hellbraun gefärbt (Fig. B).

Diese Form ist dieselbe, die man in trockenem Sand findet. Der Unterschied gegenüber der, die man durch Eintrocknen der isolierten Tiere auf Glas erhält, ist, wie aus dem Vorstehenden und den beiden Abbildungen hervorgeht, beträchtlich. Er spricht sich auch in den Länge- und Breitemaßen der eingetrockneten Körper aus.

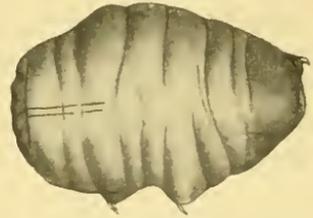


Fig. B. *Macrobotus hufelandii*. Auf Fließpapier eingetrocknet.

Auf dem Objektträger getrocknete Tiere		Auf Fließpapier getrocknete oder im Moos getrocknet gefundene Tiere	
Länge	Breite	Länge	Breite
0,168 mm	0,14 mm	0,14 mm	0,098 mm
0,14 "	0,098 "	0,098 "	0,056 "
0,252 "	0,126 "	0,168 "	0,098 "
0,21 "	0,098 "	0,036 "	0,084 "
0,196 "	0,168 "	0,168 "	0,098 "
0,21 "	0,14 "	0,036 "	0,098 "
0,196 "	0,112 "	0,112 "	0,098 "
0,21 "	0,098 "	0,126 "	0,084 "
		0,098 "	0,070 "

Das Alter der Tiere kann diese Größenunterschiede nicht verursacht haben. Denn es waren stets nur geschlechtsreife Tiere zu den Versuchen genommen; bei solchen aber schwankt die Größe im beweglichen Zustand der Tiere nur in engen Grenzen. Die Länge der untersuchten, beweglichen Tiere betrug ca. 0,3 mm, die Breite höchstens 0,098 mm. Überdies sind im folgenden noch die Maße von 2 Tieren mitgeteilt, zuerst, wie sie im Moos getrocknet gefunden wurden:

	Länge	Breite
1.	0,098 mm	0,07 mm
2.	0,07	0,042

dann, nachdem sie auf dem Objektträger isoliert eingetrocknet waren:

	Länge	Breite
1.	0,14 mm	0,098 mm
2.	0,112	0,07

(das 2. Tier war noch nicht erwachsen). Bei beiden zeigen die zweiten Maße eine Zunahme um 30—50%. Da alle Versuchsanordnungen, Temperaturfeuchtigkeitsgehalt der Luft usw. bei diesen Trockenversuchen die gleichen waren, muß die Art des Eintrocknens als Grund für die Maßunterschiede betrachtet werden, und zwar ist der Zusammenhang wohl folgender:

Trocknet man Tiere isoliert auf dem Objektträger, so verdunstet das Wasser zunächst unmerklich für das Tier, dann aber immer schneller, je kleiner der Tropfen wird. Man kann zuletzt leicht das sehr rasche Verschwinden des letzten Restes Wasser unter dem Mikroskop verfolgen; in dem Maß, in dem die Höhe des Wassertropfens sich vermindert, wird das Tier gegen die Unterlage ge-

preßt, denn die Verdunstung wirkt hauptsächlich von der Dorsal-seite des Tieres her. Daher wird das Tier lang und breit und sehr flach.

Von den Fließpapierfasern dagegen wird das Wasser stark festgehalten; je kleiner der Wasserrest durch Verdunstung wird um so schwerer läßt er sich vollends entziehen. Hier verlangsamt sich also das Verdunsten außerordentlich stark. Dazu kommt, daß die Fasern nicht allein eine Unterlage für das Tier bilden, über die dieses hinausragt, sondern sie liegen locker aufeinander und umgeben es von allen Seiten außer vom Rücken her, besonders da beim Eintrocknen das Tier auch immer mehr zwischen sie hineingezogen wird. So schreitet hier die Eintrocknung von allen Seiten, außer vielleicht von oben her gleichmäßig fort, wodurch eine Abflachung oder Abplattung des Tieres vermieden wird. Außerdem hat das Tier durch die langsame Austrocknung Zeit, sich in der richtigen Weise zusammenzuziehen. Die Papierfasern entsprechen in ihrer Wirkung dabei dem Geflecht der Moospflänzchen.

Hieraus geht hervor, daß unter normalen Umständen die Tardigraden nicht unregelmäßig eintrocknen, sondern wie die Rotatorien eine ganz bestimmte Form annehmen und zwar möglichst die einer Kugel. Auf diese Art wird die kleinste Oberfläche den Einwirkungen der Umgebung dargeboten. Die Tardigraden verkürzen sich dabei um 60/0, ohne wesentlich breiter zu werden.

JACOBS fand übrigens auch bei den eingetrockneten Rotatorien ähnliche Unterschiede, je nachdem, ob die Eintrocknung rasch oder langsam vor sich gegangen war. Im ersteren Fall war ebenfalls die Oberfläche von wirren Falten überzogen; im zweiten war sie glatt.

Es sei hier auch beiläufig erwähnt, daß nach meinen Beobachtungen auch die Nematoden nicht in beliebiger Stellung eintrocknen, sondern sich stets eng spiralig aufrollen und soweit ihr nicht kontraktile Körper es zuläßt, auf diese Art ebenfalls ihre Oberfläche verringern. — Die Bedeutung des langsamen Eintrocknens wird später in anderem Zusammenhang eingehend besprochen (S. 528).

SCHULTZ u. SINGOL sprechen stets von „encystierten“ Makrobioten und zwar gerade in bezug auf *Macrobiotus hufelandii*; sie verweisen dabei auf die Beschreibung, die MURRAY von encystierten Tieren 1908 gab. MURRAY spricht jedoch fast nur von Wasser-tardigraden, und erwähnt von den andern nur *Macrobiotus oberhäuseri*, dagegen *M. hufelandii* überhaupt nicht. Frühere Forscher bemerkten nichts von einer Encystierung vor dem Eintrocknen. Im

Gegenteil, gerade das Eintrocknen ohne jede schützende Hülle, wie sie doch eine Cyste darstellt, schien ihnen auf ein tatsächliches Austrocknen der Tiere, auf einen unvermittelten Lebensstillstand hinzuweisen. Auch bei meinen Beobachtungen, die sich über viele Hunderte von Tieren erstreckten, war von einer Cystenhülle nie etwas zu bemerken, so daß anzunehmen ist, daß SCHULTZ u. SINGOL wohl MURRAY mißverstanden haben, falls sie wirklich *M. hufelandii* vor sich hatten. SCHULTZ u. SINGOL ließen übrigens die isolierten Tiere in der Uhrschale oder auf dem Objektträger eintrocknen und erhielten dementsprechend die früher beschriebenen anormalen, flachen Formen; sie schreiben auch selbst (p. 547) von „dem platten und eingeschrumpften Zustand der Nematoden oder Tardigraden“. Dagegen sind Cysten im allgemeinen rund, kugelig oder ellipsoid, aber nicht platt. Die Art, wie der Körper beim Eintrocknen zusammengelegt wird, ist am besten nach dem Wiederaufeuchten zu erkennen, und soll daher im Zusammenhang hiermit beschrieben werden.

2. Der Vorgang des Wiederauflebens.

a) Die Körnchenzonen.

Nach dem Zusetzen eines Wassertropfens, hört augenblicklich das Glänzen des Tardigradenkörpers auf. Der Körper wird so durchsichtig, daß man den Saugapparat erkennen kann. Es tritt eine geringe Quellung des Körpers um etwa 6—8% ein. Sofort werden die schwachen, undeutlichen Falten ausgeglichen, die tieferen werden dadurch um so deutlicher. Es ergibt sich eine Rücken- und Bauchansicht, wie sie die Fig. C zeigt. Auf dem Rücken sind stets 9 Querfalten zu sehen, die den Körper in 10 Abschnitte teilen. Am Vorderende findet sich jederseits nahe der Mittellinie eine sehr kurze Längsfalte. Der 3.—7. Abschnitt ist gleichbreit. Vor dem 3. und nach dem 7. verschmälert sich der Körper. Vorder- und Hinterende sind aber doch noch breit abgerundet. Am 3., 5. und 7. Abschnitt sind auf der Ventralseite die 3 vorderen Extremitätenpaare. Also liegen in der Dorsalansicht beim eingetrockneten Tier vor dem 1. Extremitätenabschnitt 2, hinter dem 3. Extremitätenabschnitt 3 Abschnitte, zwischen dem 1. und 2., dem 2. und 3. Extremitätenabschnitt je 1 Abschnitt. Diese Abschnitte entsprechen den körnchenreichen Streifen, auf deren allgemeine Verbreitung bei *Macrobiotus hufelandii*

ich in meiner ersten Arbeit über Tardigraden aufmerksam gemacht habe. Beim normalen Eintrocknen zieht sich der Körper derart zusammen, daß die dorsalen Streifen dicht aneinander schließen (Fig. Ca).

Vor dem 1. Extremitätenabschnitt liegt also noch der Augenabschnitt und der Oralabschnitt; dieser ist gefaltet, so daß für die Dorsalansicht 2 kleine Längsfalten entstehen. Bei dem gestreckten Tier liegt dorsal hinter dem 3. Extremitätenpaar eine zusammenhängende Deckplatte (Fig. Da). Diese wird beim Eintrocknen (Fig. B) 2mal gefaltet und dadurch in 3 Abschnitte geteilt. Die Falten sind weniger tief als die übrigen und werden daher beim Wiederaufleben meist als erste und sehr rasch ausgeglichen.

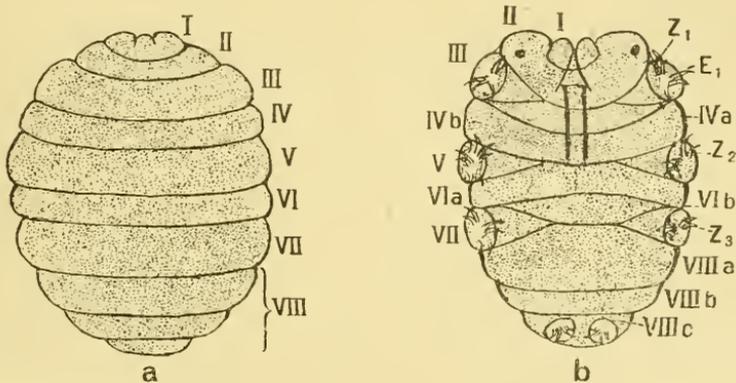


Fig. C.

Macrobotus hufelandii. Eintrocknet (schematisch). a Rückenseite. b Bauchseite.

Die Ventralseite eines eingetrockneten Tieres bietet ein wesentlich komplizierteres Bild (Fig. C b) als die Dorsalseite. Zu vorderst liegt ebenfalls der Oralabschnitt (*I*), der in der Medianachse weit caudal eingeschoben ist, so daß das Saugrohr sehr tief in den Körper, bis etwa zur Region des 2. Extremitätenpaares reicht. Der Oralabschnitt ist auf beiden Seiten vom Augenabschnitt (*II*), in dem die Augen sehr viel besser als von der Dorsalseite zu sehen sind, umgeben. Diese Lagerung, zusammen mit der Dorsalansicht, zeigt, daß der Oralabschnitt etwas ventral eingekrümmt ist. An den Augenabschnitt schließt sich jederseits außen die 1. Extremität an (*E*₁). Sie ist wie jede der 3 vorderen Paare senkrecht zur Längsachse gestellt und zwar so, daß die Krallen nach außen zu

liegen kommen. Das 4. Paar dagegen liegt in der Längsrichtung eingezogen entsprechend seiner anderen Haltung auch im beweglichen Zustand.

Jede Extremität ist dicht an den Körper angedrückt und nur als ovale Scheibe erkennbar. An diese schließt sich gegen die Mediane hin stets ein etwa dreieckiger Zwickel an (Z_{1-3}), der sich nicht bis in die Mitte erstreckt. Zwischen den Zwickeln des 1. Extremitätenpaares, diesem selbst und dem 2. Extremitätenpaar mit seinen Zwickeln liegen 2 Abschnitte: ein vorderer fünfeckiger und viereckiger. Hinter dem 2. Extremitätenpaar folgt erst ein vier-, dann ein fünfeckiger, an den sich dann das 3. Extremitätenpaar mit seinen Zwickeln anschließt. Darauf folgen 3, der dorsalen 3mal geteilten Deckplatte entsprechende, Abschnitte, deren erster etwa sechseckig ist. Der nächste ist viereckig und der darauf folgende letzte breit abgerundet. Auf ihm liegen die eingezogenen Extremitäten des 4. Paares. Die Verteilung der Felder kommt in ihren hier beschriebenen Hauptzügen stets vor. Sie hat ihre Ursache, auf der Dorsal- wie Ventralseite in dem Vorhandensein der durch Körnchenbesitz ausgezeichneten Zonen, die am gestreckten Tier deutlich sind (Fig. D). Die von Körnchen freien Teile werden beim Eintrocknen eingefaltet, so daß die Körnchenzonen aneinander schließen. Diese Bedeutung wird besonders an den Zwickeln und an der ringförmigen Körnchenzone an der Spitze jeder Extremität deutlich. Das 4. Extremitätenpaar wird beim Eintrocknen stark ventral eingekrümmt. Seine Dorsalseite kann dabei also nicht eingezogen werden; sie ist dementsprechend durch eine „Zone“ geschützt (Fig. Da). Seine Ventralseite dagegen kann eingezogen werden. Sie ist daher auch von Körnchenbesatz frei bis auf 2 kleine Platten an der Basis, die den Anschluß an die letzte breite Zone bilden (Fig. Db *). Durch diese offenbar sehr enge Beziehung zwischen Zonen- und Faltenverlauf ist man fast versucht, von jenem auf diesen zurückzuschließen, so, daß etwa einer Zweiteilung des Zwickels der 1. rechten Extremität (Fig. D b) auch eine zufällige, aber für dieses Individuum konstante Falte entspricht, trotzdem diese nicht ausdrücklich festgestellt wurde.

Es muß weiterhin angenommen werden, daß der Körnchenbelag in einem ursächlichen oder zweckmäßigen Zusammenhang mit dem Eintrocknen steht. Wie ich früher darstellte, liegen die Körnchen nicht in der Hülle oder der Cuticula, sondern in den Epidermiszellen. Es wäre möglich daß der Körnchenbelag in irgendeiner Weise die Zellen,

in denen er liegt, und damit den Körper überhaupt vor irgendwelchen schädlichen Einflüssen oder rein mechanisch zu schützen vermag, und daß darum die „Zonen“ beim Eintrocknen eng aneinander gelegt werden. Es wäre andererseits möglich, daß der Körnchenbelag das Ergebnis einer Einwirkung der feuchtigkeitsarmen Luft auf die in Trockenzustand befindlichen Zellen ist und die Faltung etwa

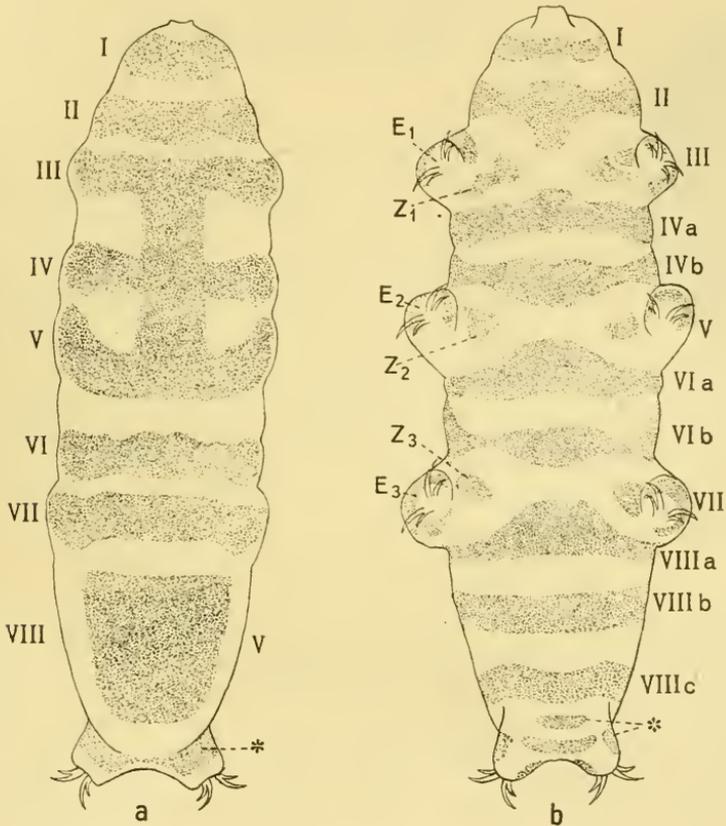


Fig. D.

Macrobiotus hufelandii. Ausgestreckt (schematisch). a Rückenseite. b Bauchseite.

durch die Muskelanordnung und nicht durch die Verteilung der „Zonen“ bestimmt wird. Eine Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten konnte leider nicht getroffen werden, da das Material an jungen Tieren, die vielleicht Aufschluß über die Bildung der Zonen hätten geben können, äußerst spärlich war.

Die Analogie der Körnchenzonen mit den Platten der Echinisciden.

auf die ich schon früher aus morphologischen Gründen hinwies, scheint mir durch die beschriebene biologische Beziehung noch enger geworden zu sein. Denn daß die Platten der Echinisciden das eingetrocknete Tier schützen sollen, indem sie sich aneinander legen, ist leicht durch Beobachtung festzustellen. Andererseits ist es noch weniger wahrscheinlich geworden, daß die Körnchenausscheidung, wie PLATE meint, von den Muskelansatzstellen derart abhängt, daß Zellen, in denen die Insertion liegt, wegen der starken Bewegung nicht imstande sind, Körnchen abzulagern.



Fig. E. *Macrobiotus hufelandii*. Kurz nach der 1. Bewegung.

Auffallend bleiben schließlich noch die medianen Brücken, die die dorsalen Körnchenzonen (Fig. D a) miteinander, häufig sogar fortlaufend, verbinden. Hier müssen also, wenn auch nur geringe Teile der Körnchenpartien mit eingefaltet werden. Allerdings ist das eingetrocknete Tier überhaupt ventral ein wenig eingekrümmt (siehe S. 519) und diese Krümmung wird beim Aufquellen zunächst noch stärker (Fig. E). Vielleicht wird die Krümmung durch die — vielleicht starreren und darum streckend wirkenden — medianen Brücken hervorgerufen.

b) Das Verhalten der Organe.

Die erste Veränderung am Körper des wiederauflebenden Tieres betrifft die Hülle. Sie hebt sich überall deutlich von der Cuticula und dem eigentlichen Körper ab. Vor allem ist dies an den Extremitäten deutlich, wo der zwischen Hülle und Körper entstehende Spalt bis zu 7—10 μ groß werden kann. Darauf wird in dem Zwischenraum, dem Körper dicht anliegend, auch die Cuticula durch ihre deutliche Kontur sichtbar; im weiteren Verlauf wird sie breiter, quillt auf. Dieses Quellen der Cuticula, sowie das vorherige Abheben der Hülle kann regelmäßig und gleichzeitig über den ganzen Körper erfolgen, weil das Wasser durch die unzähligen Poren in der Hülle (Fig. A) von allen Seiten her gleichmäßig unter die Hülle gelangen kann. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein eingetrocknetes Tier mit schwacher Neutralrotlösung anstatt mit reinem Wasser befeuchtet. Von allen Seiten her färbt die rote Farbe den Körper. Das Wasser ist also, um eindringen zu können, nicht auf Mund und After angewiesen, wie es nach der Darstellung

von JACOBS für *Philodina roseola* der Fall zu sein scheint; denn JACOBS fand ein Eindringen des Wassers durch die Cuticula nur in sehr geringem Maß.

Nach etwa 5—7 Minuten ¹⁾ wölben sich die Extremitäten langsam vor und heben sich dadurch deutlicher vom Körper ab, ohne jedoch alle Falten zu verlieren und ganz gestreckt zu werden. Die Krallen sind manchmal eingezogen, manchmal ausgestreckt. Am Körper verliert der hinter dem 3. Extremitätenpaar liegende Abschnitt seine Falten zuerst.

In dem Saugrohr befindet sich seit Beginn der Anfeuchtung eine Luftblase, die ihre Erklärung in dem als Capillare wirkenden Saugrohr findet. Die Luftblase reicht bis zum Schlundkopf, in den einzutreten die zusammengepreßte Muskulatur desselben verhindert. Die Luftblase erhält sich bis zum Beginn der Bewegungen, dann verschwindet sie sehr schnell. Da ein Entweichen in das umgebende Wasser nie beobachtet wurde, muß angenommen werden, daß sie aufgesogen wird. Der Schlundkopf ist durch seine Muskulatur auch gegen den Ösophagus hin fest verschlossen. Der Ösophagus ist nach 5—7 Minuten als schmale doppelte Zellenreihe erkennbar. Im Magen können Tröpfchen unterschieden werden, aber der Umriß des Magens kann noch nicht genau festgestellt werden. Liegt ein eiertragendes Weibchen vor, so sind die dotterreichen Eier und damit die Umrisse des Ovars gut zu sehen. Die männlichen Geschlechtsorgane sind nicht zu erkennen.

Die Blutzellen sind häufig schon früher als die übrigen Organe sichtbar. Sie liegen eng zusammengedrängt dicht unter der Epidermis, vor allem auf beiden Seiten, da die Mitte des Körpers durch den Darm und die Geschlechtsorgane ausgefüllt ist. Die Blutzellen sind, entsprechend ihrer dichten Lagerung gegeneinander polygonal abgeplattet. Sie sind mit dunklen Körnchen dicht gefüllt; vom Kern ist nichts zu sehen.

Für die Zeit, die vom Anfeuchten bis zur ersten Bewegung verstreicht, liegen verschiedene Angaben vor. PREYER gibt für 7 Tiere 5,5 Min., 7 Min., 7,5 Min., 5,5 Min., 8 Min., 9 Min. an, LANZE für 2 Tiere nach zweitägiger Trockenzeit 6 Min. und 7 Min. SCHULTZ u. SINGOL geben bis zu 10 Min. „bis zum Wiederaufleben“ an, aber möglicherweise meinen sie damit bis zur normalen Be-

1) Soweit im folgenden Zeitangaben gemacht sind, beziehen sie sich auf Tiere, die 24—72 Stunden vorher eingetrocknet worden waren.

weglichkeit. Ich selbst fand folgende Daten (in Minuten): 10, 10, 15, 12, 13, 16, 12, 20, 15, 20, 20, 7, 15, 17, 12, 17. Danach liegt der Durchschnitt bei ca. 13–14 Min., also etwas höher als SCHULTZ u. SINGOL angeben. Natürlich bleibt die Bestimmung der ersten Bewegung immer ungenau. Denn auf der dem Beobachter abgewendeten Seite kann vielleicht schon eine Bewegung stattfinden, ohne daß sie gesehen werden kann. Die bisherigen Forscher buchten als erste Bewegung die erste Extremitätenbewegung. LANCE bemerkt dies ausdrücklich, die übrigen bemerken nicht ausdrücklich das Gegenteil, also werden auch sie die augenfälligste Bewegung, die Extremitätenbewegung meinen. Aber außer dieser kann auch die Zahnbewegung, Rumpfbewegung und die Blutzellenbewegung unter dem Mikroskop beobachtet werden. Die ersten beiden dieser Bewegungen sind natürlich unmittelbar durch Muskeln hervorgerufen, die Blutzellenbewegung ist es dagegen nur mittelbar, indem die Körperflüssigkeit durch irgendeinen Muskel bewegt wird. Sie kann daher z. B. als die Wirkung irgendeines ventral liegenden oder aus anderem Grund nicht bemerkbaren Muskel betrachtet werden und für die Registrierung wichtig sein. Bei den gemachten Zeitangaben ist hier die erste Bewegung überhaupt, also auch etwa die der Blutzellen gemeint. Häufig regt sich von diesen eine Extremität, häufig aber auch erst einige Minuten später. Beträchtlich ist der Unterschied nie. Extremitätenbewegungen wurden als aktive Bewegungen nur dann anerkannt, wenn eine gegensätzliche Bewegung: Strecken und Einziehen oder umgekehrt stattfand; denn ein einfaches Strecken oder Einziehen kann auch nur die Folge der Quellung der Gewebe sein, ist also gar kein sicheres Lebenszeichen des Tieres.

Tritt die erste Bewegung ein, so lösen sich sofort oder bald darauf die dichtgedrängten Blutzellen voneinander, runden sich ab und werden nun sehr rasch in dem offenbar sehr dünnflüssigen Medium, in dem sie schwimmen, ziellos hin- und herbewegt. Dann krümmt sich unter trägen Extremitätenbewegungen das Tier etwa so ein, wie es Fig. E zeigt. Dabei ist der Oralabschnitt noch in den Augenabschnitt eingeschoben. Beim Fortbewegen ist häufig die eine oder andere Extremität noch nicht recht gebrauchsfähig und wird unbewegt mitgeschleift oder ist noch eingezogen. Um diese Zeit etwa, also wenige Minuten nach der ersten Bewegung tritt bei dem einen Tier mehr, beim anderen weniger deutlich eine Verfärbung des ganzen Körpers ein. Während er bisher glashell war, erhält er jetzt einen leicht bräunlichen Ton. Tiere aber, die nicht irgend-

welchen unnatürlichen Einflüssen, Chemikalien um höhere Austrocknung zu erzielen u. a., ausgesetzt waren, werden sehr rasch wieder hell, strecken sich und bewegen sich lebhafter. (Auf die Verfärbung wird später [S. 551] eingegangen werden.) Nach kurzer Zeit strecken sie den Oralabschnitt aus dem Augenabschnitt heraus, zunächst nur wie tastend, dann kräftiger und schließlich kriechen sie vollkommen ausgestreckt rasch davon. Die beobachteten Tiere hatten dann eine Länge von etwa 0,3 mm und eine Breite von höchstens 0,1 mm, waren also etwa 3mal länger und kaum schmaler geworden verglichen mit dem Trockenzustand, woraus nochmals die Stärke der Einschrumpfung und die Größe des Wasserverlustes beim Eintrocknen deutlich wird. Die volle Länge erreichten die Tiere nach meinen Beobachtungen nach etwa 33 Min. Für 15 Tiere waren es im einzelnen: 30, 35, 25, 45, 35, 22, 30, 30, 29, 37, 35, 45, 30, 30, 45 Min. Die Extreme von 45 bzw. 22 Min. kann ich aus den äußeren Umständen nicht erklären. Ihre Gründe müssen in der individuellen Beschaffenheit der betreffenden Tiere liegen. Es ist auch nicht etwa so, daß Tiere, die besonders lange bis zur ersten Bewegung brauchen, auch ein Höchstmaß von Zeit zur vollen Beweglichkeit verlangen, sondern es ist auffallend, wie manche zunächst träge sich entwickelnden Tiere sich gewissermaßen beeilen, um noch die „Normalzeit“ im ganzen zu erreichen. Hierfür gibt folgende Tabelle einen Beweis:

Tier No.	1	2	3	4	5	6	7	8	
Bis zur 1. Bewegung	12	20	15	15	20	7	5	17	Minuten
Von da bis zur vollen Beweglichkeit	18	15	10	20	15	15	25	10	„
Summa:	30	35	25	35	35	22	30	27	

Ein ganz bewegungsfähiges Tier ist, wie schon früher erwähnt, imstande, verhältnismäßig schnell auf dem Fließpapier vorwärts zu kommen. Es legt in 1 Sek. ca. 0,03 mm, in 10 Sek. also etwa seine eigene Körperlänge zurück.

Bisher liegt in der Literatur keine eingehende Beschreibung der Eintrocknung und des Wiederauflebens der Tardigraden vor. Eine Zusammenfassung gibt KORSCHULT auf Grund der Einzelangaben von M. SCHULTZE, GREEFF, RICHTERS u. E. SCHULTZ. Zum Vergleich kann aber wohl JACOB'S Arbeit über *Philodina* herangezogen werden. Danach verdoppelt die eingetrocknete *Philodina* in 1 Min. ihr Volumen und erreicht in 5 Min. ihre normale Größe. Erst hiernach tritt nach einiger Zeit die erste Bewegung auf. Zu allererst bewegt sich bei *Philodina* die Wimperflamme der Nephridien. Leider fehlt

ein entsprechendes, in steter unwillkürlicher Bewegung befindliches Organ der Tardigraden und damit eine Grundlage für die hier in Betracht kommenden exakten Zeitangaben.

B. Experimenteller Teil.

1. Das Wiederaufleben von Tieren, die auf dem Objektträger getrocknet worden waren.

Befeuchtet man ein Tier, das auf die (S. 512) beschriebene Art auf dem bloßen Objektträger eingetrocknet worden war, so verschwinden zu allererst sämtliche Längsfalten. Schon nach wenigen Minuten kann man häufig eine Veränderung in der Lage des Körpers oder auch einzelner Teile desselben beobachten, die aber nicht als aktive Bewegung aufgefaßt werden darf. Sie wird vielmehr durch das Loslösen des Tieres von der Unterlage, an der es beim Eintrocknen angeklebt war, hervorgerufen, ist also rein passiver Natur. Ebenfalls wird nach wenigen, 1—2 Minuten schon manchmal die eine oder andere Extremität rasch eingezogen, ohne aber wieder gestreckt zu werden, so daß auch diese Veränderung nicht als ein sicheres Lebenszeichen angesehen werden darf, die Kontraktion entsteht wohl durch Durchfeuchtung des entsprechenden Muskels, der durch die Verkürzung in seine dem Gesamtzustand des Tieres entsprechende normale Lage gebracht werden soll (vgl. auch S. 524). Der Körper quillt dann zunächst in dorsaler Richtung stark auf, und sehr rasch hebt sich die Hülle, zunächst an den Extremitäten, dann aber auch zwischen diesen, vom Körper ab und wölbt sich an diesen Stellen buckelartig vor. Diese Abhebung geht viel weiter als unter normalen Verhältnissen, bis zu ca. 0,025 mm, d. i. $\frac{1}{4}$ der normalen Körperbreite. Die Cuticula unter der Hülle ist deutlich zu unterscheiden. Der Körper ist meist schon sofort auf $\frac{6}{7}$ seiner normalen Länge gestreckt. Die Extremitäten können trotzdem noch halb eingezogen sein. Das Hinterende allein ist meist etwas ventral gekrümmt, der Oralabschnitt stets noch eingezogen. Im Saugrohr ist Luft. Der Schlundkopf ist gegen den Ösophagus hin geschlossen. Häufig ist einer der beiden Zähne oder beide gebrochen und der zugespitzte Vorderteil liegt quer neben dem Saugrohr, während der Basalteil durch sein Gelenk noch mit dem S-förmigen Zahnträger und dadurch mit dem Schlundkopf verbunden ist. Die Blutzellen sind in unregelmäßigen Klumpen, hauptsächlich über dem Ösophagus

sowie im Oralabschnitt zusammengeballt. Sie können ihre normale seitliche Lage nicht einnehmen, weil hier durch die starke dorso-ventrale Abplattung beim Eintrocknen kein Platz mehr ist, wogegen über dem Ösophagus Raum bleibt. Die Blutzellen sind stark polygonal abgeplattet.

Wann die erste Bewegung auftritt, ist sehr verschieden.¹⁾ Folgende Tabelle zeigt dies:

Tier No.	Dauer der Trockenzeit	I. Bewegung
1	48 Stunden	nach 45 Minuten
2	72 „	„ 15 „
3	72 „	„ 8 „
4	72 „	„ 2 „
5	72 „	„ 2 „
6	72 „	„ 20 „
7	24 „	„ 32 „
8	24 „	„ 5 „
9	24 „	nach mehr als 45 Minuten
10	24 „	nach 10 Minuten
11	24 „	„ 67 „

Meist ist dann der Schlundkopf gegen den Ösophagus hin geöffnet.

Den unregelmäßigen Zeitpunkten der ersten Bewegung entsprechen noch unregelmäßigere des Eintritts der vollen Beweglichkeit. Das geht aus folgender Tabelle hervor:

I. Bewegung	Eintritt der vollen Beweglichkeit
(nicht beobachtet)	nach 45 Minuten (seit der Befeuchtung)
nach 45 Minuten	nach weiteren 6 Stunden und 10 Minuten
(nicht beobachtet)	nach 6 Stunden (seit der Befeuchtung)
nach 15 Minuten	nach weiteren 72 Minuten
„ 67 „	„ „ 38 „
„ 8 „	„ „ 24 Stunden
„ 32 „	„ „ 75 Minuten
nach mindestens 45 Minuten	„ „ 60 „

Sowohl das Eintreten der ersten Bewegung, als auch das der vollen Beweglichkeit ist demnach auch unabhängig von den — hier allerdings kleinen — Unterschieden in der Dauer der Trockenzeit. Die erste Bewegung tritt teils sehr viel früher ein als nach normaler Eintrocknung. Übrigens passen in diesen Zusammenhang

1) Auch hier sind wieder nur Tiere berücksichtigt, die 24 bis höchstens 72 Stunden eingetrocknet waren.

sehr gut die bereits S. 523 mitgeteilten Zahlen, die PREYER für 7 auf dem Objektträger getrockneten Tiere gibt: 5,5 (Minuten), 7, 7,5, 7, 5,5, 8, 9. Ebenso können die kurzen Fristen, die LANCE bei 2 Tieren fand, 6 und 7 Minuten, wohl gelegentlich, wenn auch selten, bei normaler Eintrocknung vorkommen; sie stellen aber nicht den Durchschnitt dar. Auch sie passen besser in diesen Zusammenhang.

Die Wiederbelebung beansprucht aber nicht nur sehr verschieden lange Zeit, sondern sie kann auch ganz ausbleiben; teils treten zunächst Bewegungen ein, die allmählich wieder aufhören, teils geben die Tiere nach dem Befeuchten überhaupt kein Lebenszeichen von sich. Die Unregelmäßigkeiten erhöhen sich noch, wenn die Trockenzeit länger gedauert hat, was folgende Zusammenstellung veranschaulicht:

Datum		1. Bewegung	Spätere Bewegungen	Bemerkung
des Eintrocknens	des Anfeuchtens			
21./4. 1917	25./4. 1917	10 ³⁵	—	asphyktisch
23./11. 1917	29./11. 1917	8 ³³	10 ¹⁵	normal
23./11. 1917	1./12. 1917	8 ¹⁵	—	asphyktisch
1./12. 1917	6./12. 1917	8 ⁰⁷	—	tot
8./12. 1917	12./12. 1917	4 ¹⁵	13./12. 1917	normal
8./12. 1917	14./12. 1917	3 ²⁰	—	asphyktisch
8./12. 1917	10./1. 1918	nach 2 Minuten	—	"
8./12. 1917	11./1. 1918	2 ³⁰	—	tot
8./12. 1917	12./1. 1918	4 ⁰⁵	—	asphyktisch

Manchmal tritt also nach anfänglicher Beweglichkeit nicht Tod, sondern Asphyxie ein, die ich normalerweise nicht beobachten konnte, auch nicht nach monatelanger Trockenzeit.

Dieses abnorme Verhalten hat offensichtlich seine Ursache in der Art des Eintrocknens. Dabei können aber verschiedene Momente eine Rolle spielen:

1. Die Tatsache, daß auf dem Objektträger die Eintrocknung um so schneller verläuft, je weiter sie fortschreitet. Es wäre denkbar, daß hierunter die Organe und Gewebe leiden, weil sie sich wohl einer langsamen, nicht aber einer raschen Abnahme des Feuchtigkeitsgehalt ihrer Umgebung anpassen können. Irgendwelche Veränderungen in den Zellen so behandelter Tiere konnten nicht beobachtet werden; aber jene Schädigungen brauchen ja nicht unbedingt morphologisch zum Ausdruck zu kommen.

2. Die Tatsache, daß das Tier wegen der beschleunigten Verdunstung sich nicht zusammenziehen kann und dazu noch dorso-

ventral stark zusammengedrückt wird. Hierdurch könnten Muskelzerrungen verursacht werden. Ein Beispiel dafür gibt die gesamte Muskulatur. Als ihren Normalzustand während der Trockenheit haben wir vollkommene Kontraktion kennen gelernt. Auf dem Objektträger dagegen eingetrocknet, werden offensichtlich die großen Längsmuskeln, häufig auch die Muskulatur der einen oder anderen Extremität gestreckt gehalten. Außerdem ist es aber auch möglich, daß durch die dorso-ventrale rasche Abplattung des Körpers die beiden Ansatzstellen eines Muskels weiter auseinander gezogen werden, als es im beweglichen Zustand der Fall ist, besonders wenn etwa noch ein Organ dazwischen gepreßt wird; dann findet also eine Überstreckung statt. Vielleicht ist eine Reaktion hierauf die einfache Kontraktionsbewegung einer Extremität etwa, die so häufig gleich nach der Bewegung eintritt (vgl. S. 526). Eine weitere, mittelbare Folge der Zerrungen ist vielleicht auch das sehr verspätete Einsetzen der Bewegungen. Ein zugängliches Beispiel für die mechanisch schädliche Wirkung dieser Eintrocknungsart ist schließlich, daß so häufig der eine Zahn oder gar beide Zähne durchgebrochen werden (vgl. S. 526). Daß dieser Zustand anormal ist, geht daraus hervor, daß er bei normal getrockneten Tieren nie auftritt, sowie, daß er durch Ausstoßen des ganzen Kauapparates möglichst rasch nach dem Wiederaufleben beseitigt wird. Auf diese Art kann man also auch Simplexformen erhalten. 2—3 Tage nach dem Ausstoßen des Kauapparates ist derselbe wieder neu gebildet.

3. Die Tatsache, daß nach erfolgter rascher Eintrocknung die Körnchenzonen nicht aneinander schließen, also nicht, falls sie, wie es doch scheint, durch lückenlosen Zusammenschluß den Körper schützen sollen (vgl. S. 520—521), dieses tun können. Dadurch mögen die Organe den Einflüssen der Umgebung, vor allem Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft mehr ausgesetzt sein, als es normalerweise der Fall ist. Auch kann die Austrocknung überhaupt vielleicht eine viel stärkere sein, wenn zwischen den schützenden Körnchenzonen die ungeschützten Teile frei liegen. Entsprechend wird durch sie beim Befeuchten auch das Wasser schneller eindringen. Soweit solche Vorgänge nicht tödend wirken, könnten sie als Ursache des sehr raschen Aufquellens und der manchmal beobachteten sehr raschen Beweglichkeit der Tiere in Betracht gezogen werden.

Im Vorstehenden konnten nur Vermutungen geäußert werden; aber dem ganzen Sachverhalt nach kann darüber wohl nicht hinaus-

gegangen werden. Denn die genannten 3 verschiedenen Faktoren lassen sich nicht voneinander trennen, weil mit dem raschen Eintrocknen eben die bizarre Form und die gegenseitige Trennung der Körnchenzonen unweigerlich verbunden ist. In den beiden letztgenannten Erscheinungen wird gewissermaßen das Tempo des Eintrocknens sichtbar. Darum läßt sich die Bedeutung der 3 Faktoren im einzelnen und jedes für sich nicht feststellen. In der Natur ist der ganze Ursachenkomplex dadurch ausgeschieden, daß die Tiere durch ihren Aufenthalt zwischen den Moospflänzchen oder Sandkörnern einer beschleunigten oder einseitigen Austrocknung entgegen sind.

Es ist nun auch verständlich, wieso die Versuche, die EHRENBERG, FAGGIOLI, FRÉDÉRICQ, ZACHARIAS anstellten, zu Mißerfolgen und falschen Ergebnissen führen mußten, und welche Rolle der Sand in den Experimenten von SPALLANZANI, DOYÈRE und bei LANCE dazu noch das Glasplättchen, das er über die Tiere und den Sand legte, spielte.

Einige Erscheinungen nach anormalem Eintrocknen sind noch nicht besprochen: zunächst die Asphyxie; sie tritt so gelegentlich auf, daß eine Causalitätsbeziehung zu der Art des Eintrocknens nicht festgestellt werden konnte. Ferner ist merkwürdig, daß manchmal zunächst eine Bewegungsfähigkeit auftritt, dann aber Tod oder Asphyxie folgt (vgl. S. 528). Da dasselbe auch bei anderen Versuchsarrangements vorkommt, soll später darauf eingegangen werden. Schließlich ist noch auf das überaus starke Abheben der Hülle vom Körper hinzuweisen. Die Beobachtung ergibt den Eindruck, als seien die Epidermiszellen nicht imstande, dem unter den geschilderten Umständen sehr schnell unter die Hülle dringenden Wasser entsprechend sich vollzusaugen. Sie folgen darin erst allmählich und verringern dadurch wieder ihren Abstand von der Hülle.

2. Das wiederholte Eintrocknen.

SPALLANZANI beobachtete an Rotatorien und Nematoden, daß ein wiederholtes Eintrocknen sie schädigt, so daß Rotatorien nach 16maligem, Nematoden nach 9maligem Eintrocknen nicht mehr erwachen. Leider fehlt die Angabe, in welchen Zeitintervallen die Trockenheit mit der Feuchtigkeit gewechselt wurde. LANCE erst hat diesen Versuch an Bärtierchen wiederholt, leider nur die Ergebnisse über 3 Tiere mitgeteilt. Er fand, daß sie nach dem 9.—14. Mal der Eintrocknung nicht wieder aufleben können. Der Versuch er-

streckte sich über 2 Tage. Darauf hat JACOBS an *Philodina* denselben Versuch angestellt, wobei er alle 24 Stunden die Tiere anfeuchtete. Wie lange die Feuchtigkeitsperiode andauerte, teilt er leider nicht mit. Das Ergebnis seiner Versuche stellt folgende Tabelle dar.

Am 30. Dezember waren die Tiere und zwar 12 Gruppen zu je 11 Tieren getrocknet worden.

An den folgenden Tagen	erwachten	waren tot
31. Dezember	11	0
1. Januar	8	3
2. "	5	6
3. "	2	9
4. "	2	9
5. "	2	9
6. "	1	10
7. "	1	10
8. "	1	10
9. "	1	10
10. "	1	10
11. "	0	11

Danach hat die Hälfte jeder Gruppe, und damit auch der Gesamtsumme der Tiere, ein 3maliges Eintrocknen der Tiere nicht unbeschädigt ausgehalten und nur 1 Exemplar kam über 7 Eintrocknungen, brachte es allerdings auf 11.

Dieser Versuch wurde an einigen 20 Makrobioten wiederholt. Um jedes einzelne Tier genauer beobachten zu können, umfaßte eine Versuchsgruppe nie mehr als 4 Tiere. Diese 4 Tiere waren in bezug auf ihre Vergangenheit gleichwertig, d. h. sie stammten aus demselben Moosstückchen, waren also wohl gleichoft in der Natur in der letzten Zeit angefeuchtet und getrocknet worden; die Moosstückchen waren nie größer als 1,5 qcm, so daß dies wohl angenommen werden kann. Um die verschiedenen Gruppen aber auch unter sich möglichst gleichwertig zu machen, wurden sie immer solchem Moos entnommen, das 6 bis höchstens 12 Stunden vorher von draußen geholt worden war, so daß dem Versuchsbeginn nicht eine unkontrollierte längere Trockenzeit im Zimmer vorherging. Etwa alle 24 Stunden wurden die auf Fließpapier und auf dem Objektträger befindlichen Tiere angefeuchtet. Wenn sie die volle Beweglichkeit und normale Gestalt erreicht hatten, wurden sie in ihr eine Viertelstunde lang belassen. Dann wurde das Wasser ab-

gesaugt, so daß im Lauf der nächsten Stunde die Tiere wieder eingetrocknet waren. Die Viertelstunde beweglichen Lebens erscheint vielleicht zu kurz. Aber da es bis jetzt nicht möglich ist, die moosbewohnenden Tardigraden zu züchten, vor allem weil sie nicht Nahrung aufnehmen, war es nicht möglich, ihnen eine längere Zeit zu geben; denn während des manifesten Lebens ist der Stoffwechsel recht lebhaft, und es wäre dann möglich gewesen, daß die Tiere durch Hunger geschwächt, nach einigen Eintrocknungen zugrunde gegangen wären. Damit wäre der Versuch unverwertbar geworden. Leider geben SPALLANZANI, LANCE und JACOBS keine Angaben über den Ernährungszustand der Versuchstiere. Es wurden von mir vor allem solche Tiere beobachtet, die noch unverbrauchte Nahrung und daher einen grünen oder gelben Darm hatten.

Während der Versuchswochen betrug die Temperatur 15—17° C und die Luft hatte einen relativen Feuchtigkeitsgehalt von 35—45%. Es wurde darauf geachtet: 1. wie oft die Wiederbelebung erfolgte; 2. wie rasch nach der Befeuchtung die erste Bewegung und ferner die volle Bewegungsfähigkeit und normales Verhalten eintrat; 3. in welcher Weise sich die Trockenformen und 4. die beweglichen Tiere veränderten.

1. Die Anzahl der erfolgreichen Wiederbelebungsversuche. Von im ganzen 15 Tieren wachten nicht wieder auf

nach 1 Eintrocknung	0 Tier
2 Eintrocknungen	1
3	1
4	2
5	4
6	2
7	1
8	3
9	0
10	1

Freilich mußten zu dieser Versuchsreihe Tiere aus verschiedenen Moospolstern genommen werden ¹⁾, da es unmöglich war, 15 Individuen gleichzeitig eingehend zu beobachten. Schon 4 Tiere nebeneinander zu kontrollieren, war nicht leicht. Vielleicht würde sich die Tabelle

1) Zur Übersicht sei hier auf die Tabellen S. 534 verwiesen. Je aus demselben Moosstückchen stammen 1—4, 4—6, 7—11, 12—15.

etwas ändern, wenn die Tiere sämtlich aus demselben Moosstückchen stammten, also dieselbe Vorgeschichte hätten. Aber auch in der jetzigen Gestalt ist die Tabelle verwendbar. Sie ist der von JACOBS für *Philodina* gegebenen ähnlich. Von den Rädertierchen überlebte kaum die Hälfte ein 3maliges Eintrocknen; die Bärtierchen scheinen doch widerstandsfähiger zu sein. Denn nach der 5. Eintrocknung findet sich der größte Prozentsatz nicht wieder erwachter Tiere und zugleich damit ist mehr als die Hälfte der Tiere (8 von 15) tot. Als Durchschnitt kann also wohl ein 4—5maliges Wiederaufleben angenommen werden¹⁾, demgegenüber ein 2—3maliges bei den Rädertierchen steht. Die hohen Zahlen, die LANCE als Ergebnis seines Versuches anführt, haben ihre Erklärung wohl darin, daß die Tiere gar keine Zeit hatten, vor der erneuten Befeuchtung richtig zu trocknen, weil 9—14 Trockenperioden auf 48 Stunden zusammengedrängt wurden. Vielleicht ist ebenso SPALLANZANI'S Angabe, Rotatorien könnten 16mal wiedererwachen, auf eine ähnliche Versuchsdurchführung zurückzuführen; er gibt darüber nichts an. Davon, daß die Tiere während des Versuches Nahrung aufgenommen hätten, ist weder bei SPALLANZANI noch bei LANCE oder JACOBS die Rede. Insofern liegen wohl gleiche Bedingungen vor wie bei den von mir mitgeteilten Versuchen.

2. Die von der Anfeuchtung bis zur ersten Bewegung und bis zur vollkommenen Beweglichkeit verstreichende Zeit.

Im folgenden sind die Zeiten angegeben, die bei den beobachteten Tieren von der Anfeuchtung bis zur ersten unzweifelhaften Bewegung an den verschiedenen Tagen verstrichen.

1) Wie aus den Tabellen S. 534 ersichtlich ist, wurde bei 5 Tieren das Ende nicht abgewartet, um sie konservieren und schneiden zu können. Bei diesen sowie den 3 Verunglückten wäre ein Erwachen nach nochmaliger Befeuchtung möglich gewesen. Mehr als 1 weiteres Erwachen war nach dem ganzen Verhalten der Tiere — wie aus denselben Tabellen ersichtlich ist, nicht anzunehmen. Die Durchschnittszahl neigt daher eher zu 5 als zu 4, was ich auch durch zufällige, nicht gebuchte Beobachtungen bestätigen kann.

brauchte am	Tier No.														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. Tag	12	20	15	7	5	17	12	12	18	18	14	15	10	16	14
2. "	30	25	7	18	15	7	15	17	28	16	16	15	20	10	21
3. "	10	20	10	15	21	24	12	107	25	15	18	25	18	13	17
4. "	12	14	14	13	25	19	15			88	24	17	27	20	45
5. "	15	nicht beobachtet	10	75	63	47					14	29	40	18	40
6. "	18	7	28									51	57		
7. "	20	35	12									98	34		
8. "	32	83	24										180		
9. "			mehr als	75											
10. "			55												

Minuten

Von der Anfeuchtung bis zur vollen Beweglichkeit wurden folgende Zeiten (ebenfalls in Minuten) gebraucht:

brauchte am	Tier No.														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. Tag	30	35	25	22	30	30	29	37	35	30	45	30	32	24	33
2. "	45	45	20	33	55	31	35	119	87	85	33	45	36	31	60
3. "	40	25	22	45	65	44	85			mehr als 109	41	38	35	mehr als 80	mehr als 80
4. "	30	35	22	53	85	59				kons.	80	54	52	140	75
5. "	nicht be- obachtet	35	38	185	kons.	200					80	53	56	240	verun- glückt
6. "	33	30	48			verun- glückt						260	180		
7. "	153	148	92									kons.	150		
8. "	120	93	99												
9. "	kons.	kons.	220												

Minuten

Aus diesen beiden Tabellen ergibt sich, daß im Verlauf von mehreren Eintrocknungen immer mehr Zeit bis zur ersten Bewegung gebraucht wird. In vielen Fällen verstreichen bis dahin zuletzt einige Stunden. Dasselbe gilt für die Zeit vom Anfeuchten bis zum Eintritt der normalen Beweglichkeit, nur daß diese Zeitspanne früher und stärker anwächst als die erstere.

Allerdings kommen auch Änderungen im entgegengesetzten Sinn vor. Zum Teil mindestens ist aber dafür die schon besprochene Schwierigkeit, die erste Bewegung mit Sicherheit festzustellen, verantwortlich zu machen. Bei SPALLANZANI und bei JACOBS fehlen leider entsprechende Beobachtungen. LANCE teilt sie für seine 3 Versuchstiere mit. Sie brauchten bis zur ersten Bewegung

nach der 1. Eintrocknung	6 bzw.	7 bzw.	7 Min.
2.	6	6	6
3.	7	7	7
4.	7	7	8
5.	7	7	—
6.	6	8	—
7.	10	—	—
8.	17	—	—
9.	60	—	—
10.	—	70	—
11.	—	—	45

Um die normale Beweglichkeit wieder zu erlangen, brauchten 2 Tiere (von dem 3. liegen keine Angaben vor):

nach der 1. Eintrocknung	12 bzw.	44 Min.
2.	12	—
3.	12	—
4.	12	—
5.	12	—
6.	18	16
7.	—	20
8.	45	37
9.	—	54
10.	—	70
11.	—	78
12.	—	89
13.	—	105
14.	—	132

Diese Zeitangaben stimmen mit denen der beiden Tabellen recht gut überein. Selbst die kurzen Zeitspannen schließen sich an Ausnahmefälle, z. B. Tier No. 4 und 5 an.

Aus den Tabellen ist ferner zu ersehen, daß 4 Tiere, No. 3, 7, 8, 13 nicht während der Trockenzeit eingingen, sondern erst nachdem sie bereits Lebensäußerungen von sich gegeben hatten; das ist dieselbe Erscheinung, die bereits bei einem anderen Versuch (S. 530) erwähnt wurde.

3. Die Veränderungen der Trockenform. Bei den ersten Eintrocknungen ist die Trockenform normal. Frühestens bei der 4. Eintrocknung wird sie unregelmäßig, manchmal erst später bei der 5.—7. Die Unregelmäßigkeit der Form steigert sich im weiteren

Verlauf, von gelegentlichen Rückschlägen abgesehen. Die Extremitäten und das Hinterende werden dann nicht mehr eingezogen, die Kontraktion des ganzen Körpers in der Längsrichtung wird weniger intensiv. Das zeigt folgende Tabelle, auf der die Längen- und Breitenmaße von den Tieren No 12—15 nach jeder Eintrocknung eingetragen sind:

	No. 12		No. 13		No. 14		No. 15	
	Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm
1. Eintrocknen	0,126	0,084	0,154	0,098	0,126	0,098	0,14	0,084
2. "	0,14	0,098	0,14	0,084	0,14	0,098	0,126	0,084
3. "	0,154	0,084	0,14	0,098	0,14	0,098	0,126	0,07
4. "	0,14	0,084	0,126	0,084	0,168	0,112	0,14	0,098
5. "	0,224	0,084	0,154	0,098	0,154	0,098	0,168	0,098
6. "	0,154	0,112	0,168	0,098	0,252	0,098	0,182	0,112
7. "	0,168	0,112	0,224	0,084				
8. "	0,224	0,098						

Daraus ist ersichtlich, daß bei ungefähr gleichbleibender Breite die Länge — auch wieder von einzelnen Rückschlägen abgesehen — ständig zunimmt und zwar im Durchschnitt bis zu 60% ihres ursprünglichen Maßes. Dabei wird die Form im ganzen unregelmäßiger, eckiger, teils durch die nicht eingezogenen Extremitäten, teils durch vorspringende Querfalten (Fig. F). Längsfalten wie nach dem Eintrocknen auf dem Objektträger treten aber nicht auf. Natürlich können auch die Körnchenzonen nicht mehr aneinander schließen. Die Trockenformen sind noch gelblich gefärbt, sind aber jetzt ganz glanzlos und so durchscheinend, daß die Papierfasern unter ihnen gut gesehen werden können, was unter normalen Verhältnissen, oder bei den ersten Eintrocknungen unmöglich ist.

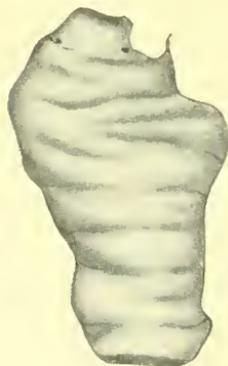


Fig. F. *Macrobiotus hufelandii*. Nach wiederholtem Eintrocknen und Befechten.

Tiere in gutem Ernährungszustand verbrauchen ihre Nahrung im Darm oder in dessen Zellen nicht während eines solchen Versuches. Aber auch Tiere mit von Anfang an leerem (so No 14) oder wenig gefülltem Darm (No 8, 10, 11, 12, 15) vermögen nach Ausweis der Tabellen nicht weniger Eintrocknungen zu übersehen; ein engerer Zusammenhang zwischen Vorrat an aufgenommener

Nahrung und Widerstandsfähigkeit war also nicht festzustellen. Eine merkbare Abnahme oder eine Verfärbung des Darminhalts fand nur während den Perioden des manifesten Lebens statt.

4. Die Veränderungen der beweglichen Tiere. Nach mehreren Eintrocknungen dauert es immer länger, bis der vorderste Körperabschnitt ganz hervorgestreckt ist; meist bleibt er nach den

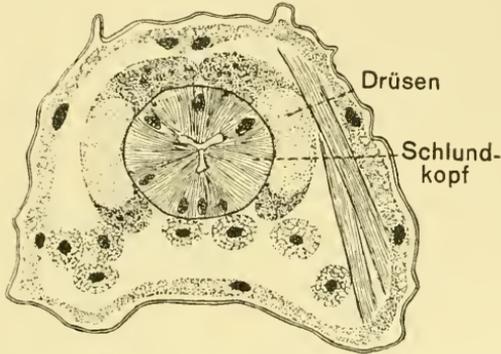


Fig. G a. Schnitt durch die Schlundregion eines normalen Tieres.

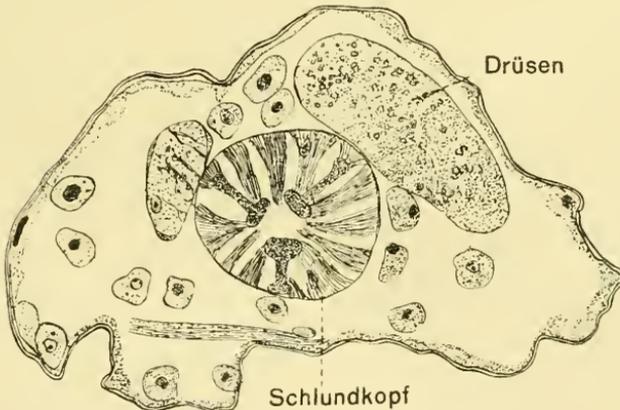


Fig. G b. Schnitt durch die Schlundregion eines wiederholt eingetrockneten Tieres.

letzten Eintrocknungen einer Versuchsreihe überhaupt in den Augenabschnitt eingestülpt. Der ganze Körper wird auch nicht mehr so straff gestreckt, sondern ventral gekrümmt. Die Afterextremitäten sind häufig unbeweglich geworden und werden beim Gehen nur noch nachgeschleift, wodurch der Gang unbeholfen und unsicher wird. Die vorderen Extremitäten werden häufig vergeblich ausgestreckt, ohne sich mittels der Krallen einzuhacken. Die Hülle sieht immer

mehr zerknittert aus und steht unregelmäßig vom Körper ab. Der Schlundkopf hat keine glatte, runde Form mehr, sondern ist an manchen Stellen geschrumpft. Der ganze Körper ist dunkler geworden, dabei kann man häufig noch besonders dunkle Partien unterscheiden, so daß das Tier gefleckt aussieht. In solchem Zustand sehen die Tiere toten ähnlich, nur daß bei diesen die Fleckung sehr viel stärker ist, wohl weil an den betreffenden Stellen die Körperflüssigkeit sich im Gerinnen geballt hat. Auch bei jenen wiederholt eingetrockneten Tieren darf im Anschluß hieran die Ursache der Fleckung vielleicht in einer Veränderung der Körperflüssigkeit gesucht werden.

Werden Tiere, die das beschriebene stark veränderte Aussehen haben, konserviert und in Schnitte zerlegt, so zeigt sich auch der histologische Befund stark vom normalen abweichend (Fig. G a u. b).

Die Epidermiszellen sind sehr flach geworden und haben keinerlei besondere Struktur mehr. Die Kerne sind flach gedrückt und unter der stark sich färbenden Cuticula nur schwer zu finden. Die schon normalerweise schwer sichtbaren Zellgrenzen sind ganz verwischt. Wenn der Versuch besonders lange fortgeführt worden war, zeigen auch die Darm- und Schlundmuskelzellen Veränderungen: sie verlieren ihren Zusammenhalt untereinander; es entstehen beträchtliche Spalträume zwischen ihnen. Die Blutzellen behalten ihre ursprüngliche Form; sie sind aber häufig gegen die Epidermis angedrückt. In den Speicheldrüsen ist der Sekretniederschlag unregelmäßig verteilt. Nerven- und Muskelzellen scheinen sich nicht zu verändern.

Die Tatsache, daß die erste Veränderung die Epidermis betrifft, weist ebenfalls darauf hin, daß die schädliche Einwirkung von außen her erfolgt und nicht etwa durch Hungereinwirkung zustande kommt. Die Zwischenräume zwischen den Darmzellen oder den Schlundmuskelzellen sind wohl durch die Austrocknung der Zellen entstanden. Somit treten also gleichsam die Degenerationserscheinungen, die durch Hunger an den Darmzellen hervorgerufen wurden (BERNINGER), bei den Tardigraden nach dem beschriebenen Versuch an den Epidermiszellen auf: Bei ihnen verquillt das Plasma zu einem verschwommenen unregelmäßigen Syncytium.

Wenn also demnach der Hunger als Todesursache nach wiederholtem Eintrocknen ausscheiden muß, so ist die Frage, aus welchem anderen Grund denn die Tiere die Fähigkeit wiederaufzuleben verlieren? Es könnte daran gedacht werden, daß die Tiere überhaupt

nicht länger als eine bestimmte Zeit eingetrocknet sein dürfen, daß diese Zeitspanne durch die Menge der aufgenommenen Nahrung oder von Reservestoffen bestimmt werde, und daß diese Zeit von der Summe der Trockenperioden während des Versuches erreicht bzw. überschritten worden sei, und daß infolgedessen die Tiere gestorben seien. Wenn dem auch so wäre, so könnte es bei der tatsächlichen Dauer der Versuche nicht in Betracht kommen, weil bekanntlich monatelange andauernde Trockenheit ohne Schädigung überstanden wird. Andererseits wäre denkbar, daß nicht die Trocken-, sondern die Feuchtigkeitsperioden den mooslebenden Tardigraden auf die Dauer schädlich sein könnten, weil die Tiere nicht unbegrenzt lange in Wasser am Leben gehalten werden können. Immerhin gelang mir dies bis zu 12 Tagen, so daß von einer schädigenden Wirkung der Feuchtigkeitsperioden während des Versuches wohl nicht die Rede sein kann. Die Schädigung muß vielmehr irgendwie in dem Wechsel von Trockenheit und Feuchtigkeit selbst seine Ursache haben. Nun zeigen die Versuche von LANCE und die von SPALLANZANI, JACOBS und die eigenen, daß die Länge oder Kürze der Trockenzeit bei solchen Versuchen nicht von erheblichem Einfluß auf die Widerstandsfähigkeit der Tiere sind; denn LANCE'S Versuche erstreckten sich über 2 Tage, während denen 9—14 Eintrocknungen vorgenommen wurden, während die eigenen mit ca. 10 Eintrocknungen 10 Tage dauerten. Es muß ferner angenommen werden, daß in der Natur häufig nur alle Tage einmal, etwa während des Taufalles, oder am selben Tag mehrmals, so an gewitterigen Sommertagen, eine kurze Feuchtigkeitsperiode eintritt. Es muß auch angenommen werden, daß die Tardigraden solche Witterungsverhältnisse, selbst wenn sie an vielen Tagen regelmäßig sich wiederholen, gut überstehen.¹⁾ Tiere, die nach einzelnen solchen Tagen gefangen und untersucht wurden, waren ganz normal. Kommt also in der Natur der im Experiment hergestellte Wechsel von Trockenzeit und Feuchtigkeit vor, so besteht für die freilebenden Tiere und die Versuchstiere nur noch der Unterschied, daß jene vermutlich während der Feuchtigkeitsperiode Nahrung aufnehmen, was diese nicht tun. Suchen wir also nach einem Faktor, der die Veränderungen an den Versuchstieren hervorrufen könnte, so kann es nur der Mangel an frischer Nahrung sein. Nochmals muß nun aber daran erinnert

1) Der kühle diesjährige Sommer vereitelte leider den Plan, in der Natur derartige Beobachtungen zu machen.

werden, daß der Hunger nicht die Ursache sein kann (S. 536). Ursache kann also nicht die fehlende Nahrung überhaupt sein, sonst wäre die im Darm befindliche Nahrung wohl während des Versuches verbraucht worden; sondern es wird sich eher um irgendein Stoffwechselprodukt — im weitesten Sinn — handeln; soweit an seiner Bildung die im Darm befindliche Nahrung teilhat, ist diese rasch erschöpft. Da keine neue Nahrung zugeführt wird, kann jenes Produkt nicht mehr neu gebildet werden; das Tier geht aus Mangel an ihm, aus Hunger nach ihm zugrunde. Da dieses Stoffwechselprodukt fehlt, ist das Tier auf die Dauer nicht imstande die Trockenzeit und den Wechsel von Trockenheit und Feuchtigkeit unbeschädigt zu überstehen. Welcher Art das Stoffwechselprodukt ist, läßt sich mittelbar aus den Folgen des Versuches näher bestimmen; diese seien daher nochmals zusammengestellt:

1. Steigende Unfähigkeit des Tieres sich zu kontrahieren und
2. Verminderung der Lichtreflexion auf der Oberfläche; steigende Durchsichtigkeit.
3. Nach Befeuchtung unregelmäßiges Aufquellen der Hülle.
4. Am Ende des Versuches Faltung des Schlundkopfes; eckig werden der Blutzellen; Abflachung der Epidermis. Zuletzt Auflösung des epithelialen Verbandes der Darmzellen.

Die unter 4. angeführten Momente weisen deutlich auf Austrocknung hin. Sie sind aber das Endergebnis. Eingeleitet werden die Veränderungen durch 1. und 2. Die Verminderung der Lichtreflexion auf der Oberfläche und die steigende Durchsichtigkeit des Körpers im Zusammenhang hiermit beweist, daß die Oberfläche sich verändert hat. Nach allem zuvor Gesagten liegt nun der Schluß sehr nahe, daß normalerweise der Körper im Trockenzustand von einem Sekret überzogen ist das im Verlauf des Versuches verschwindet; daß dieses Sekret den Körper vor Austrocknung schützt wie Gallerte; daß mit seinem Fehlen zunächst die steigende Unfähigkeit des Tieres sich zu kontrahieren zusammenhängt, indem die dicht unter der Epidermis verlaufenden Muskeln zu allererst teilweise von der Trockenheit angegriffen werden; im weiteren Verlauf werden die inneren Organe in Mitleidenschaft gezogen. Da die Eintrocknung unregelmäßig wird, umschließt die Hülle die Trockenform nicht mehr regelmäßig, und wird beim Anfeuchten unregelmäßig abgehoben. Dadurch, daß die Körnchenzonen nicht mehr aneinander schließen, wird die Austrocknung noch beschleunigt. Daß normalerweise der Körper des getrockneten Tieres von einem Sekret überzogen

ist, kann man auch gelegentlich daran sehen, daß von Tieren, die auf Objektträgern getrocknet sind, Fäden auf dem Glas verlaufen, die wie eingetrocknete Gallerte aussehen. Solche Fäden hatte auch schon DAVIS bei *Callidina*-Arten gesehen, und sie ebenfalls als ein Teil eines Sekretes betrachtet, das den ganzen Körper überzieht. Dagegen glaubte JACOBS, daß die Sekretfäden lediglich aus der Fußdrüse der Rotatoren stammten und Teile des Schleimes seien, mit dem die Tiere sich festhaften können. Dieses Sekret bei den Tardigraden bedeckt aber nicht nur die Hülle, sondern muß sich, der Anatomie des Tieres zufolge, auch zwischen Hülle und Cuticula finden. Leider konnte es nicht färberisch nachgewiesen werden. Sehr große Drüsen, „Speicheldrüsen“, liegen links und rechts vom Saugrohr. Es ist aber schwer vorstellbar, daß in ihnen jenes Sekret gebildet wird, und daß es sich von ihren sehr kleinen, am Anfang des Saugrohres gelegenen Mündungen, über den ganzen Körper verbreitet. Wahrscheinlicher ist, daß die Epidermalzellen das Sekret produzieren. Ihre starke sekretorische Tätigkeit kommt ja schon in der Produktion von Hülle und Cuticula zum Ausdruck. Dann kann die Cuticula freilich keine dichte Membran sein, sondern sie muß, was ja aber schon aus der Struktur der Hülle wahrscheinlich ist, wie diese Poren besitzen, durch die das Sekret austreten kann.

Die hier gegebene Erklärung der Veränderungen der Trockenformen, sowie der beweglichen Tiere nach wiederholter Eintrocknung ist nichts weniger als lückenlos. Vielfach müssen Deutungen und mittelbare Rückschlüsse zu Hilfe genommen werden; das hat aber seine Ursache in der Kleinheit des Objektes und ich fand keinen Weg, die daraus entstehenden Schwierigkeiten zu überwinden.

3. Der Wassergehalt der eingetrockneten Tiere.

DAVIS wandte sich mit Nachdruck gegen die Ansicht, daß es sich bei der Anabiose überhaupt um wirkliche Austrocknung handle, weil er glaubte, das Vorhandensein von Wasser in getrockneten Callidinen direkt nachweisen zu können. Zu dem Zweck legte er Exemplare, die zuvor 3 Tage im Exsikkator gewesen waren, auf einen Objektträger, bedeckte sie mit einem Deckglas und übte nun einen Druck auf dieses aus: „with increasing pressure the though yielding balls at last burst, and after a few minutes and repeated squeezings emitted two distinct fluids, one watery, which diffused through the broken mass and another oily — a yellow — pink fluid run under the cover. In another case oil was applied to the

edge of the cover, run in and the yellow fluid was at once dissolved.“
Somit sei tatsächlich in den getrockneten Körpern Wasser vorhanden.

Hiergegen wendet sich JACOBS. Er beruft sich darauf, daß bereits eingetrocknete Tiere noch lange Zeit an Volumen verlieren, daß also keine die Verdunstung des Wassers im Körper hindernde Cuticula da sei. Er will dies ferner dadurch bewiesen haben, daß zuvor mit Neutralrot gefärbte Tiere, die danach eingetrocknet wurden, während der Trockenzeit durch Ammoniakdämpfe gelb gefärbt werden. Wenn die Cuticula einen dichten Abschluß darstellte, könnten doch nicht durch sie hindurch die Ammoniakdämpfe wirksam werden. Da diese Dämpfe aber feucht waren, die Cuticula also auch durchfeuchtet wurde, ist die Folgerung nicht einwandfrei und nicht gültig für das Verhalten der Cuticula bei wirklicher Trockenheit.

Ferner bemerkten bereits SPALLANZANI u. DOYÈRE, daß schon lufttrockene Tiere spröde sind und bei Berührung mit einer Nadel in Stücke brechen. JACOBS bestätigt diese Beobachtung für frisch aus dem Exsikkator genommene Tiere und gebraucht sie als Beleg dafür, daß es sich um wirkliche Eintrocknung des Tierkörpers handelt. Dies sucht er ferner durch folgenden Versuch zu beweisen: Er färbte eine Anzahl von *Philodina vital* mit Neutralrot und brachte sie über Nacht in den Exsikkator. Ein Teil wurde am nächsten Morgen befeuchtet und erwachte normal; ein Teil wurde trockenen Ammoniakdämpfen ausgesetzt; ein 3. Teil wurde für 5 Minuten in feuchte Atmosphäre gebracht und dann ebenfalls den trockenen Ammoniakdämpfen ausgesetzt. Der 2. Teil behielt seine rote Färbung, darunter auch solche Tiere, die offensichtlich verletzt waren. Der 3. Teil wurde gelb. Daraus schließt JACOBS: That the effect in the latter case was not due to the inability of the ammonia to penetrate the cuticle was shown by the fact that a number of the rotifers which had been purposely crushed also retained their color. The failure of the characteristic reaction between ammonia and neutral red in the case of rotifers dried in a desiccator must be considered to indicate that they retain very little water.

Diese Schlußfolgerung ist aber nicht ganz stichhaltig, denn das Ergebnis, das sich bei dem 2. Teil einstellte, kann auch folgendermaßen erklärt werden: Unverletzte und verletzte Tiere wurden getrocknet; die verletzten trockneten wirklich aus und behielten darum in trockenen Ammoniakdämpfen ihre rote Farbe. Die unverletzten waren durch die in Trockenheit absolut undurchlässige Cuticula

vor der Einwirkung der Dämpfe überhaupt geschützt. Daraus wäre nur das zu schließen, daß die Cuticula in trockener Atmosphäre undurchlässig, daß sie aber stark hygroskopisch ist und nach Aufnahme von Wasser natürlich auch alle wasserlöslichen Gase durchläßt. Dafür spricht der 1. Versuch von JACOBS und der 3. Teil des 2. Versuches.

Um die hier behandelte Frage zu klären, wurde nach DAVIS' Beispiel an Tardigraden folgender sehr einfacher Versuch gemacht. Ein *Macrobiotus hufelandii* wurde in Moos getrocknet, dann isoliert auf einen Objektträger unter ein Deckglas gebracht und durch Druck auf das Deckglas zerquetscht. Unter dem Mikroskop waren hierauf zahlreiche Flüssigkeitstropfen in der Umgebung des Tieres und zwischen dem Körper einer- und dem Objektträger bzw. Deckglas andererseits deutlich zu erkennen. Die Tröpfchen, die in der Umgebung des Körpers liegen, sind häufig in Reihenform angeordnet, wobei die kleinsten Tröpfchen am entferntesten liegen. Diese Spritzer erweisen, daß die Flüssigkeit einen Widerstand zu überwinden gehabt hatte, d. h. sie befand sich im Körper und wurde durch die geplatze Cuticula und Hülle hindurch gepreßt. Denn wenn die Tröpfchen etwa nur einem Flüssigkeitsmantel, der die möglicherweise hygroskopische Hülle umgäbe, angehörten, so wäre nicht einzusehen, wodurch die Tröpfchen weggeschleudert wären.

Dieser Versuch wurde mit stets demselben Ergebnis an Tieren vorgenommen, die 8 Tage, 1 Monat und 8 Monate bei einer durchschnittlichen Temperatur von 15° C und 45 % relativem Feuchtigkeitsgehalt der Luft trocken in Moos gelegen hatten. Dagegen konnte bei Tieren, die unter sonst denselben Verhältnissen, aber nicht in Moos, sondern isoliert auf dem Objektträger eingetrocknet 6 Monate aufgehoben worden waren, keinerlei Flüssigkeit bemerkt werden. Es wäre nun möglich, daß es sich nicht um Wasser-, sondern um Öl- oder Fettröpfchen handelt. Jedoch mischen sich diese Tröpfchen nicht mit zugesetztem Olivenöl, ganz glatt dagegen mit Wasser. Aber trotzdem ist es wahrscheinlich, daß sie nicht nur aus Wasser bestehen, sondern daß sich ihnen kleinste Zellenteile und -einschlüsse, also auch Fette bei dem Durchdringen durch die Gewebe beimengen.

Diese Beobachtung an Tardigraden stimmt also genau mit den Angaben DAVIS' über *Philodina* überein und zeigt, wie mir scheint, einwandfrei, daß normal eingetrocknete Tardigraden in der Tat Wasser enthalten, während auf dem Objektträger getrocknete nach längerer Zeit jedenfalls wasserfrei, ausgetrocknet sind.

4. Die Wirkung der Länge der Trockenperiode.

Es lag von vornherein nahe, als einen der wesentlichen Faktoren für die Fähigkeit des Wiederauflebens, die Länge der Trockenperiode, der die Tiere ausgesetzt worden waren, zu betrachten, wenn man der Ansicht war, daß überhaupt kein Stoffwechselstillstand bei der Eintrocknung eintrat. Denn dann mußten sich die aufgespeicherten Reservestoffe einmal erschöpfen. Für die Richtigkeit dieser Beurteilung spricht auch der augenfällige Umstand, daß sehr lange Trockenzeiten mindestens nicht von allen Tieren ertragen werden. Von denjenigen aber, die wie VERWORN in der Eintrocknung eine vollkommene Lebensunterbrechung sehen, wurde dagegen geltend gemacht, daß bei längerer Trockenzeit auch andere, äußere Schädigungsmöglichkeiten wüchsen; daß der Tod durch diese, etwa Verletzungen, Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes der umgebenden Luft oder Schädigung durch Bakterien hervorgerufen werde, nicht aber durch die Länge der Trockenzeit selbst. Welches die Todesursache in jedem einzelnen Fall ist, ist aber unmittelbar nicht festzustellen.

Bereits DAVIS, JACOBS und SCHULTZ, in gewissem Sinne auch LANCE stellten nun Versuche darüber an, welchen Einfluß die Länge der Trockenzeit auf die Geschwindigkeit des Wiedererwachens habe und ob eine Maximaldauer existiere, bei deren Überschreiten die Tiere überhaupt nicht mehr erwachen können.

DAVIS gelang es nicht, Rotatorien, die er länger als ein Jahr unter natürlichen Bedingungen trocken hielt, wieder zu beleben. Danach liegt die oberste Grenze bei weniger als 1 Jahr.

LANCE'S Angaben beziehen sich auf Tiere, die im Exsikkator aufbewahrt waren. Darum können sie hier nicht zum Vergleich herangezogen werden.

JACOBS stellt seine Ergebnisse bei *Philodina* in folgender Tabelle zusammen:

Zeit	Anzahl der Tiere	1. Bewegung	% der Wiederlebenden
5 Minuten	40	11 Minuten	98
1 Stunde	27	14 "	89
24 Stunden	32	22 "	84
2 Tage	25	35 "	60
4 "	33	68 "	54

In überraschend kurzer Zeit verlängert sich also die Zeitspanne, die zur Wiedererlangung der Beweglichkeit gebraucht wird, um das 6fache und zugleich vermindert sich die Zahl der Tiere, die überhaupt erwachen um mehr als 40 %.

SCHULTZ u. SINGOL dagegen rechnen mit unverhältnismäßig längeren Zeiträumen, nach denen JACOBS zufolge nur ganz wenige Tiere und diese erst sehr langsam erwachen könnten. SCHULTZ schreibt: das Wiederaufleben dauert nach 3 Monaten 10 Minuten, nach 8 1/2 Monaten leben die Tardigraden und Rotatorien in 40—42 Minuten. Nach 1 Jahr dauerte das Wiederaufleben 1 1/2 Stunden.“ Bei SCHULTZ erwachen die Rädertiere nach ca. 1 Jahr ebenso schnell wie bei JACOBS nach 4 Tagen.

Diese widerspruchsvollen Angaben lassen sich wohl nur dann in Übereinstimmung bringen, wenn bei den verschiedenen Versuchen verschieden verfahren worden ist. Nach eigenen Beobachtungen möchte ich glauben, daß JACOBS und vielleicht auch DAVIS die Tiere zu rasch eintrocknen ließen, sie hierdurch schädigten und dadurch die langsame Wiederbelebung verursachten.

Mit den Beobachtungen von SCHULTZ stimmen die meinigen für längere Trockendauer gut überein. Ich fand, daß Tardigraden, die bis zu 1 Monat in Moos bei 15°C und ca. 45 % relativem Feuchtigkeitsgehalt der Luft trocken lagen, bis zur 1. Bewegung etwa 12 Minuten, bis zur vollen Beweglichkeit 33 Minuten brauchten. Tiere, die unter denselben Bedingungen 8 1/2 Monate aufgehoben waren, brauchten kaum länger, nämlich etwa 40 Minuten bis zur vollen Beweglichkeit. Zur Ergänzung kann hier eine Beobachtung von RICHTERS hinzugefügt werden, wonach *Macrobiotus hufelandii* 2 1/2 Jahre lufttrocken aufbewahrt, 2 3/4 Stunden zum Wiedererwachen braucht. Diese Beobachtung paßt sehr gut zu denen von SCHULTZ und meinen eigenen.

Demnach liegt ein deutlich bemerkbarer Einfluß der Dauer der Trockenzeit auf die Schnelligkeit des Wiedererwachens vor, der zwar nicht so groß ist, wie nach JACOBS Beobachtung angenommen werden könnte, der aber bei längerer Dauer des Experimentes nicht zu übersehen ist.

Es ist übrigens bemerkenswert, daß die Monate lang eingetrockneten Tardigraden zum Teil ebenso gelben Darminhalt besaßen wie die nur Tage oder Wochen lang eingetrockneten. Dies war schon EHRENBERG bekannt, der eben hieraus schloß, daß die Tiere ganz kürzlich erst vor dem Wiederaufleben Nahrung auf-

genommen haben müßten, also nur ganz kurz oder überhaupt nicht wirklich eingetrocknet gewesen sein könnten. Unter den 8 $\frac{1}{2}$ Monate lang eingetrockneten Tieren fanden sich ferner solche mit leerem Darm, die aber auch ohne Verzögerung aufwachten.

5. Die Wirkung der möglichst starken Austrocknung.

Als einer der stärksten Beweise dafür, daß die Tardigraden wirklich austrocknen könnten und dabei ihr Stoffwechsel vollständig still stehe, wurde stets ihre große Widerstandsfähigkeit gegen künstliche Austrocknung angeführt. Zahlreiche Versuche in dieser Richtung liegen vor. DOYÈRE trocknete Tardigraden durch Schwefelsäure oder Chlorcalcium. Er gibt leider nicht an, wie lange Zeit die Tiere dem Trockenmittel ausgesetzt waren. Es schien ihm, als ob die starke Austrocknung verzögernd auf die Wiederbelebung wirke. JACOBS fand bei Philodinen, die im Exsikkator getrocknet waren, eine größere Sterblichkeit als bei den lufttrockenen Tieren. LANCE benutzte die beiden Trockenmittel znsammen und sogar im Vakuum. Er fand ein umso langsames Wiedererwachen, je länger die Tiere den Trockenmitteln ausgesetzt waren; dauerte die Austrocknung 3 Tage so verstrichen bis zur ersten Bewegung 8 Minuten, bis zur vollen Beweglichkeit 16 Minuten. Nach 2 Monaten Trockenzeit bewegten sich die Tiere zum erstenmal erst nach 2 $\frac{1}{2}$ Stunden und waren erst nach 3 $\frac{1}{4}$ Stunden normal. Es wäre von Wichtigkeit zu wissen, welches der Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Exsikkator war, aber hierüber macht LANCE leider keine Angaben. Eigene Versuche ergaben, daß Tiere, die 12 Tage im Exsikkator waren, nachdem sie vorher allmählich in Moos getrocknet waren, bis zur normalen Beweglichkeit sehr verschieden lang brauchten, nämlich 20—60 Minuten; nach 24 Tagen verstrichen bis zur ersten Bewegung etwa 60 Minuten, bis zur vollen Beweglichkeit etwa 80 Minuten. Nach 44 Tagen dauerte das Wiedererwachen kaum länger, aber nicht alle Tiere lebten wieder auf. Nach 6 Monaten wachte von 13 Tieren nur 1 und dieses erst nach 6 Stunden auf; es bewegte sich auch nach 24 Stunden nur sehr träge und unbeholfen. Dabei zeigte das Hygrometer im Exsikkator 8% relativer Feuchtigkeit an. Um Sicherheit darüber zu haben, daß die Tiere wirklich während der ganzen Versuchszeit dem Einfluß der Trockenmittel ausgesetzt, und nicht durch Erde oder Blättchen davor geschützt wären, wurde das Moos zuvor zwischen den Fingern zer-

riehen. Es gelang nie, die Luft noch trockener zu machen. Der Exsikkator war mit Chlorcalcium beschickt.

Ein Vergleich der hier mitgeteilten zum Wiedererwachen benötigten Zeiträume mit den für lufttrockene Tiere gültigen (S. 543) ergibt einen erheblichen Unterschied. Bei lufttrockenen Tardigraden war überhaupt kein Unterschied zu merken wenn die Trockenzeit 1 Monat nicht überschritt, einerlei ob die Tiere nur einige Tage oder 4 Wochen lang eingetrocknet waren; ja, selbst 8½ Monate lang getrocknete Tiere brauchten nur wenig mehr Zeit, um die volle Beweglichkeit zu erlangen. Die im Exsikkator aufbewahrten Tiere zeigen dagegen ein sehr verschiedenes Verhalten je nachdem, ob sie nur Tage oder Wochen lang getrocknet wurden. Mit der Länge der Trockenzeit wächst die zum Wiedererwachen benötigte Zeit. Während nach 3—14 Tagen die Zeitspanne sich im Durchschnitt noch nicht so sehr von dem unterscheidet, den ein lufttrockenes Tier braucht, wächst sie nach 24 Tagen auf etwa das Vierfache derselben an.

Diese Beobachtung bestätigt vollkommen die DOYÈRE'sche Angabe, daß starke Austrocknung verzögernd auf das Wiedererwachen einwirkt. Es scheint, als ob die Verzögerung dadurch zustande kommt, daß der sehr stark ausgetrocknete Körper einfach zunächst Zeit braucht, um die notwendige Wassermenge aufzunehmen. Aus dem Verhalten geht ferner hervor, daß die Hülle und Cuticula doch nicht so dicht sind, daß sie auf die Dauer die Entziehung des Wassers aus dem Körper hindern könnten. Es ist merkwürdig, und wurde auch vielfach angezweifelt, daß eine organische Hülle und ein erhärtendes Sekret, während mehrerer Tage wenigstens, den Körper vor der Wirkung der Trockenmittel zu schützen vermöchten. Ein Beispiel aber für die zustande kommende Widerstandsfähigkeit und Härte gibt jedes eingetrocknete Tardigrad, von den man leicht mit Nadeln einzelne Stücke absplittern kann. Ferner hat DAVIS Trauben, von denen er einige mit Gelatine überzogen hatte, in einen mit Schwefelsäure beschickten Exsikkator für 1 Woche gebracht. Die mit Gelatine geschützten Weinbeeren blieben sehr viel frischer als die übrigen. Dieser Versuch lehrt, daß selbst quellbare, hygroskopische Membranen sehr wohl als Schutzmittel gegen Austrocknung dienen können. Sie sind imstande, den Feuchtigkeitsausgleich zwischen 2 Räumen zu verhindern oder doch zu verzögern; in welchem Maß dies geschieht, wird von der Struktur der betr. Membran abhängen. Im Fall der Tardigraden wird die

Aufgabe der Körperhüllen und des Sekretes, den Körper vor Austrocknung zu schützen, noch dadurch erleichtert, daß das lebende Plasma selbst auch hygroskopisch ist.

Nach diesen Beobachtungen muß angenommen werden, daß das erhärtende Sekret die Hülle und die Cuticula noch dichter macht und imstande ist, hygrometrische Differenzen zwischen innen und außen zu ertragen, allerdings nur bis zu einem gewissen Betrag; daß aber, wenn dieses Maximum dauernd überschritten bleibt, ein allmähliches Übergehen des Wassers aus dem Körper in das Trockenmittel stattfindet, wodurch das Tier, wenn auch nicht immer tödlich, geschädigt wird, was sich in der Verzögerung des Wiedererwachens zeigt. Der Vorgang des Wiederauflebens solcher Tiere erinnert häufig an Tiere, die auf Objektträgern getrocknet wurden; wie bei diesen hebt sich die Hülle unregelmäßig, oft blasig ab. Oft sind die Tiere gleich nach der Befeuchtung dunkel und hellen dann in dem Maß, in dem Wasser in ihren Körper einströmt, auf; wenn sie überhaupt wieder heller werden und nicht absterben.

6. Die Maximaltemperatur für Trockenformen.

Die Fähigkeit eingetrockneter Tiere, ungewöhnlich hohe Temperaturen ohne Schädigung zu ertragen, fiel von jeher auf und bildete eines der Argumente, daß die Tiere wirklich ausgetrocknet, somit ohne Stoffwechsel seien. Denn es handelte sich dabei um Temperaturen die nahe dem Siedepunkt des Wassers liegen.

SPALLANZANI bestimmte als höchste Temperatur, die von Nematoden, Rotatorien und Tardigraden im beweglichen Leben ertragen werden 45—50° C, eine Angabe, deren Richtigkeit jederzeit leicht nachgewiesen werden kann. Er fand aber für Tiere im Trockenzustand ein höheres Maximum, nämlich 70° C. DOYÈRE dagegen schreibt: „Dans des expériences que j'avais faites au milieu de l'été, et sur les mousses qui avaient subi l'action directe du soleil, pendant plusieurs semaines, j'ai vu des animalcules revivre jusqu'à 140 et 145°. Je trouvai même un grand Rotifère vivant dans un paquet de mousse qui avait été porté à 153°.“ Vor den Augen von JUSSIEU, DUMAS, MILNE-EDWARDS und QUATREFAGES lebten Tiere in Moos, das um die Thermometerkugel herumgehäuft war, noch nach Erhitzung auf 120—125° C wieder auf. Auch BALBIANI und BROCA überzeugten sich, daß Rotiferen wieder auflebten, die 82 Tage lang im Vakuum getrocknet und dann für 30 Minuten einer Temperatur von 100° C ausgesetzt waren. GAVARRET erhitzte Moos, in dem sich

Tiere befanden, und das im Vakuum von 4 mm getrocknet worden war auf 100,2° C für 2 Minuten und fand nach 3 Stunden 1 Tardigrad in Bewegung, nach 12 Stunden mehrere. Bei Erhitzung auf 115° für 2 Minuten fand sich kein lebendes Tier nach Befeuchtung vor. Durch diese und höhere Temperatur schien auch bei solch kurzer Einwirkung alles Organische zersetzt zu werden.

LANCE erhitzte eine Serie von Tieren, die 48 Stunden an der Luft getrocknet waren, auf 60, 70, 80, 90, 95° C während je 10 Minuten. Alle Tiere erwachten wieder, aber die auf über 90 bis 95° erhitzten um einige Minuten langsamer als die übrigen. Wurden Tiere der Temperatur von 95° während 1/2 St. ausgesetzt, so brauchten sie sehr lange zum Wiederaufleben und ein Teil starb. Dasselbe ergab sich übrigens, wenn die Tiere mehr als 2 Stunden auf 80° erhitzt waren. Dagegen hielten sie eine Temperatur von 60° ohne Schädigung stundenlang aus. Tiere, die 14 Tage oder auch 2 1/2 Monate an der Luft getrocknet waren, hielten eine Temperatur von 98–100° nicht aus. Dagegen glaubte LANCE beobachtet zu haben, daß im Exsikkator getrocknete Tiere widerstandsfähiger seien; leider aber betrafen seine Versuche stets nur sehr wenige Individuen. oft nur 2 oder 3, und die Temperatur, die im Exsikkator getrocknete Tiere aushielten, ist nur um 4–5° höher als die für normale Tiere noch erträglichere, so daß es sich sehr wohl um individuelle Unterschiede in der Widerstandskraft handeln kann.

Über die kurzen Zeiten, die LANCE und seine Vorgänger für die Erhitzungsversuche vielfach anwandten, ist zu sagen, daß sie gar keinen Schluß auf die Widerstandsfähigkeit der Tiere zulassen; denn bei ihnen besteht gar nicht die Wahrscheinlichkeit, daß die Hitze durch die Körperhüllen hindurch zur Wirkung auf die Gewebe gekommen ist.

JACOBS hat nur spärliche Angaben über die Temperaturwirkung gemacht. Er beschränkte sich darauf, die Wirkung der Temperatur während des Vorganges der Austrocknung, nicht während der Trockenperiode festzustellen. Er fand, daß bei rascher Austrocknung höhere Temperatur, etwa 40° C, günstiger ist als niedere Temperatur. Leider ging JACOBS in seinen Versuchen nicht weiter und haben sämtliche Beobachter nicht den Feuchtigkeitsgehalt bei den höheren Temperaturen angegeben, so daß nicht klar ist, ob die Tiere wirklich auch den Trockenzustand, in den sie durch den Exsikkator versetzt worden waren, beibehalten haben.

Eigene Versuche bestätigten zum Teil die Ergebnisse von LANCE-Tiere, die 5 Monate hindurch lufttrocken gelegen hatten bei einem relativen Feuchtigkeitsgehalt von 40–80 % und die dann bis zu 1 Stunde in einem Wärmeofen auf 87° erhitzt wurden, erwachten ohne Verzögerung. Ein Teil der Tiere ertrug auch 92° ohne Verzögerung. Der Feuchtigkeitsgehalt betrug dabei 10–15 %. Tiere die für ½ Stunde auf 100° erwärmt wurden, gingen ausnahmslos zugrunde. Im Gegensatz zu LANCE'S Bericht, schützte davor auch nicht eine 5 monatliche Austrocknung im Exsikkator. Ebenso wie LANCE konnte ich feststellen, daß eine mehr als 2stündige Einwirkung einer Temperatur von 80° C und darüber auf die Tardigraden tödlich wirkt. Einer Temperatur von 70° während 5 Stunden ausgesetzt sterben noch mehr als die Hälfte der Tardigraden und sämtliche Rotatorien. Dagegen war nach 10stündigem Aufenthalt in 60–65° kein Tier getötet und das Wiedererwachen war im Durchschnitt nur um etwa 10 Minuten verzögert. Wirkte diese Temperatur während 20 Stunden ein, so waren die meisten Tiere tot; die überlebenden erwachten erst nach mehr als 2 Stunden. Betrug die Temperatur während 20 Stunden 50° so erlangten ein Teil der Tiere in ungefähr normaler Zeit normale Beweglichkeit, und unter 10 Tieren war nur 1 tot. Niedrigere Temperatur aber, etwa 35°, hielten alle Tiere während einer Woche ohne Schädigung aus, sogar ohne Verzögerung beim Erwachen.

Diese Versuche zeigen, was LANCE bereits angedeutet hatte, daß die Schädlichkeit hoher Temperatur von der Dauer ihrer Einwirkung abhängt, derart, daß je höher die Temperatur ist, sie nur umso kürzer einwirken braucht um zu schädigen, je niedriger sie ist, umso längere Zeit sie hierfür benötigt. Erst solch niedere Temperatur, bei der auch Tiere im beweglichen Leben ohne Schädigung gehalten werden können, ist ohne Nachteil.

Entspricht somit in gewisser Hinsicht das Verhalten eingetrockneter Tiere durchaus dem von Tieren im beweglichen Zustand, so erweisen sie doch eine sehr viel größere Widerstandsfähigkeit darin, daß sie abnorm hohe Temperaturen überhaupt für Stunden oder Tage zu ertragen vermögen. Diese Widerstandsfähigkeit muß ihren Grund in dem haben, was sich an eingetrockneten Tieren gegenüber solchen im beweglichen Zustand geändert hat, und das ist der Wassergehalt des Körpers. Die Tardigraden verlieren beim Übergang zum Trockenzustand etwa $\frac{2}{3}$ = 66 % ihres Volumens. (Vor dem Eintrocknen Länge ca. 0,3 mm, Breite 0,08 mm.

Nach dem Eintrocknen Länge ca. 0,1 mm, Breite 0,08 mm.) An fester Substanz geht ihnen dabei gar nichts verloren, so daß der Verlust lediglich das Wasser betrifft. Mit Rücksicht hierauf und bei der weiteren Annahme, daß die feste Körpersubstanz etwa 20 % des ursprünglichen Volumens ausmacht — was nach dem Verhältnis bei anderen Tieren wohl nicht zu hoch eingeschätzt ist, bleiben dann dem getrockneten Tier etwa 14 % Wasser.

Nun hat LEWITH gezeigt, daß die Gerinnungstemperatur von Eiweiß um so höher liegt, je konzentrierter die Eiweißlösung ist. Z. B. gerinnt Eiereiweiß

in starker Verdünnung	bei 56° C
mit 25 % Wasser	bei 74—80°
mit 18 % „	bei 80—90°
mit 6 % „	bei 145°.

Dementsprechend fand auch DALLINGER bei Flagellaten die er an Wassertemperatur von 70° gewöhnt hatte ein festeres, dichteres Plasma. Dieselbe Veränderung im Plasma mag den Tardigraden das Ertragen von hohen Temperaturen überhaupt ermöglichen. Unerklärt bleibt dabei freilich noch, weshalb sie trotzdem nicht dauernd Temperaturen zwischen 50 u. 90° ertragen können. Es liegt nahe, dafür Stoffwechselforgänge, die sich der Beobachtung entziehen, verantwortlich zu machen, die durch die Richtung ihres Ablaufs oder durch ihre Geschwindigkeit des Stoffverbrauches den Tod des Tieres herbeiführen, denn, wenn die hohe Temperatur unmittelbar die Todesursache wäre, so wäre nicht einzusehen, weshalb nicht die Tiere sofort nach dem Erhitzen eingingen, wie es bei denen im beweglichen Zustand der Fall ist.

Mit wenigen Worten muß noch auf die wiederholt erwähnte Erscheinung eingegangen werden, daß Tiere nach der Befeuchtung einige Bewegungen, scheinbar ganz normal machen, dann aber rasch zugrunde gehen. Experimentell ließ sich dies Verhalten nicht hervorrufen. Die gelegentlichen Beobachtungen aber machten mir den Eindruck als stelle die Anabiose selbst nicht so große Anforderungen an den Organismus als gerade der Übergang von ihr zum beweglichen Leben. Als ein Ausdruck der Veränderungen in den Geweben, vor allem wohl der Änderung der Dichtigkeit und des Wassergehaltes ist wohl die Verfärbung normal eingetrockneter Tiere beim Wiederaufleben anzusehen (S. 524). Solche Tiere werden dunkel, bald darauf aber hell, indes sie schon eine teilweise Beweglichkeit erlangt haben. Künstlich getrocknete oder anormal eingetrocknete

Tiere sterben leicht gerade nach jener Verfärbung ab (S. 530, 548). Die ersten Bewegungen nach dem Wiedererwachen finden danach statt, bevor der ganze Körper von der normalen Wassermenge durchtränkt ist; dementsprechend wird der Stoffwechsel in dieser Zeit gerade wohl vom anabiotischen zum manifesten Leben umgeschaltet; es ist begreiflich, daß gerade im Vollzug der Umschaltung leicht eine Störung auftritt, die die allmähliche Einstellung der Beweglichkeit vorübergehend oder dauernd und dann den Tod zur Folge haben kann.

C. Folgerungen.

In der Einleitung war dargestellt worden, wie auch innerhalb der modernen chemisch-physikalischen Auffassung vom Leben zwei entgegengesetzte Meinungen möglich sind und auch heute vertreten werden.

Nach der einen besteht das Wesentliche am Leben im Stoffwechsel, indem der Wechsel nicht nur die Erscheinungsform ist, in der für uns das Leben sichtbar wird, sondern indem jeder Organismus ein solches chemisches System ist, das sich nur durch stete regenerative Änderungen erhält und das nur besteht, solange diese ablaufen. Werden diese Veränderungen verhindert, so treten andere auf, die aber das chemische System als solches in seinem wesentlichen Bestand ändert, d. h. zu seinem Verfall führt. Damit ist der Tod des Organismus eingetreten und die danach auftretenden Veränderungen heißen Verwesung. Unter Lebensbedingungen hat man dann die Bedingungen der Umwelt (Temperatur, Zusammensetzung der Luft usw.) zu verstehen, die die regenerativen Veränderungen, also das Bestehen jenes chemischen Systems ermöglichen.

Die andere Meinung geht dahin, daß die Grenzen der Temperatur usw., innerhalb deren die regenerativen Veränderungen, d. h. der Stoffwechsel des Organismus, stattfinden können, nicht die Grenzen sind, innerhalb deren das chemische System des Organismus allein möglich ist; sondern das chemische System ist imstande, außerhalb jener Grenzen, also außerhalb der Lebensbedingungen des Organismus, durch Übergang in einen stabilen Zustand sich zu erhalten. Durch Hinzufügen bestimmter Agentien (Wasser, Sauerstoff usw.), d. h. durch Versetzen in die Lebensbedingungen geht es wiederum vom stabilen in einen labialen Zustand über, eben den mit Stoffwechsel.

In diesem Sinn äußert sich PREYER, VERWORN und PFLÜGER, auch teilweise KOCHS. Sie schreiben ausdrücklich von Stoffwechselstillstand, nicht von einer *vita minima*. Aus ihren Ausführungen geht auch hervor, daß sie nicht so verstanden sein wollen, als ob sie nur an den nachweisbaren Stoffwechsel dächten, sondern es handelt sich für sie um die gekennzeichnete prinzipielle Frage.

Zu deren Entscheidung wurde nun stets das Verhalten der Tardigraden und anderer Tiere, die einzutrocknen imstande sind, benutzt. Es handelt sich nun darum, die in dieser Arbeit mitgeteilten Beobachtungen unter diesem Gesichtspunkt zu verwerten.

Es hat sich gezeigt, daß die Tardigraden nicht in jeder beliebigen, zufälligen Gestalt, sondern nur in ganz bestimmter Form eintrocknen können, ohne die Fähigkeit, wieder zu erwachen, zu verlieren. Diese Trockenform scheint mir nur unter dem Gesichtspunkt verständlich, daß eine Austrocknung des Körpers verhindert werden soll. Dafür sprechen folgende Umstände:

Durch die Trockenform wird eine Verkleinerung der Oberfläche erzielt und damit die Verdunstung eingeschränkt. Denn die Trockenform der Tardigraden nähert sich, ähnlich, aber nicht so stark, wie die der Rotatorien, der Kugelform, um die Oberfläche auf das möglichst kleinste Maß zurückzuführen.

Die Verdunstung wird ferner durch dichte Körperdecken eingeschränkt. In dem „Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden“ wurde schon gezeigt, daß es sich nicht nur um eine Körperdecke, eine Cuticula bei den Makrobioten wenigstens handelt, sondern daß außer der der Hypodermis dicht aufliegenden echten Cuticula, noch eine zweite „Hülle“ über jener liegt, die nur an den Muskelansatzstellen, an dem Krallengrund und an der Mund- und Afteröffnung mit jener zusammenhängt. Die Hülle ist verhältnismäßig starr, besitzt aber feine, zahlreiche Poren. Die Cuticula ist sehr geschmeidig. Im Trockenzustand legt sich die Hülle der Cuticula dicht an.

Beide Körperdecken werden noch durch ein Sekret verbunden und überzogen, das im Trockenzustand erhärtet. Durch die normale Trockenform werden bestimmte Zonen, die der Zellen mit Körnchenbelag, so aneinandergeschoben, daß sie dicht aneinander schließen und einen — innersten — schützenden Mantel um den Körper bilden.

Soll somit die Verdunstung des Wassers aus dem Körper verhindert werden, so muß Wasser zur Fortführung des Lebens

während der Trockenzeit notwendig sein. Tatsächlich ließ sich auch Wasser in monatelang normal getrockneten Tardigraden nachweisen, nicht aber in anormal getrockneten, die auch nach so langer Trockenzeit stets tot waren. Es muß nun aber danach angenommen werden, daß je mehr Wasser im Körper festgehalten werden könnte, umso länger das Tier ohne Schädigung eingetrocknet bleiben könnte; darum und weil die Organisation der Tardigraden imstande ist, durch die oben genannten Faktoren eine lange Lebensfähigkeit zu gewährleisten, so muß es uns vielmehr wundernehmen, daß nicht noch mehr Wasser gespeichert werden kann, als es tatsächlich geschieht und daß vielmehr beim Übergang zur Trockenform so viel Wasser ausgeschieden wird, daß das Volumen des Tieres um ca. 60% schwindet. Über den Grund hierfür mache ich mir folgende Vorstellung.

Würde derselbe Wassergehalt, den ein Tardigrad im beweglichen Leben enthält, in den Trockenzustand hinüber genommen, so bliebe wohl die Geschwindigkeit, Intensität oder auch Art des Stoffwechsels unverändert. Es stände dem Verbrauch der Körpersubstanz ja zunächst ebensoviel Wasser prozentual zur Verfügung wie zuvor. Einen Begriff davon, wie rasch bei normalem Wassergehalt die vorhandenen Reservesubstanzen aufgebraucht werden, geben Tiere, die recht lebenskräftig mit gefülltem Darm eingefangen und im Wasser gehalten werden. Sie sind in höchstens 3 Wochen tot. Asphyktische Tiere, die keine Energie für Bewegung verbrauchen und sogar übernormalen Wassergehalt haben, sind nach 3—4 Tagen tot. Würden anabiotische Tiere so viel Wasser enthalten, so würde die Lebensdauer wegen der Geschwindigkeit des Stoffwechsels, außerdem wegen der Anhäufung der Abbauprodukte sicherlich auch sehr eng begrenzt sein. Wird dagegen Wasser zu Beginn der Austrocknung abgegeben, so wird das Verhältnis von Körpersubstanz zu Wasser zugunsten der ersteren sehr verändert. Die Substanz wird dichter. Dadurch wird der Stoffwechsel verlangsamt und vielleicht auch seine Art beeinflußt. (Daß während des latenten Lebens der Stoffwechsel möglicherweise anärob ist, dafür spricht die Unempfindlichkeit der getrockneten Tiere gegen Luftleere [DOYÈRE, LANCE, SCHULTZ] gegen CO_2 , H_2S und leuchtgashaltige Luft [eigene Versuche].) Aber auch sonstige Veränderungen sind ja möglich.

Der Tatsache, daß die getrockneten Tiere Wasser enthalten und demnach auch während der Trockenperiode einen Stoffwechsel besitzen, entspricht auch ihr sonstiges Verhalten. Sie sind in ihrer

Fähigkeit wiederzuerwachen und vor allem in der Schnelligkeit, mit der sie wieder erwachen, in allerdings sehr geringem Grad abhängig von der Länge der Trockenperiode; hier müssen schon jahrelange Unterschiede in den Trockenperioden herangezogen werden, um bemerkenswerte Unterschiede in der Schnelligkeit des Wiedererwachens feststellen zu können. Sehr viel größer ist die Abhängigkeit von der Stärke der Austrocknung. Da zeigt sich, daß durch sehr starke Austrocknung die Tiere geschädigt werden. Daß dies möglich ist, charakterisiert die Art der Körperhülle, der Cuticula und des Sekrets nach der Art hin, daß diese Einrichtungen die Verdunstung nur bis zu einem gewissen Grad zu hindern imstande sind. Schließlich hat sich noch ergeben, daß die Maximaltemperatur, die ein Tardigrad im Trockenzustand ohne Schädigung ertragen kann, nicht über dem vermutlichen Koagulationspunkt des Plasmas liegt, wenn dessen Wasserarmut nach den Angaben von LEWITH mit berücksichtigt wird, und daß hohe Temperaturen nur für verhältnismäßig kurze Zeit ertragen werden können.

Nach allem ist es nicht mehr möglich, die Eintrocknungsfähigkeit der Tardigraden als ein Beispiel für die Unterbrechung der Kontinuität des Lebensvorganges und für Stoffwechselstillstand, kurz für das „latente Leben“ im Sinn PREYER'S, PFLÜGER'S und VERWORN'S anzuführen. Da in den getrockneten Körpern Wasser nachzuweisen ist, muß auch ein Stoffwechsel stattfinden, selbst wenn er noch nicht unmittelbar nachgewiesen werden kann, was bei der Kleinheit der Objekte auf Schwierigkeiten stößt.

Literaturverzeichnis.

- BAUMANN, H., Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 118 (1921).
- BROCA, P., Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie par POUCHET... de la reviviscence des Quimaux deséchés, in: Mém. Soc. Biol. (3), Vol. 2 (1860).
- CARUS, in: Arch. Anat. Physiol., 1834.
- DOYÈRE, Mémoire sur les Tardigrades, in: Ann. Sc. nat. (2), Vol. 14, 17, 18 (1842).
- DALLINGER, W. H., On a series of experiments made to determine the termal death-point of known monad germs when the head is endured in a fluid, in: Journ. microsc. Soc. London, Vol. 3 (1880).
- DAVENPORT, C. B. and W. E. CASTLE, On the acclimatization of the organisms to high temperatures, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 2 (1895).

- DAVIS, H., New Callidina (vaga) with the result of experiments on the desiccation of Rotifers, in: *Monthly microsc. Journ.*, Vol. 9 (1873).
- EHRENBERG, G., *Die Infusionstierchen*, Berlin 1838.
- FAGGIOLI, De la prétendu reviviscence des Rotifères, in: *Arch. Ital. Biol.* (1891).
- DE FROMENTEL, E., Recherches sur la revivifications des rotifères des anguillules et des tardigrades, in: *CR. Assoc. Franç. Avanc. Sc.*, Vol. 6 (1877).
- GAVARRET, M., Quelques expériences sur les Rotifères les Tardigrades et les Anguillules, in: *Ann. Sc. nat.*, Vol. 11, Zool. (4) (1859).
- HERTWIG, R., *Lehrbuch der Zoologie*, Jena 1913.
- HUDSON, C. T., Remarks on Mr. HENRY DAVIS' paper „On the desiccation of Rotifers“, in: *Monthly microsc. Journ.*, Vol. 9 (1873).
- , The desiccation of Rotifers, in: *Journ. microsc. Soc. London* (2), Vol. 6, (1886).
- JACOBS, M. H., The effects of desiccation on the Rotifer *Philodina roseola*, in: *Journ. exp. Zool.*, Vol. 6 (1909).
- KOCHS, Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden?, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 10 (1890—1891).
- KORSCHULT, E., Lebensdauer, Alter und Tod, in: *Beitr. Path. allg. Path.*, Vol. 63, 1917.
- LANCE, D., Contribution à l'étude anatomique et biologique des Tardigrades. Thèse, Paris (1896).
- LEWIS, S., Über die Ursache der Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen hohe Temperaturen, in: *Arch. exp. Pathol.*, Vol. 26 (1889).
- MURRAY, J., Encystment of Tardigrades, in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. 45 (1908).
- PFLÜGER, W., *Die allgemeinen Lebenserscheinungen*, Bonn (1889).
- POUCHET, F. A., Experiences sur la resistance vitale des animalcules pseudoresuscitants, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 49 (1859).
- PREYER, W., Über die Erforschung des Lebens, Jena (1873).
- , Über die Anabiose, in: *Biol. Ctrbl.* (1891).
- RICHTERS, F., Wiederbelebungsversuche mit Tardigraden, in: *Zool. Anz.*, Vol. 30 (1906).
- SCHULTZE, S., Über *Macrobotus Hufelandii*, in: *Isis* (1834).
- SCHULTZ und SINGOL, Einige Beobachtungen und Experimente über Anabiose, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 34 (1914).
- SPALLANZANI, *Opuscoli di fisica animale e vegetabile Osservazioni e sperienze intorno ad alcuni prodigiosi animali ch'è in balia del l'osservatore il farli tornare da morte a vita.* op. 4, Vol. 2, Modena (1776).
- VERWORN, M., *Allgemeine Physiologie*, Jena (1915).
- ZACHARIAS, O., Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Austrocknung wieder aufleben oder nicht?, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 6, 1886—1887.