

Tardigrada

von G. RAHM O. S. B., Freiburg (Schweiz)

Mit 17 Abbildungen

Charakteristik

Nach KRUMBACH (p. 3) sind die Tardigraden „kleine und innerhalb ihrer Größenordnung nur wenig variierende, auf feuchte Umgebung angewiesene, bilateral-symmetrische, zöломatische Tiere mit sowohl vermöiden als arthropodenartigen Zügen in der Bildung der Grundform“. Diese Definition der Tardigradengruppe (in ihrer Gesamtheit betrachtet) gilt auch für die marinen Formen; doch scheinen diese Vertreter der kleinen Gruppe — sie werden deswegen auch als die Stammformen der anderen, sogenannten Landtardigraden betrachtet — am meisten zur Formbildung, bzw. Variationsbreite zu neigen. Sind doch, trotz der geringen Artenzahl mariner Tardigraden, von dieser Gruppe die meisten Genera bekannt geworden, darunter die einzige parasitische Form.

Die Kutikula ist entweder glatt oder gekörnelt; von einer Panzerung oder, wie MAX SCHULTZE bei *Echiniscoides* es nennt, von einer „Schilderabteilung“, kann bei keiner der bisher beschriebenen marinen Arten die Rede sein.

Getreunntgeschlechtlich sind wohl alle Tardigraden, wenn man dies auch von einer Reihe von Arten noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen hat. Beide Geschlechter wurden bisher nur von *Echiniscoides sigismundi* M. Schultze und *Batillipes mirus* Richters mit Sicherheit nachgewiesen. Vielleicht lagen RICHTERS außer ♀ auch ♂ der marinen Art *Halechiniscus guiteli* Richters vor (s. S. XI. b 20).

Systematik

Geschichte der marinen Tardigraden. — Die kleine Gruppe der marinen Tardigraden umfaßt, nach unserer heutigen Kenntnis, nur 9 Arten, die sich auf 7 Genera verteilen. Nimmt man mit RICHTERS (1908, p. 82 ff.) und MARCUS (p. 788) an, daß (1) *Microlyda dujardini* Plate, die zuerst an der französischen Küste von DUJARDIN aufgefunden wurde, nur eine Jugendform des *Halechiniscus guiteli* Richters ist, (2) *Macrobotus stenostomus* Richters mit *Macrobotus appellöfi**) Richters und (3) *Batillipes caudatus* Hay mit *Batillipes mirus* Richters identisch ist, so bleiben nur noch 6 Genera mit je einer Art.

*) RICHTERS und andere (z. B. MARCUS) schreiben *M. appeloefi*, MURRAY (1911, p. 194) *M. appellofi*. Richtiger wäre *M. appellöfi*, so benannt nach APPELLÖF, weiland Direktor des Museums zu Bergen (vgl. S. XI. b 4).

Es wurde schon öfter darüber Klage geführt, daß die marinen Tardigraden von den Forschern bisher so stiefmütterlich behandelt worden seien. Zur Entschuldigung wird immer wieder auf die nur sehr beschränkte Verbreitung der einzelnen Formen hingewiesen. Daß die marinen Tardigraden nur sehr sporadisch verbreitet sind, dafür scheint schon die Tatsache zu sprechen, daß es bisher, trotz eifrigen Nachforschens seitens der Tardigradenkennner, noch niemandem gelungen ist, einige Arten, wie *Microlyda dujardini* und *Halechiniscus guitei*, wieder aufzufinden. Ja, fast ein halbes Jahrhundert nach ihrer Entdeckung und Beschreibung blieben die Meerestardigraden so gut wie verschollen. Der erste, der beschrieben wurde, war die schon erwähnte *Microlyda*; sie wurde 1849 von BOULENGER, einem Schüler DUJARDINS, in einem Seewasseraquarium an der Glaswand entdeckt. DUJARDIN beschrieb das neu aufgefundene Tier 1851 (p. 161/166) und nannte es *Lydella*. Erst viel später hat PLATE (1888, p. 533) den Namen vervollständigt und hieß die Art *Lydella dujardini*. Auf den Vorschlag HAYS mußte allerdings der Gattungsname *Lydella* fallen gelassen werden, da er bereits 1830 von DESVOIDY für eine Diptergattung in Vorschlag gebracht und 1838 von MACQUARD in die wissenschaftliche Nomenklatur eingeführt wurde; die Art heißt jetzt *Microlyda dujardini* Plate. Da die Beine nach der Zeichnung nur mit einer Krallenbewehrung sind (Fig. 1), sprach schon RICHTERS (1908, p. 82 ff.) die Vermutung aus, daß wir hier nur die Jugendform eines anderen Meerestardigraden vor uns haben, wahrscheinlich, wenn man die mehrgliedrigen Beinstummel in Betracht zieht, das Jugendstadium der von RICHTERS aufgefundenen und beschriebenen Gattung und Art: *Halechiniscus guitei*.

Nach der Auffindung des am meisten — soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen — verbreiteten Tardigraden *Echiniscoides sigismundi* M. Schultze, der von M. SCHULTZE und GREEFF fast gleichzeitig bei Helgoland im Algenbelag entdeckt wurde, ruhte die Meerestardigradenforschung vollständig. Erst 1892 beschrieb QUÉNOT einen neuen parasitischen Tardigraden, den er an Holothurien, die ihm von Roscoff zugesandt wurden, beobachten konnte. Von neuem setzte die Nachforschung

nach den verschollenen marinen Tardigraden ein. Anfangs mit sehr geringem Erfolge. Gelang es auch bald Tardigradenkennern, wie RICHTERS, LOMAN und MURRAY, den *Echiniscoides sigismundi* an den verschiedensten Meeresküsten wieder aufzufinden, so vergingen doch noch mehr als 10 Jahre, bis neue Arten festgestellt wurden. RICHTERS konnte 1908 2 neue Arten, die beide auch neuen Gattungen angehören, beschreiben: *Halechiniscus guitei* und *Batillipes mirus*. Später wurden auch 2 Arten der bereits von den Moosfaunastudien her bekannten Gattung *Macrobiotus* im Meere nachgewiesen.

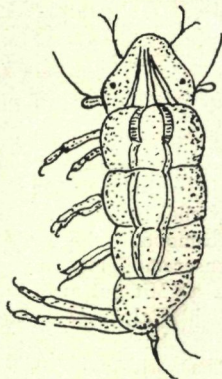


Fig. 1.
Microlyda dujardini Plate.
Etwa 650 : 1.

Nach RICHTERS und MURRAY.

von denen sich allerdings eine, *Macrobiotus stenostomus* Richters, ziemlich sicher als die sogenannte *Simplex*-Form (mit reduzierten Mundwerkzeugen) der anderen Art, *Macrobiotus appellöfi*, erweisen dürfte.

Der Einwand RICHTERS', daß die gestreckte Gestalt des Schlundkopfes gegen diese Auffassung spreche, dürfte als nicht beweiskräftig zurückgewiesen werden. Ich habe auch

wiederholt *Simplex*-Formen mit nichtkugeligen Schlundkopf unter den Moostardigraden beobachten können. Nach den Prioritätsgesetzen hat die Benennung „*M. stenostomus*“ den Vorzug; im folgenden ist das auch streng durchgeführt.

In neuester Zeit (1926) wurde dann noch ein neuer Meerestardigrade, der dem von der Deutschen Südpolar-Expedition gedredhten Grundschlamm entstammte, von STEINER beschrieben (Fig. 2). Damit ist die Geschichte sämtlicher bisher bekannt gewordener mariner Tardigradenformen erschöpft.

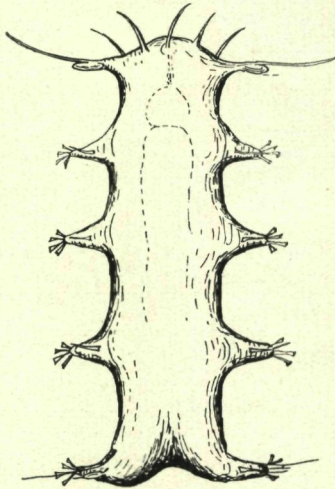


Fig. 2.
Bathyechiniscus tetronyx Steiner;
Rückenansicht; 520 : 1.
Nach STEINER.

Bestimmungsschlüssel.

Es sind im folgenden auch die bisher noch nicht an den deutschen Küsten nachgewiesenen Arten mit einbezogen worden, weil es mehr als wahrscheinlich ist, daß die bisher bekannten Meerestardigraden (vielleicht mit Ausnahme des *Bathyechiniscus tetronyx* Steiner) eine kosmopolitische Verbreitung besitzen und über kurz oder lang auch in unserem Gebiet aufgefunden werden dürften.

1. a) Mit gut ausgebildeten Palpen oder Zirren am Kopfende . . . 2.
 b) Palpen oder Zirren am Kopfende nicht vorhanden oder nur durch kurze Zapfen ersetzt 6.
2. a) Mit äußerlich wahrnehmbarer Gliederung oder mit Querfalten 3.
 b) Ohne gut wahrnehmbare äußere Gliederung 4.
3. a) Nur eine Kralle an den Stelechopodien *Microlyda dujardini* Plate (Fig. 1).
 b) 7 bis 9 Krallen an den Stelechopodien
 Echiniscoides sigismundi (M. Schultze) (Fig. 5).
4. a) Die (5 oder) 6 Krallen an den Stelechopodien sind schaufelförmig
 Batillipes mirus Richters (Fig. 6).
 b) Nur 4 Krallen an den Stelechopodien 5.
5. a) Die Krallen sind spitz, klauenförmig
 Hatechiniscus gutteli Richters (Fig. 3).
 b) Die Krallen laufen in eine gezähnelte Leiste aus
 Bathyechiniscus tetronyx Steiner (Fig. 2).

6. a) Stäbchen oder Knötchen im Pharynx 7.
 b) Keine Stäbchen oder Knötchen im Pharynx 8.
7. a) Zwei Krallen, von denen die eine bedeutend länger ist
Macrobiotus stenostomus Richters (*M. appellöfi* Richters;
 Krallen Fig. 8).
 b) 4 Krallen gleichmäßig kurz *Tetrakentron synaptae* Cuénot (Fig. 4).
8. Es handelt sich dann um die sogenannten *Simplex*-Formen der *Macrobiotus*-Gattung; unter dem Namen *Macrobiotus stenostomus* beschrieb RICHTERS, wie S. XI. b 1 schon erwähnt, die *Simplex*-Form des *M. appellöfi*.

Technik der Untersuchung

MARCUS, der sich mit *Echiniscoides sigismundi* M. Schultze und *Batillipes mirus* Richters eingehend beschäftigt hat, empfiehlt neutrales 4%-iges Formol zur Fixierung und Konservierung der Tiere für Totalpräparate. Zieht sich das Tier zusammen, was nach MARCUS bei *Batillipes* häufig der Fall zu sein pflegt, so warte man ruhig ab, bis es sich, was meist eintritt, wieder

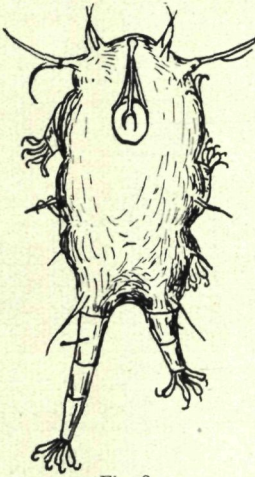


Fig. 3.
Halechiniscus gutteli Richters;
 etwa 790:1.
 Nach RICHTERS-KRUMBACH.

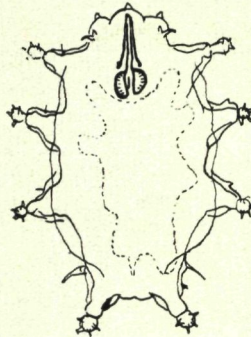


Fig. 4.
Tetrakentron synaptae Cuénot;
 etwa 700:1. — Nach Cuénot.

streckt, und lege dann das Deckglas auf. *Echiniscoides sigismundi* konnte MARCUS mit Regenwasser leicht betäuben, was für die Untersuchung an lebendem Material von großem Wert ist. MARCUS schloß die in 4%-igem Formol fixierten Tiere mit Kanadabalsam oder Dammarharz ein. Er empfiehlt auch eine Krönigsche Deckglaskitt-Umrandung für in Formol verbliebene Tiere. RAHM (1927) hat für die Landtardigraden eine Glycerinmischung empfohlen, mit der er auch bei *Echiniscoides* gute Erfahrungen machte. Allerdings hellen sich die Tiere bald auf, was bei ungefärbten Exemplaren störend wirkt. MARCUS erhielt gute Dauerpräparate von ungefärbten Tieren in Venezianischem Terpentin. Um die hierbei störend sich bemerkbar machende starke Schrumpfung zu vermeiden, empfiehlt MARCUS (p. 490) möglichst viele Zwischenstufen in der Alkoholreihe.

Will man die Tiere schneiden, so empfiehlt MARCUS bei Makrobioten eine Vorfärbung in 70%-igem Alkohol mit Eosin, bei *Batillipes* und *Echiniscoides* Hämalaun. Differenzierungen nahm er erst am Schnitt selber vor. Makrobioten wurden in die kleinsten Einnehmekapseln aus Gelatine eingebettet (p. 491). Die bereits vorgefärbten Tiere konnten am besten in Nelkenöl-Kolloidum geschnitten werden.

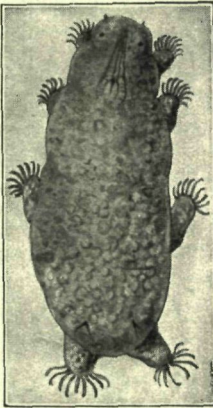


Fig. 5.
Echiniscoides sigismundi
(M. Schultze); etwa 200:1.
Nach RICHTERS aus BREHM.

Als Hauptfärbemittel schlägt MARCUS Hämalaun (nach Mayer) und Eisenhämatoxylin (nach Heidenhain) unverdünnt oder auch verdünnt und angesäuert vor. MARCUS und alle seine Vorgänger klagen sehr über Schrumpfung der Tiere. Ersterer glaubt sogar, daß „ein ungeschrumpftes, gut gefärbtes Totalpräparat“ gewissermaßen „Zufallssache“ sei. Zedernholzöl ist, nach MARCUS, das beste Einschlußmittel für Totalpräparate, Dammarharz für Schnitte. Alle Tardigradenforscher empfehlen zur Auflösung der kalkigen Bestandteile des Bukkalapparates Eisessig.

Eidonomie und Anatomie

1. Äußere Erscheinungsform, Größe, Färbung usw. — Als kleinste der hier in Betracht kommenden Formen wird *Bathyechiniscus* mit 119 μ Länge und 33 bis 34 μ Dicke angegeben. Da wir aber nicht genau wissen — es lag nur ein einziges Tier in bereits konserviertem Material zur Untersuchung vor —, ob wir es mit einer Jugendform oder mit einem ausgewachsenen Tiere zu tun haben, so können diese Zahlen nur mit Vorbehalt mitgeteilt werden. Die von CUÉNOT aufgefundene parasitische Form mißt 100 bis 180 μ . Alle anderen marinen Tardigraden sind ausgewachsen größer. Eine Mittelstellung nimmt *Halechiniscus gutilei* mit 200 μ ein. Hierzu rechnen wir dann die wahrscheinliche Jugendform *Microlyda dujardini* mit 100 μ Länge. *Echiniscoides sigismundi* mißt im Durchschnitt nach MARCUS (p. 497) auch nur 200 μ . Viele Tiere können aber bis über 300 μ lang werden. RAHM selbst hat solche von 340 μ Länge gemessen. Sie stammten aus Scheveningen von der holländischen Küste. *Batillipes* gibt MARCUS (p. 525) mit 720 μ Länge an (durchschnittlich aber nur 400 bis 600 μ ; junge Tiere etwa 150 μ). Es folgen dann die Makrobioten, *Macrobiotus stenostomus* Richters mit 500 μ ; als *Simplex*-Form mit 464 μ .

Schon ein erster Blick auf die Gestalt der marinen Tardigraden überzeugt uns, daß die Formen ihrem Milieu in der denkbar günstigsten Weise angepaßt sind. Wir unterscheiden a) Brandungstiere, b) solche, die sich vorzugsweise im Sande aufhalten, und c) schließlich eine parasitische Form.

Die 3 Formen, die bisher allein an den deutschen Küsten gefunden wurden, sind sehr leicht voneinander zu unterscheiden. *Echiniscoides sigismundi* erinnert an die gepanzerten Echinisciden unter den Land-

tardigraden; die Panzerung wird aber nur durch die vielen Querfalten, die individuell der Zahl nach wechseln, vorgetäuscht. Die Kutikula

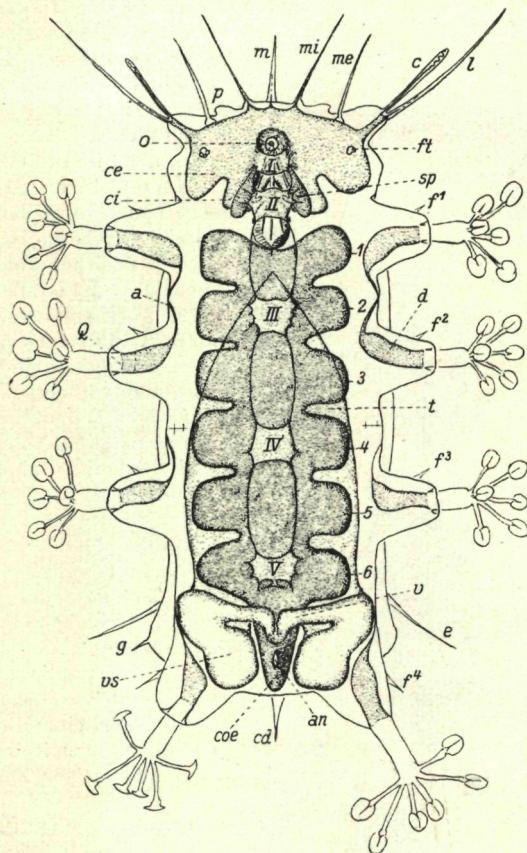


Fig. 6. Ventralansicht eines ♂ von *Batillipes mirus* Richters, ohne Muskulatur.

a proximale Ansatzstelle der Extremitätendrüse; *an* Anus;
ce äußerer Gehirnlappen; *ci* innerer Gehirnlappen; *coe* terminaler Blindsack;
d Extremitätendrüse; *ft* Fettröpfchen; *o* Mundöffnung; *Q* distale Ansatzstelle der Extremitätendrüse; *sp* Munddrüse; *t* Hoden; *v* Vas deferens;
vs Vesicula seminalis; *1* bis *6* Darmdivertikel;

I Unterschlundganglion; *II* bis *V* erstes bis viertes Bauchganglion.

Von den Körperanhängen sind bezeichnet die Kopfanhänge als:
m Mediancirrus; *mi* innere Medialcirren; *me* äußere Medialcirren;
p der pupillenförmig ausgezogene Vorderrand des Kopfes; *c* Sinneskölbchen mit Borste (*l*). — Von den Anhängen der dorsalen Körperseite bedeuten *f*¹ bis *f*⁴ Dornen auf dem Basalglied aller Extremitäten;
cd unpaariger medianer Caudalcirrus; *e* Borste zwischen drittem und viertem Beinpaar; *g* Marginaldorn in der Mitte zwischen dem dritten und viertem Beinpaar (kann aber auch einerseits oder beiderseits fehlen).
 300:1. — Nach MARCUS.

ist glatt und hyalin. Meistens sind die Tiere hellgelb bis rosarot gefärbt, oft auch ganz farblos. MARCUS konnte an einigen Exemplaren

die bereits durch WANDA V. WENCK (p. 491) bekannt gewordene rötliche Färbung wahrnehmen (p. 520). *Echiniscoides sigismundi* fällt sofort durch die zahlreichen Krallen an den Extremitäten auf. Sie stimmt der Zahl nach nicht an allen Beinpaaren überein. Gewöhnlich wurden 5 bis 9 Krallen beobachtet (selten 10), wobei dann

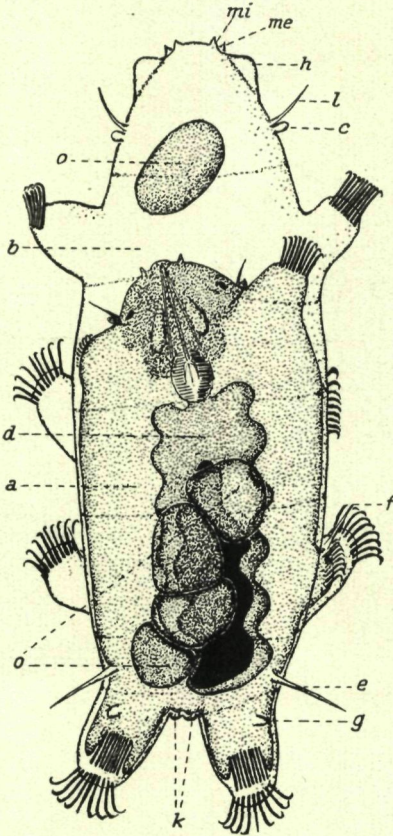


Fig. 7.

Unvollständige letale Häutung bei *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze).

Das Tier (a) kann aus seiner Hülle (b) nicht heraus und legt in sie seine Eier (o) ab; d Darm mit kollabiertem Inhalt (schwarz); Körperanhänge: c Clava; e Borste; f Borste auf dem dritten Beinpaar; g Papille auf dem vierten Beinpaar; h laterale Kopfverbreiterung; k kaudale Doppelfalte; l Cirrus lateralis; me Cirrus medialis externus; mi Cirrus medialis internus. — Etwa 500 : 1. — Nach MARCUS.

die Tiere mit weniger als 7 Krallen als junge Tiere, die noch nicht im Besitze aller ihrer Körperanhänge sind (vgl. unter den Landtardigraden die Echinisciden), betrachtet werden. Über die Körperanhänge belehrt die Fig. 7. Es ist die von MARCUS vorgeschlagene Nomenklatur (p. 497) verwandt worden.

Batillipes unterscheidet sich von der vorhergenannten Art auf den ersten Blick durch seine schaufelförmigen Zehen und den etwas plumpen Körperbau. Die Kutikula ist dicht gekörnelt (RICHTERS und MARCUS). Die vielen Kopfanhänge (s. Fig. 6) verleihen dem Tier, wie das RICHTERS

mit Recht hervorhebt, ein „welsartiges“ Aussehen. Eine äußere Segmentierung ist nur ganz schwach vorhanden. Die Beine lassen einen Endabschnitt erkennen, der mit den schaufel- oder löffelartigen Zehen in den vorderen Teil eingezogen werden kann. MARCUS (p. 527) lagen immer 6-zehige Exemplare vor. Nach RICHTERS (1909) und HAY (p. 251) kommen gelegentlich auch 5-zehige vor. Das Tier ist ganz durchsichtig glashell, wobei sich dann der schwarzbraun oder gelblich gefärbte Darm gut abhebt. Bei dem gestreckt eiförmigen *Halechiniscus gutteli* sind die Stelochopodien deutlich 4-gliedrig,

was bei keiner andern bisher bekannten Tardigradenart (außer bei *Microlyda*, die deshalb auch als Jugendform von *Halechiniscus* angesehen wurde [RICHTERS 1908, p. 82]) der Fall ist. Ähnlich wie bei *Batillipes*

können die Zehen-Endglieder in die beiden Basalglieder zurückgezogen werden. Bei der bisher bekannt gewordenen einzigen Art der Gattung *Halechiniscus*, *H. gutteli* Richters, wurden 4 Krallen beobachtet. Jugendliche Tiere mit nur 2 Krallen sind durch RICHTERS auch bekannt geworden. Die Kutikula ist sehr zart; ob gekörnelt oder nicht, war an dem zur Untersuchung vorliegenden Material nicht mehr zu erkennen. Die Tiere erscheinen farblos bis auf den schwarzen Darminhalt.

Die beiden marinen Makrobioten, die RICHTERS beschrieben hat, von denen aber *M. appellöfi* zu *M. stenostomus* gehört, erinnern, der großen Krallen an den Beinpaaren wegen, an die aus dem Süßwasser bekanntgewordene Art *M. macronyx*. RICHTERS glaubte auch bei der ersten Durchsicht des Materials die Süßwasserform vor sich zu haben. Erst die Prüfung des Bukkalapparates bewog ihn, eine neue Art aufzustellen. Die Krallenpaare (s. Fig. 8) sind an der Basis nicht verwachsen; von ungleicher Länge die äußeren, von gleicher Länge die inneren Paare. Die große Kralle des äußeren Paares ist an der Spitze fast im rechten Winkel umgebogen und trägt, wie eine Kralle des inneren Paares, eine rückständige Borste. Die Art ist relativ noch großkralliger als *M. macronyx*. Das Tier ist, wie fast alle Makrobioten, durchsichtig farblos; nur die öfters in großer Zahl vorhandenen Blutkörperchen (s. S. XI. b 11) sind bräunlich bis schwärzlich gefärbt, wie auch der Mageninhalt oft schwarz erscheint.



Fig. 8.
Krallen von *Macrobiotus stenostomus* Richters;
2200 : 1.
Nach RICHTERS.

Nur kurz sei auf die äußere Gestalt der beiden in der Nord- und Ostsee noch nicht nachgewiesenen Arten, *Tetrakentron syntactae* Cuénot und *Bathychiniscus tetronyx* Steiner, hingewiesen. Erstgenanntes ist parasitisch und infolgedessen, durch die Anpassung an die veränderte Lebensweise, abgeplattet, im Gegensatz zu den übrigen Arten, die wurmartig oder länglich eiförmig erscheinen. Die Kutikula ist glatt; eine Panzerung und Körnelung war nicht wahrzunehmen. An den Beinen trägt das Tier 4 winzig kleine, gleichlange, 3-zählige Krallen (Fig. 4). Die Tiere selbst sind bis auf den schwärzlichen Darminhalt fast durchsichtig. Die andere Art unterscheidet sich von den bisher beschriebenen marinen Tardigraden durch die gezähnte Leiste an sämtlichen Zehenenenden (Fig. 9). Die Kutikula ist glatt. Über die Farbe und das Innere dieses Tieres können wir nichts sagen, da es bisher nur nach konserviertem Material bekannt geworden ist (Fig. 2).

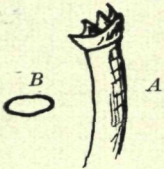


Fig. 9.
Bathychiniscus tetronyx
Steiner.
A Einzelne Kralle;
etwa 3000 : 1.
B Querschnitt durch
eine Kralle; etwa 3000 : 1.
Nach STEINER.

2. Innere Anatomie. — Außer *Echiniscoides sigismundi* Schultze und *Batillipes mirus* Richters, über deren „Anatomie und Ökologie“ MARCUS kürzlich eine treffliche Arbeit geschrieben hat, wissen wir über die innere Organisation mariner Tardigraden so gut wie nichts. Es sei denn auch hier nur auf die Anatomie dieser beiden

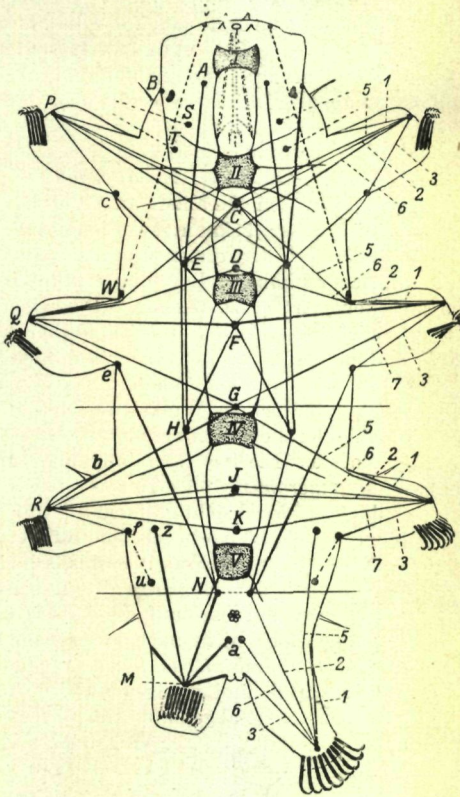
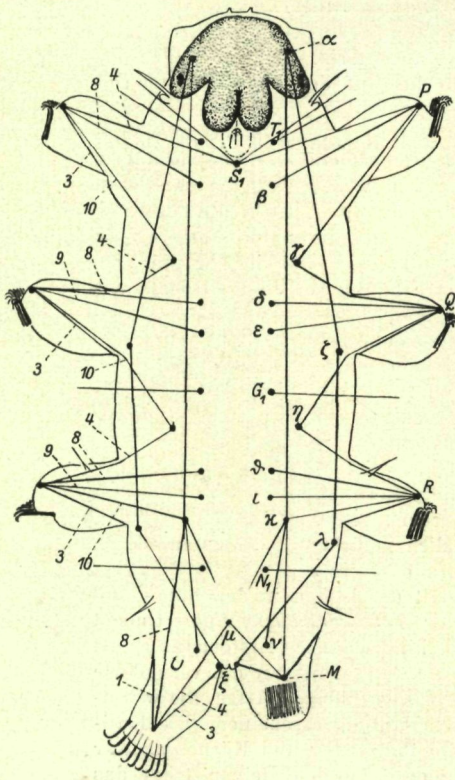


Fig. 10.
Dorsalansicht von *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze), mit Gehirn (Oberschlundganglion) und Muskulatur.

Fig. 11.
Ventralansicht von *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze), mit Unterschlundganglion (I), Bauchganglienreihe (II bis V) und Muskulatur.

MARCUS unterscheidet 4 Stämme der Muskulatur: 1) Zwei dorsale Längsmuskeln $\alpha \rightarrow v$ (Fig. 10), denen $A \rightarrow N$ als ventrale Längsmuskeln entsprechen (Fig. 11); E und H sind Zwischenansatzstellen der ventralen Längsmuskeln (sie deuten auf eine stärkere Krümmungsmöglichkeit der Ventralseite hin); $B \rightarrow H$ sind Parallelmuskelpaare. — 2) $F \rightarrow H$, $F \rightarrow E$ und $C \rightarrow E$ als Mittelverknüpfungen. — 3) Die am weitesten lateral verlaufenden dorsalen Muskelzüge $\alpha \rightarrow \xi$ mit Zwischeninsertionen bei ζ und λ und die ihnen entsprechenden im Bereich des zweiten Beinpaars unterbrochenen ventralen Lateralmuskelpaare $v \rightarrow w$, $e \rightarrow N$. — 4) Zwei ventral getrennte, bei S inserierende Muskeln, die von der medianen dorsalen Ansatzstelle S_1 dorsoventral ziehen mit den dorsal und ventral getrennt ansetzenden Muskeln $T_1 \rightarrow T$, dazu noch die dorsal bei G_1 getrennten, bei G ventral vereinigten, an die Hypodermis tretenden Muskeln mit den dorsal wie ventral getrennt verlaufenden Muskeln $N_1 \rightarrow N$. — Alle übrigen Muskeln von *Echiniscoides* sind Extremitätenmuskeln oder, wie $f \rightarrow u$ und $c \rightarrow E$, direkte Fortsetzungen von diesen. Die arabischen Zahlen 1 bis 4 entsprechen den von BAUMANN (p. 646, fig. 6) mit a bis d bezeichneten Muskeln. Von diesen ist 2 ein ventral entspringender Muskel; 1 und 3 entspringen im Bein, und 3 sind Muskeln, die eine Verkürzung des Beines in sich bewirken (3, manchmal auch 1, ist von der

Arten näher eingegangen. Das myologische Studium wird nach MARCUS (p. 512) dadurch sehr erschwert, daß „der für die Betrachtung der zarten, hyalinen Muskelzüge so förderliche glas-hell-asphyktische Zustand der Moosformen bei *Echiniscoides* nicht zu erzielen ist“. MARCUS unterscheidet vier Muskelgruppen als sogenannte „Stammuskeln“ (Fig. 10, 11): 2 dorsale Längsmuskeln, denen 2 ventrale entsprechen. Wenn das Tier sich häutet oder während der Trockenperioden sich zusammenzieht, wird die Bauchseite mehr in Anspruch genommen. Sie ist deshalb auch reicher mit Muskulatur ausgestattet. Extremitätenmuskeln bedienen die

Beinpaare, verkürzen und strecken das Bein bei der Fortbewegung, wobei dann die beiden mittleren Beinpaare zahlreichere Muskelbänder zeigen als die anderen. MARCUS erklärt das mit der stärkeren Belastung dieser Extremitäten, die die Hauptlast des Körpers (Darminhalt und Geschlechtsorgane) tragen

(p. 516 ff.). Die Muskeln sind glatt. Die fibrillären Muskelzellen besitzen nach MARCUS nur einen Kern. Einige Tardigradenforscher weisen auf die Tatsache hin, daß das Muskelsystem bei keiner Tardigradengruppe hinsichtlich des Baues und der Anordnung ganz übereinstimmt.

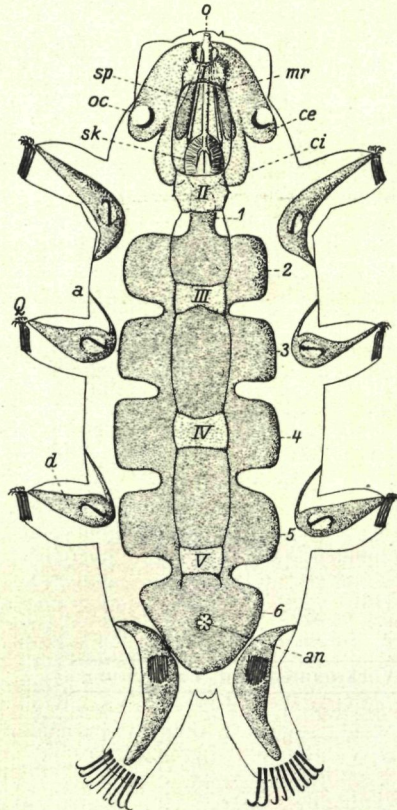


Fig. 12.

Ventralansicht von *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze),

ohne Muskulatur und Gonade.

a proximale Ansatzstelle der Krallendrüse;

an Anus; *ce* äußerer Gehirnlappen;

ci innerer Gehirnlappen; *d* Krallen- oder

Extremitätendrüse; *mr* Mundröhre;

o Mundöffnung; *oc* Auge; *sk* Schlundkopf;

sp Munddrüse; *1* bis *6* Darmdivertikel;

I Unterschlundganglion; *II* bis *V* erstes bis

viertes Bauchganglion; etwa 600:1.

Nach MARCUS.

Dorsalseite aus zu sehen); *4* entspringt dorsal, richtet bei den ersten Beinpaaren das angehobene Bein nach vorwärts und wirkt auch bei der Anziehung des vierten Beinpaars mit; *5* und *6* sind ventral entspringende Muskeln im ersten und vierten Beinpaar; *5*, *6* und *7* entsprechen diesen im zweiten und dritten Beinpaar; *8* ist ein dorsaler Muskel im postanal Beinpaar (außerdem auch noch *4*); die Muskeln *4*, *8*, *9* und *10* versorgen die beiden mittleren Beinpaare, *4*, *8* und *10* außerdem das erste Beinpaar. NB. Es sind in Fig. 11 (nicht aber in Fig. 10) die von PLATE benutzten Buchstabenbezeichnungen für Ursprungs- und Insertionsstellen der Hauptsache nach von MARCUS wieder verwandt worden. — Das Bild der Muskelzüge der marinen Form unterscheidet sich nicht wesentlich von dem einer Moosform (*Macrobiotus*). — Figuren und Text (wenig gekürzt) nach MARCUS (p. 515/517). — Beide Fig. etwa 600:1.

Batillipes besitzt nach MARCUS (p. 537; s. Fig. 8) auch 4 Stamm-muskeln, 2 dorsale und 2 ventrale. Hinsichtlich der Nebenmuskulatur finden sich indessen manche Unterschiede. MARCUS kommt beim Vergleich der beiden Arten zu dem Ergebnis, daß die Muskulatur des *Batillipes* an die der Makrobioten anklängt und die Mitte hält zwischen *Echiniscoides* und *Macrobiotus*.

Die Stammmuskulatur wird beim Biegen des Körpers (die *Batillipes* sind innerhalb ihres Milieus ständig in Bewegung, erklettern ein Sandkörnchen nach dem anderen), bei der Defäkation, Häutung und Eiablage stark in Anspruch genommen. Daß *Echiniscoides* mehr Muskelzellen besitzt, ist, nach MARCUS (p. 541), auch ökologisch bedingt. *Echiniscoides* ist ein Tier der Brandungszone und muß seine Muskeln beim Festhalten und Klettern viel mehr anstrengen als *Batillipes*, der außerdem noch sehr fest mittels seiner Zehenlappen am Substrat anhaften kann (vgl. Fig. 6).

Über das Nervensystem (Fig. 6, 10, 11, 12) ist noch kein vollständiges Bild zu entwerfen, da die spezifischen „Färbungen versagten“ (MARCUS, p. 517). Es scheint aber, daß das Nervensystem bei den Tardigraden große Übereinstimmungen zeigt. Die Ganglienreihe besteht aus einem Oberschlundganglion (Gehirn, s. S. XI. b 19), einem Unterschlundganglion und 4 Bauchganglionknoten. Parallelkommissuren verbinden die Ganglien miteinander, und so entsteht das sogenannte Bauchmark. Die Anordnung der Nervenstränge erinnert, wie KRUMBACH (p. 25) hervorhebt, an den Bau des Nervensystems bei den Anneliden und Arthropoden.

Vorkommen und Verbreitung

Hierzu Fig. 13. Biotope; Abhängigkeit vom Salzgehalt; Sandverdriftung. — Wie schon S. XI. b 1 erwähnt, sind bisher nur 3 Arten mariner Tardigraden von den Küsten der Nord- und Ostsee bekannt geworden. *Echiniscoides sigismundi* — um mit der am weitesten verbreiteten Art zu beginnen — wurde zuerst von GREEFF in Helgoland und von SCHULTZE in Ostende gesehen. Das Tier lebt dort wie an den bisher weiter bekannt gewordenen Fundorten (Scheveningen, Helder, sowie an den skandinavischen und irischen Küsten, bei Rovigno und Neapel, im Algenbelag der Pfähle und Molen inmitten der stärksten Brandung. MARCUS forschte den Lebensbedingungen dieser Art in Helgoland nach und traf sie in „kurzwüchsiger *Enteromorpha*, die Pfähle, Mauern und Betonklötze überzieht“. Namentlich in der Brandungszone an der O-Ecke der Trümmer des ehemaligen U-Boot-Hafens scheint ein diesen Tieren am meisten zusagendes Milieu vorzuherrschen. In den dichten Rasen der *Enteromorpha* können sie sich mit Hilfe ihrer 64 bis 72 Krallen recht gut anklammern. Eine vorübergehende Austrocknung hält nach den Beobachtungen MARCUS (p. 495 ff.) *Echiniscoides* ohne Schaden aus (s. S. XI. b 19). In Regenwasser überführt (nicht aber in Brunnenwasser; RICHTERS), lebten die Tiere weiter. Die *Enteromorpha*-Rasen werden auch bei gelegentlichem Trockenliegen stark durch Regenwasser ausgesüßt, wie MARCUS (p. 496) feststellen konnte. Aktiv lebend, d. h. beweglich, zeigten sich die Tiere allerdings erst nach Überführung in Seewasser. MARCUS nennt diesen

bewegungslosen Zustand der Meerestardigraden einen „asphyktischen“ Zustand und unterscheidet ihn von dem Eintrocknungszustand. Abgesehen davon, daß das Wort „Asphyxie“ in der Physiologie bereits festgelegt ist und besser hier nicht verwendet wird (RAHM 1926, p. 453; 1927,



Fig. 13.

Verbreitung mariner Tardigraden und des *Macrobiotus macronyx* Dujardin in der Nord- und Beltsee, sowie in den benachbarten Gewässern. — (Statt *Echiniscus* ist *Echiniscoides*, statt *M. appellöfi* *M. stenostomus*, statt Doyère Dujardin zu setzen.)

p. 17) ist der bewegungslose Zustand, in dem wir die meisten Moostardigraden antreffen, ehe sie noch vollständig aus der Starre erwacht sind, kaum wesentlich vom Starrezustand zu unterscheiden. Es währt immer eine geraume Zeit, bis die Turgoränderung vor sich gegangen ist. Die Bewegungslosigkeit nach dem Anfeuchten scheint mir die rein physio-

logische Folge des Starrezustandes zu sein. Der normale Zustand in den Geweben wird nicht so schnell wiederhergestellt. Wenn sich die Tiere bei Überführung in Regenwasser auch bald „regenstarr“ zeigten, so wird dieser Zustand sich auch nicht wesentlich von der Starre unterscheiden. Dasselbe konnte RAHM auch bei den im Wasser eingefrorenen Tardigraden beobachten. *Batillipes mirus* wurde bisher nur von der NW-Küste der Kieler Förhde, von der Helgoländer Küste (namentlich an der N-Seite der Düne) und in N-Carolina bei Beaufort bekannt. Nach REMANE (fide MARCUS, p. 521) ist das Tier kein Tiefenbewohner, wie man nach dem ersten Befunde von RICHTERS, der es in 20 m Tiefe antraf, vermuten könnte, sondern ein Sandtier, das in flachem, größerem oder feinerem Sande gleich zahlreich von REMANE angetroffen wurde. In 3 m Tiefe konnte er die Art noch „in großer Menge“ nachweisen, in 8 m Tiefe dagegen nur „sehr selten“ (MARCUS, p. 521). HAY (p. 251) sammelte die Art [seine *B. caudatus* genannte Spezies ist, wie das MARCUS (p. 521) nachgewiesen hat, identisch mit dem von RICHTERS beschriebenen *B. mirus*] aus *Dictyota*. REMANE konnte beobachten, daß die Tiere bei stürmischem Wetter tiefere Wohngebiete aufsuchen (MARCUS, p. 525). MARCUS nimmt an, daß sie durch sogenannte Sandverdriftungen, hervorgerufen durch schwere Grundseen, verfrachtet werden. So konnte er ein Jahr nach den REMANESchen Funden in Helgoland im Dünenande kein einziges Exemplar feststellen.

Macrobotus stenostomus (appellöft) wurde von RICHTERS (1908, p. 83) wiederholt in der Kieler Förhde (die *Simplex*-Form auch im Kleinen Belt) und bei Idreöpollen und Dähnkathe gesammelt.

Die parasitische Form *Tetrakentron synaptae* wurde zuerst durch CUÉNOT von den Mundtentakeln der Holothurie *Synapta inhaerens* Müll., die er aus Roscoff erhielt, entnommen. Er beobachtete immer mehrere Tiere, bis zu 3 Stück, die sich an dieser Stelle fest anklammerten. Löste er sie ab, so suchten sie alsbald wieder die Tentakel auf. RICHTERS hat nachher an demselben Material den Befund CUÉNOTS bestätigt.

Halechiniscus guteli beschrieb RICHTERS aus Schlamm von Austernschalen, die er aus Cancale erhielt. Ob die Tiere die Austernschalen zu ihrem beständigen Wohnsitz erwählt haben, ist, bei dem geringen Material, das zur Untersuchung vorlag, nicht zu entscheiden. Über die wahrscheinliche Jugendform s. S. XI. b 2.

Bathyechiniscus tetronyx, den STEINER zuerst beschrieb (p. 479), entstammt konserviertem Grundseeschlamm, der von der Deutschen Südpolarexpedition aus 400 m Meerestiefe bei der Gauß-Station entnommen wurde.

Bewegung Die Geschwindigkeit wird für die einzelnen marinen Arten sehr verschieden angegeben. Danach bewegen sich *Ech. sigismundi*, *Halechiniscus* und *Batillipes guteli* unverhältnismäßig rasch, während für *Tetrakentron* eine langsame Bewegung angegeben wird. MARCUS hat die Fortbewegung von *Echiniscoides sigismundi* eingehend studiert und kommt zu dem Ergebnis, daß sich die Fortbewegung ähnlich, wie das von *Macrobotus* bekannt wurde (BAUMANN,

p. 647), aber in einem bestimmten Rhythmus (Fig. 14 und 15) vollzieht. So „wird bei *Echiniscoides* zuerst das 1., dann das 4., dann das 3. und dann das 2. Bein bewegt, und zwar ist diese Reihenfolge konstant, aber die Beinpaare bewegen sich nicht auf beiden Körperseiten synchron“ (p. 499). Verhaken sich einige Krallen ineinander, so kann nachher die Bewegung wegen des Ausschaltens eines oder mehrerer Beine auch arhythmisch erfolgen.

Richtig haben LANCE und MARCUS darauf hingewiesen, daß man bei allen Tardigraden eine doppelte Bewegungsart unterscheiden muß, eine normale, die MARCUS (p. 500) bei *Echiniscoides* als mäßig bezeichnet, und eine Fluchtbewegung, wie ich es nennen will. Sobald die Tiere aus ihrem Milieu entfernt werden und unter andere

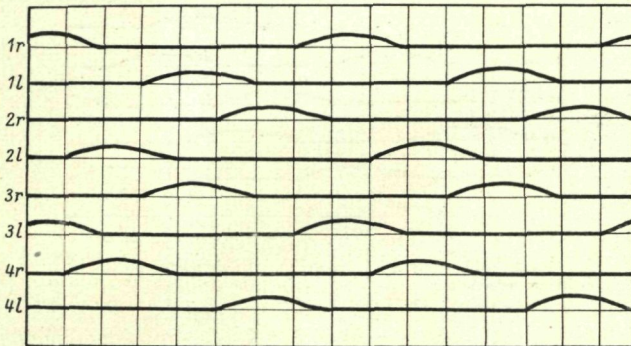


Fig. 14.

Schema des Ganges von *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze).

1r bis 4r erstes bis viertes rechtes Bein; 1l bis 4l erstes bis viertes linkes Bein.

Nach MARCUS.

Verhältnisse geraten, werden sie unruhig und laufen unter dem Mikroskop hin und her. Einen Unterschied konnte MARCUS hinsichtlich der Bewegung des letzten Beinpaares bei *Echiniscoides* und bei *Batillipes* beobachten. Bei *Echiniscoides* ist es aktiv an der Bewegung beteiligt, wie das auch die reichere Muskelversorgung dartut, während es bei jenem, wie auch bei den Makrobioten, rein passiv nachgeschleppt wird.

Die Muskeln dienen dazu, die Extremitäten zu krümmen und einzuziehen, aber nicht sie zu strecken. Die Streckung wird durch den Binnendruck des Körpers bewirkt, wobei dann einige Muskeln das Bein von der Unterlage abheben (MARCUS, p. 501). Die ganze Kralle des letzten Beinpaares kann so weit nach innen eingezogen werden, daß man nur noch die äußersten Spitzen der Krallen sehen kann. Bei den anderen Beinpaaren sind zwar auch die Krallen zusammenklappbar, werden aber nicht so weit wie beim ersten Beinpaar nach innen eingezogen. Zuweilen sieht man einen *Echiniscoides* mit seinen Hinterkrallen fest in einen *Enteromorpha*-Faden verankert und mit dem übrigen Körper frei herabhängen.

Die Fortbewegung bei *Batillipes* verläuft in etwas anderer Weise, als das eben für *Echiniscoides* geschildert wurde. *Batillipes* schleppt,

nach MARCUS, bei der gewöhnlichen Art der Fortbewegung immer das letzte (4.) Beinpaar nach und benutzt es nur aktiv beim Klettern. MARCUS stellte ferner fest, daß *Batillipes* rückwärts zu laufen vermag. Der Rhythmus der Bewegung ist derselbe wie bei *Echiniscoides*. Die Schnelligkeit, mit der *Batillipes* sich vorwärts bewegt, berechnete MARCUS mit 100μ pro sec. Diese außerordentlich große Schnelligkeit dürfte aber eine anomale, durch die Fluchtbewegung aus dem Untersuchungsgefäß bedingte sein. Immerhin scheint *Batillipes* auch in normalen Lebensverhältnissen sich recht schnell von der Stelle zu bewegen. Man sieht ihn eifrig turnend auf den Sandkörnchen herum-

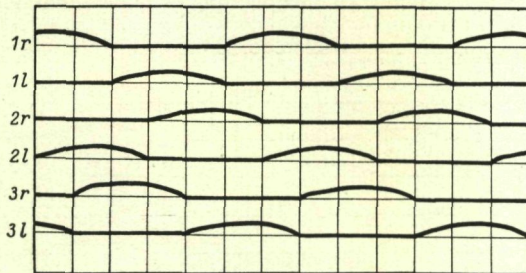


Fig. 15.

Schema des Ganges von *Batillipes mirus* Richters. 1r bis 3r erstes bis drittes rechtes Beinpaar; 1l bis 3l erstes bis drittes linkes Bein; das vierte nicht oder nicht rhythmisch an der Bewegung beteiligte Beinpaar wurde fortgelassen. — Nach MARCUS.

klettern und nur kleine Strecken ruckweise laufen (Fig. 17). Oben (S. XI. b 13) wurde schon erwähnt, daß *Batillipes* durch schwere Grundseen mit dem Sande, in dem er sich gerade aufhält, meilenweit verfrachtet werden kann.

Die Bewegungsgeschwindigkeit der Makrobieten hat BAUMANN (p. 648) an *Macrobiotus hufelandi* festgestellt. Er fand, daß sich die Tiere etwa 2 mm in der Minute von der Stelle bewegen. Die Gangart besteht in einer alternierenden Bewegung der Beinpaare, die dann aber wieder plötzlich paarweise vorwärts gesetzt werden, wobei die letzten Beinpaare zum Nachschieben des Körpers ähnlich wie die Afterfüße einer Raupe benutzt werden.

Stoffwechsel *Echiniscoides* ernährt sich von *Enteromorpha*-Zellen und von Detritus. MARCUS konnte ein Anbohren und Ausaugen der Algenzellen nachweisen. *Batillipes* saugt, wie es scheint und wie der Darmbefund nahelegt, Diatomeen aus, verschmäht aber auch nicht pflanzlichen Detritus. Über die Nahrung der anderen marinen Tardigraden ist so gut wie nichts bekannt. Ob *Tetrakentron* die Tentakeln seines Wirtes anbohrt, also ein echter Parasit ist, bedarf auch erst noch des Nachweises. Der Mund befindet sich bei *Batillipes*, wie bei allen anderen Tardigraden, auf der Bauchseite, ist aber etwas mehr nach hinten zu verlagert als dies bei *Echiniscoides sigismundi* der Fall ist (vgl. Fig. 6 und 11 [o]). Die Körperwand umgibt

die Mundöffnung bei *Batillipes* scheibenförmig, bei *Echiniscoides* konisch (MARCUS). Die Stilette, mit deren Hilfe die Algenzellen angebohrt werden, ragen bei beiden Arten in die Mundhöhle hinein. Die Schlundkopfeinlagerungen stimmen, abgesehen von der Länge, bei beiden Arten überein. MARCUS macht darauf aufmerksam, daß diese Einlagerungen nicht, wie man das bisher von den Chitinstäbchen der Makrobioten annahm, als Kauzähne bei der Nahrungszerkleinerung mitwirken. Eine solche Funktion ist ausgeschlossen, weil die Muskeln in dem Augenblick, in dem die Nahrung mit den Chitinstäbchen nur in Berührung kommen kann, d. h. kurz vor dem Austritt aus dem Schlundkopf, in den Ruhezustand zurückkehren, also keinen Kauakt ausüben können. MARCUS hält die Einlagerungen für „Aussteifungen des Schlundkopflumens, die einem Teil der Schlundkopfmuskulatur zur Insertion dienen“.

Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme würde sich etwa, wie folgt, abspielen: Die Nahrung wird in flüssigem, breiartigem Zustande eingesogen, nachdem die Stilette die Pflanze angebohrt haben. Dabei legt sich der kutikularisierte Ring fest an die Pflanze an. Beim Strecken der Muskeln des Schlundkopfes erweitert sich der Hohlraum und die Nahrung wird wie von einer Saugpumpe hineingezogen. Sobald dann die Muskeln wieder erschlaffen, nimmt der Schlundkopf seine alte Form an, wobei dann der Chlorophyllbrei in den Mitteldarm gepreßt wird. Der Bukkalapparat ist in seinen Einzelheiten noch lange nicht von allen Tardigradenarten bekannt. Nach MARCUS besitzt *Batillipes* Stilet-Träger, die *Echiniscoides* fehlen. *Halechiniscus* scheint einen ähnlichen Bau des Schlundkopfes zu besitzen wie *Batillipes*. Bei *Macrobiotus appellöfi* erkennt man außer den 3 stäbchenförmigen, zuweilen wie gebrochen erscheinenden Chitineinlagerungen noch Apophysen. Bei *Tetrakentron* scheint die chitinige Auskleidung

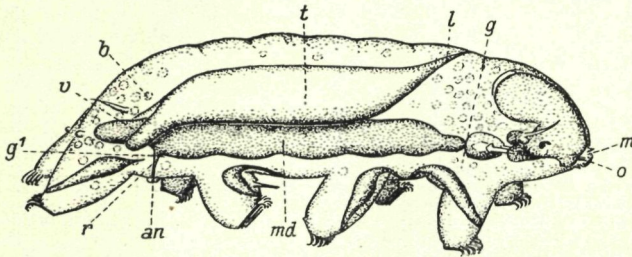


Fig. 16.

Laterallbild eines ♂ von *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze).
 an Anus; b „Blutkörper“; g Grenze zwischen Stomodaeum und Mesodaeum;
 g^l Grenze zwischen Mesodaeum und Proktodaeum; l Ligament des Hodens;
 m Mundhöhlenwandung, ausgestülpt; md Mitteldarm; o Mundöffnung;
 r Rectum; t Hoden; v Vas deferens. — Etwa 400:1. — Nach MARCUS.

im Schlundkopf zu fehlen. Die Schlundkopfeinlagerungen, die Stilette und ihre Träger, sind bei *Batillipes* (s. MARCUS, p. 531) auch kalkiger Natur.

Als Ösophagus, fälschlich auch „Mitteldarm“ genannt, gilt ein nicht mehr chitinisieretes, dünnes Röhrchen von geringer Länge. Auf ihn

folgt der Magen (oder der Mitteldarm), der nach MARCUS bei den beiden von ihm untersuchten Arten konstant 6 Divertikel zeigt (Fig. 12). Eine Zilienauskleidung des Magens scheint bei allen Tardigraden zu fehlen. Den chitinierten Enddarm bezeichnet man, weil die Geschlechtsprodukte in diesen entleert werden, als Kloake (Rectum; Fig. 16).

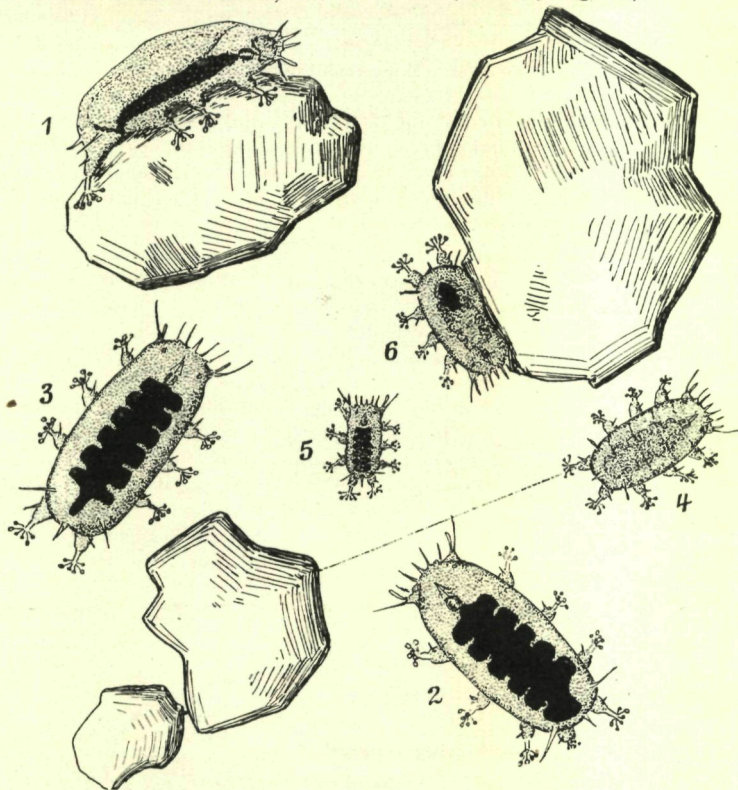


Fig. 17.
Habitusbild von *Batillipes mirus* Richters, zwischen Sandkörnern.
1 Lateralansicht eines geschlechtsreifen ♀; 2 Dorsalansicht eines geschlechtsreifen ♂;
3 Dorsalansicht eines geschlechtsreifen ♂; 4 junges Tier, kurz nach der Häutung, an
einem Sekretfaden 2 Sandkörner hinter sich her ziehend; 5 ganz junges Tier; 6 junges
Tier mit kollabiertem Darminhalt, kurz vor der Häutung, beim Fortschieben eines Sand-
kornes. — Etwa 150:1. — Nach MARCUS.

Der After ist nach MARCUS (p. 531) bei *Echiniscoides* und *Batillipes*, im Gegensatz zu den Landtardigraden, die einen quergestellten Afterschlitz besitzen, länglich elliptisch. Die rosettenförmigen Kutikularfalten von *Echiniscoides* (s. Fig. 12) fehlen bei *Batillipes*. MARCUS konnte bei beiden Arten weder Vasa Malpighii noch Enddarmdrüsen auffinden.

Über die Exkretionsorgane bei den Tardigraden herrscht noch nicht völlige Klarheit. Nach MARCUS (p. 509) scheinen die Mittel-

darmzellen für eine Exkretspeicherung in Betracht zu kommen. Dort fanden sich außer Nahrungskörperchen auch „polygonale, stark lichtbrechende Gebilde, die wir mit BASSE für Kristalle halten möchten und die wir auch in den Fäkalklumpen wieder angetroffen haben. Es dürften das Exkretkristalle sein“. Auch Farbversuche ließen auf eine Exkretspeicherung in den Mitteldarmzellen schließen.

Drüsen, die der Erneuerung der Krallen dienen, finden sich unmittelbar hinter den Krallen. Ihre Größe wechselt sehr, je nach der Inanspruchnahme (vgl. MARCUS, p. 503 ff.).

Die Unterflächen der schaufelförmigen Zehen von *Batillipes* werden durch ein Klebsekret angefeuchtet. MARCUS konnte wiederholt *Batillipes* beobachten, die sekundenlang Sandkörnern, die die Tiere um das 20-fache des Volumens übertrafen, mit sich schleppten (Fig. 17). Mittels dieses klebrigen Saftes vermag *Batillipes* außerordentlich fest an der Unterlage zu haften.

Die als „Blutkörperchen“ bezeichneten schwärzlichbraun gefärbten Kügelchen, die oft in großer Menge im Körperinnern des Tieres sichtbar sind und bei jeder Bewegung hin und her rollen, sind als Reservestoffzellen anzusprechen. Bei ausgiebiger Ernährung vermehren sie sich zusehends.

Die chitinenen Auskleidungen des Bukkalapparates werden bei der Häutung (s. S. XI. b 21) mit ausgestoßen.

Sinnesleben

Als Augen funktionieren bei *Echiniscoides* „unmittelbar dem Gehirn anliegende invertierte Pigmentbecherzelle“ (MARCUS, p. 518). MARCUS spricht das vor dem Pigmentbecher liegende blasenartige Gebilde als die zur Sehzelle umgewandelte Ganglienzelle an. Die von HAY für *Batillipes* erwähnten kleinen, fast farblosen Augen, d. h. hyaline dem Gehirn anliegende Gebilde, hält MARCUS (p. 543) nicht für Sehorgane, sondern für Fettansammlungen, wie ihre Löslichkeit in Alkohol usw. beweisen dürfte.

Echiniscoides ist, wie die Versuche von MARCUS (p. 519) zur Genüge dartun, positiv phototaktisch. Außer *Batillipes* scheinen auch *Tetrakentron*, *Halechiniscus* und *Bathechiniscus* blind zu sein. Freilich beweist das Fehlen der Augen noch nicht, daß die Tiere überhaupt kein Organ zum Aufnehmen der Lichtreize besitzen. MARCUS, der mit *Batillipes* auch in diesem Sinne eingehende Versuche anstellte, konnte indessen nie eine Reaktion auf Lichtreize bei diesen Tieren feststellen.

Organe des chemischen Sinnes sind bei den Tardigraden noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Man hat sie schon lange in den Zapfen oder Kölbchen am Kopfende oder an den Seiten des Körpers oder am Hinterende vermutet. MARCUS hat zuerst den Nachweis erbracht, daß die Zapfen oder Zirren am Vorderende bei *Batillipes* von einem Nerven versorgt werden. Da die Annahme motorischer Nerven aus Mangel an entsprechender Muskulatur abzulehnen ist, dürften wohl hier nur sensorische Nerven in Frage kommen. Die Vermutung liegt nahe, zuerst an einen mechanischen Sinn zu denken, wie das auch die Beobachtung MARCUS', der die Tiere ins

Wasser zurückkriechen sah, sobald der Mediancirrus die Wasseroberfläche berührte, nahelegt. MARCUS hält *Batillipes* auf Grund seiner Beobachtungen an gefangen gehaltenen Tieren für „stark positiv thigmotaktisch“. Ferner konnte er hier eine Reaktion auf Wasserbewegung wahrnehmen. Wirkt die Wasserbewegung der Laufrichtung entgegen oder fällt sie mit der Laufrichtung zusammen, so sucht sich das Tier fest an den Untergrund zu schmiegen, um nicht mit fortgerissen zu werden.

Der Bau des Gehirnes ist bei *Echiniscoides* und *Batillipes* verschieden. Bei der ersten Art ist es nach MARCUS (p. 517, 518, 541) erheblich größer als bei den Makrobioten. Die äußeren Lappen sind recht kurz, die inneren miteinander verschmolzen und fast den ganzen Schlundkopf überdeckend, während die äußeren wie inneren Lappen bei *Batillipes* annähernd gleiche Länge und gleiche Breite aufweisen

Trockenschlaf Interessante Feststellungen machte MARCUS über den Trockenschlaf oder die Trockenstarre der marinen Art: *Echiniscoides sigismundi*. Nahm man bisher von den Wassertardigraden (RAHM 1927, p. 82) an, daß sie nur ausnahmsweise in den sogenannten anabiotischen Zustand verfallen können, d. h. die Fähigkeit besitzen, längere Zeit ohne Wasserzufuhr trocken zu liegen, um nachher wieder beim Wasserzusatz aufzuwachen, wie dies von allen Landtardigraden nachgewiesen ist, so konnte MARCUS bei *Echiniscoides* ein Überstehen einer kürzeren Trockenperiode ohne Schaden nachweisen. Schon das Auffinden zahlreicher Tiere an der oberen Hochwassergrenze in Helgoland, die nur einmal im Laufe von 12 Stunden etwa 5 bis 30 cm hoch von Meerwasser überflutet wird, die übrige Zeit aber, abgesehen von einigen Spritzern, trockenliegt oder höchstens von Regenwasser ausgewaschen wird, bewogen MARCUS, die Angaben früherer Forscher auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. Er fand zunächst, wie das schon (S. XI. b 11) hervorgehoben wurde, daß diese Art etwa 10 Tage lang (äußerste Grenze?), ohne Schaden zu nehmen, trockenliegen kann. Eine 4-wöchentliche Austrocknung wirkte immer tödlich. Einen Unterschied zwischen einem asphyktischen und ausgetrocknetem Zustand zu machen, wie MARCUS das versucht, liegt meiner Meinung nach (s. S. XI. b 12) kein Grund vor. Dieser asphyktische Zustand dürfte nur ein besonderer Modus der Austrocknungsform sein. MARCUS (p. 495) konnte auch keinen „deutlichen Unterschied zwischen asphyktischen und eingetrockneten Tieren bezüglich der Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung oder der Schnelligkeit des Wiederauflebens“ feststellen.

Batillipes stirbt ziemlich rasch außerhalb des Salzwassers. Nur 5 Minuten langes Verweilen außerhalb des Wassers schadete den Tieren nicht. Von den anderen Arten ist über die Widerstandsfähigkeit gegen austrocknende und das Milieu verändernde Einflüsse nichts bekannt geworden.

Fortpflanzung Die Tardigraden sind getrenntgeschlechtlich. Das Geschlecht ist nach MARCUS bei den beiden von ihm untersuchten Arten, *E. sigismundi* und *B. mirus*, „leicht an den letzten Darm-

ventrikeln und an dem terminalen Blindsack zu erkennen“. Sind die Divertikel symmetrisch und befindet sich der Blindsack zwischen den Hodenausführungen, so haben wir ein reifes ♂ vor uns. Sind die letzten Darmventrikel an einer Seite durch den Ovidukt zur Seite gedrängt, so dürfen wir auf ein reifes ♀ schließen. Da der Darminhalt (schwärzlich oder gelb) sich von der Umgebung deutlich abhebt, ist auch bei schwächerer Vergrößerung dieser Geschlechtsunterschied uns schwer festzustellen.

Der Hoden liegt bei *Echiniscoides* dorsal vom Darm und ist durch nur ein Aufhängeband, im Gegensatz zu den Makrobioten, am Rücken des Tieres befestigt (Fig. 16, t). Der Hoden sowohl wie die Eierstöcke werden paarig angelegt. Bei *Echiniscoides* und *Batillipes* ist das Ovarium am Ende „unsymmetrisch verschmälert“ (MARCUS, p. 511). Der Ovidukt geht von der verjüngten Seite aus. Ein Receptaculum seminis, wie es BAUMANN (p. 60) bei *Macrobiotus hufelandi* vor der Einmündung des Ovariums in den Enddarm feststellen konnte, ist bei *Echiniscoides* und *Batillipes* noch nicht nachgewiesen. MARCUS sah bis zu 8 reife Eier gleichzeitig im Ovarium. CUÉNOT (p. 18) beobachtete reife ♀ von *Tetrakentron* mit 2 großen Eiern. *Batillipes* zeigt einen Unterschied im Bau des Hodens gegenüber *Echiniscoides*. Der kaudale Teil ist zu mächtigen Endsäcken erweitert, von denen „annähernd gerade, fast horizontal verlaufende Ausführgänge ausgehen“. MARCUS sah in diesen Ausführgängen wie auch in den vorhin erwähnten erweiterten Endsäckchen des Hodens (Vesiculae seminales?) lebende Spermien, konnte aber nie trotz vorhandener reifer ♀ eine Kopulation oder Eiablage beobachten (Fig. 6, t, vs).

Die Eier der Tardigraden werden teils frei, teils in den Hautsack abgelegt. *Echiniscoides* und *Batillipes* legen normalerweise die Eier frei ab. Die gelegentlich aufgefundenen Hautsäcke mit dem toten Muttertier an der Seite sind anormale krankhafte Erscheinungen. Die Eier des *Echiniscoides sigismundi* sind oval und glattschalig. Es scheinen in der Regel nur 2 Eier hintereinander abgelegt zu werden. Die Größe derselben variiert etwa zwischen 30,6 μ bis 41 μ Länge und 27 bis 22,5 μ Breite. *Batillipes* legt die Eier auch frei ab. Nach MARCUS können etwa 3 bis 5 Eier gleichzeitig reif werden.

Ob sekundäre Geschlechtsmerkmale vorhanden sind, wie sie in den Nebenhäkchen der Makrobioten oder den Dornen der Echinisciden vermutet werden, ist noch ungewiß. RICHTERS (p. 83) weist auf den Unterschied in der Länge der Sinneskölbchen am Kopfe der von ihm bisher allein gesehenen und beschriebenen Art *Halechiniscus gutteli* hin. Ist der zarthäutige Sinneskolben neben der derben Borste länger als diese, so spricht er das Tier als ♂ an. Im umgekehrten Falle wären es ♀. Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern scheinen bei den marinen bisher bekannt gewordenen Formen nicht vorhanden zu sein.

Entwicklungsgeschichte

Da die Tardigraden keine eigentliche Metamorphose durchmachen, kann man die Jugendformen, die sich von den alten Tieren nur durch geringere Zahl an Krallen oder Körperanhängen unterscheiden, nicht als Larven bezeichnen.

Echiniscoides (Fig. 7) häutet sich nach den Beobachtungen von MARCUS sehr oft, viel öfter als *Batillipes* oder ein *Macrobiotus*, über deren Zahl aber auch die verschiedensten Aufzeichnungen seitens der Beobachter vorliegen. MARCUS konnte bei *Echiniscoides* auch eine größere Anzahl von Krallen nach der Häutung feststellen, als dem Wachstum entsprach; zuweilen vermehrt sich die Zahl der Krallen bei der Häutung aber auch nicht. Der Vorgang der Häutung ist etwa folgender: Die Tiere sind immer vor der Häutung im Besitze eines vollständigen Bukkalapparates. Sie defäzieren immer im Zusammenhang mit einer Häutung (*Echiniscoides* sowohl wie *Batillipes*), ja scheinen diesen Akt nur mit einer Häutung, im Gegensatz zu den anderen Tardigraden, aus mechanischen mit dem Binnendruck zusammenhängenden Gründen zu verbinden (MARCUS, p. 533 ff.). Indem die alte Kutikula durch Aufnahme von Wasser aufquillt, vergrößert sich die Hüllenoberfläche, es dringt Wasser zwischen die alte und neue Kutikula durch die Poren, die jetzt erst durchlässig werden, das Tier bewegt sich lebhaft und vergrößert den Raum durch Ausspannen der Falten der alten Kutikula. Gleichzeitig sucht sich das Tier durch bohrende Bewegungen des Stiletapparates aus seiner alten Hülle zu befreien. Die Auskriechöffnung befindet sich nicht an der engen kutikularisierten Mundöffnung, sondern „etwas ventral von der alten Mundöffnung“ (MARCUS, p. 536). Nach der Häutung, die durch die einmal gemachte Öffnung in der alten Kutikula, die sich durch das Hindurchzwängen des Körpers rasch erweitert, schnell vor sich geht, erscheint der Mitteldarm farblos. Nicht immer findet nach der Häutung eine Zunahme der Krallen statt. So besitzt *Batillipes* meist gleich nach dem Auskriechen aus dem Ei die bereits volle Zahl der Krallen, nämlich 6. Zweikrallige oder, wenn wir *Microlyda* als jugendlichen *Halechiniscus* auffassen, auch einkrallige Jugendformen wurden von *Halechiniscus gutteli* durch RICHTERS beschrieben.

Über die embryonale und postembryonale Entwicklung der marinen Formen wurde noch nichts bekannt. Für die übrigen sei auf W. v. WENCK verwiesen.

Phylogenetisches

Den Tardigraden die ihnen zugehörige Stellung im System auf Grund der Phylogenese zu geben, wurde schon vielfach versucht. Diese Versuche scheitern alle an der bisher noch viel zu lückenhaften Kenntnis der Entwicklungsstufen dieser kleinen Gruppe. RICHTERS (p. 40) glaubte nach Auffindung der marinen Gattungen *Batillipes* und *Halechiniscus* die Tardigraden unter die Anneliden einreihen zu müssen. (Man vergleiche hierzu auch die Ausführungen KRUMBACHS im „Handbuch der Zoologie“, 3, p. 53.) Die Auffassung RICHTERS' wurde zuerst von der Mehrzahl der Tardigradenforscher geteilt. Er stützte seine Ableitung auf den Bau des muskulösen Schlundkopfes (vergl. auch BAUMANN, p. 65), der Tardigradenkralle, bzw. Annelidenborste, sowie auf die Ähnlichkeit von Kopf, Rumpf und Afterzirren, schließlich auch auf den Bau der Extremitäten. Die letzteren lassen bei oberflächlicher Betrachtung an Anneliden denken. Die stummelförmigen Beine legen den Gedanken an die Parapodien der Borstenwürmer nahe. RICHTERS glaubte auch in der Kralle des *Batillipes*

und des *Halechiniscus* ein Analogon zur Annelidenborste vor sich zu haben, eine Vermutung, die bereits BÖRNER ausgesprochen hatte. Ferner soll die 2-ästige Kopffirre des *Halechiniscus gutteli* dem Bau der Kopffirren mancher Anneliden ähnlich gebaut sein. Mund- und Afterzirren legen ähnliche Vermutungen nahe. MARCUS verwirft diese Annahme. Neuestens hat CUÉNOT versucht, die Tardigraden seinem Stammbaum der Arthropoden einzugliedern. Er stellt sie zwischen die Pararthropoden, zu denen er die Onychophoren rechnet, und die eigentlichen, aber noch unbekanntenen Stammformen der Arthropoden, die Proarthropoden. MARCUS kommt zu dem Schlusse, daß die Tardigraden mit den *Gastrotricha*, namentlich den *Macrodasypoidea*, Ähnlichkeiten aufweisen. So z. B. ist bei beiden Gruppen die Ventralseite abgeplattet. Auch in den Körperanhängen (Vereinigung der seitlichen und hinteren Hafröhrchen zu Gruppen) und in den Klebdrüsen sowie Extremitätendrüsen, in der subterminalen Lage der Mundöffnung, dem Verdauungstraktus und dem ventral gelegenen After, in dem Schlundkopfquerschnitt und dem Fehlen der endothelialen Leibesausskleidung und des Zirkulationssystems, in der Übereinstimmung in den Genitalorganen usw. findet MARCUS gewisse \pm überzeugende Ähnlichkeiten des Bauplanes. Er will freilich vor der gründlichen Erforschung beider Gruppen seine Ansicht nicht als ausschlaggebend hinstellen, verschweigt auch nicht die Verschiedenheiten, namentlich im Bau des Muskel- und Nervensystems, die eher an die *Kinorhyncha* denken lassen.

Was die Stellung der Meerestardigraden innerhalb der Tardigraden-gruppe angeht, so verwirft MARCUS die Ansicht RICHTERS' und KRUMBACHS, die Meerestardigraden der Gattung *Batillipes* und *Halechiniscus* als Prototardigraden zusammenzufassen. RICHTERS stellte diese Gruppen zusammen auf Grund seiner Auffassung, die Tardigraden von den Anneliden abzuleiten. Meerestardigraden und marine Polychaeten überbrücken nach ihm diese beiden Gruppen. MARCUS (p. 546) schlägt vor, *Batillipes*, *Halechiniscus*, *Bathyechiniscus* und die Moosform *Oreella* unter dem Namen *Arthrotardigrada* als Unterordnung zusammenzufassen. Unter dem Namen *Echiniscoidea* sind dann sowohl *Echiniscoides sigismundi*, die marine Gattung, als auch die Moos-gattungen *Echiniscus*, *Pseudechiniscus* und *Parechiniscus* zu vereinigen. Beide, *Echiniscoidea* und *Arthrotardigrada*, schließt dann MARCUS (p. 547) unter dem Namen *Heterotardigrada* zusammen. Die noch übrig bleibenden Genera, *Macrobrotus*, *Milnesium* und *Tetrakentron*, bezeichnet er als *Eutardigrada*, wobei dann die zuletzt genannte parasitische Gattung nur provisorisch hier ihren Platz finden soll. Die Gattung *Hypsibius* dürfte wohl nicht von *Macrobrotus*, wie das MARCUS annimmt, zu trennen sein. Die Trennung geht auf THULIN (p. 26) zurück. Doch das Merkmal, auf das sich die Trennung stützt, ist nicht haltbar. (Näheres bei RAHM in: BROHMER, EHRMANN, ULMER, Die Tierwelt Mitteleuropas [im Druck].)

Haltung im Aquarium

Für die Haltung gibt MARCUS (p. 522) einige Winke. *Batillipes* lassen sich in 50 ccm Gläsern, die $\frac{1}{4}$ Sand und $\frac{3}{4}$ Wasser enthalten, ohne Sauerstoffbeigabe verschicken (3 Tage)

Sie wurden in nicht völlig zugedeckten Glasdosen von etwa 10 cm Durchmesser gebracht, die eine etwa 6 mm hohe Sandschicht enthielt. Künstlich auf 20⁰/₀₀ gebrachtes Nordseewasser mußte von Zeit zu Zeit nachgefüllt werden. So konnte MARCUS die Tiere 4 Monate lang halten und sah sie auch im VI. und VII. sich stark vermehren. In Mikroaquarien und isoliert gehen die Tiere aber sehr schnell zugrunde, wahrscheinlich wegen des Fehlens der nötigen Sandmenge und wegen Mangel an O₂, der den sauerstoffbedürftigen Tieren immer reichlich zur Verfügung stehen muß. In kleinen Uhrschildchen krochen schon nach 2 bis 3 Stunden 80% aller Versuchstiere ins Trockene und starben dort nach kurzer Zeit nur 1 mm von ihrem Lebenselement entfernt. Es gelang MARCUS nicht, *Batillipes* von einer Häutung bis zur anderen lebend im Beobachtungsgefäß zu halten.

Beziehungen zur Umwelt

Über die Anpassungserscheinungen der Tiere an die Umwelt wurde schon manches gesagt. Nachzutragen wäre noch, daß man die vielen Sandkörnchen und Detritusteilchen, die besonders *Batillipes* mittels seiner vielen Anhänge auf der Oberfläche mit sich herumträgt, vielleicht als eine Schutztracht auffassen kann. Solange wir aber noch nichts über die natürlichen Feinde dieser Tiere wissen, kann das nur eine Vermutung sein.

Ob der Aufenthalt auf den Austernschalen, wie das von *Halechiniscus* berichtet wird, als eine Biozönose aufzufassen ist, bedarf wohl noch der Nachprüfung. MARCUS (p. 492) nennt zahlreiche Milben der Art *Hyadesia fusca* (Lohm.), Nauplien, Harpaktiziden, Rotatorien, Nematoden, in geringerer Zahl Ziliaten und einige Foraminiferen und Diatomeen als zur Biocönose des *Echiniscoides sigismundi* gehörig.

Gelegentlich fand MARCUS in den unvollständigen, „pathologischen“ Häutungen sowohl wie in den über eine Woche trocken gelegenen Echiniscoiden „kugelige Gebilde, die zunächst noch nicht zahlreich waren, im Laufe von 2 bis 5 Tagen aber die ganze Kutikula erfüllten“. Aus den Kugeln wurden Ketten gebildet, die aus der Hülle herauswuchsen, wie RAHM (p. 32) das häufig auch bei Makrobioten und Echiniscoiden beobachtet hat. Ob es sich hier um Mikrosporidien, wie RICHTERS annimmt, oder um Saprophyten, unter den Pilzen, wie MARCUS will, handelt, bleibt noch unentschieden.

Über die Lebensweise des einzigen parasitären Tardigraden, der auch den Meerestardigraden zuzuzählen ist, das bereits häufig erwähnte *Tetrakentron synaptae*, bleibt noch vieles aufzuklären. So z. B., ob dieser Ektoparasit wirklich die Tentakel seines Wirtes, der Holothurie *Synapta inhaerens* Müll., anbohrt, oder nur vielleicht als Kommensale an dieser Stelle sich eingenistet hat.

Schluß

Die bisher so sehr vernachlässigte Tardigradengruppe zieht in neuester Zeit wieder mehr die Aufmerksamkeit auf sich. Gerade die Erforschung der Meerestardigraden, die innerhalb der Gruppe bisher am meisten übersehen wurde, stellt ein dankbares Feld der Forschung dar. Bei systematischem Durchsuchen geeigneter Fundplätze, wie der Algenrasen auf den Pfählen der Küstenbefestigung innerhalb

der stärksten Brandung und der sandigen Küstenbänke, dürfte man wohl erwarten, daß noch die eine oder andere neue Art gefunden wird. Viel wichtiger ist aber die Nachprüfung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse der einzelnen Gruppen, wie das bereits MARCUS in dankenswerter Weise bei *Batillipes* und *Echiniscoides* ausgeführt hat. Wissen wir erst hierüber und die Entwicklung der Tardigraden besser Bescheid, so vermögen wir auch eher Schlüsse auf die Abstammung der Gruppe zu ziehen. Herr Dr. MARCUS hat eine Anzahl seiner Originalzeichnungen zwecks Reproduktion in diesem Beitrag in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Es sei ihm dafür auch an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.

Literatur

- BAUMANN, H., Mitteilungen zum feineren Bau der Tardigraden; in: Zool. Anz. **52**, p. 57/67; 1920.
- , Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden (*Macrobotus hufelandii*); in: Zs. wiss. Zool. **118**, 4, p. 637/652; 1921.
- CARLZON, C., Schwedische Tardigraden; in: Zool. Anz., **34**, p. 137 bis 142; 1909.
- CUÉNOT, L., *Tardigrada*, Commensaux et Parasites des Echinodermes II; in: Rev. Biol. Nord de la France, **5**, p. 16/19; 1893.
- , L'entonnoir vibratile de la Néphridie des Péripates; in: Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique; 1926.
- DUJARDIN, F., Sur les Tardigrades . . . ; Observations zoologiques; in: Ann. Sci. Nat. (3) **15**, p. 161/166; 1851.
- HAY, W. P., A new species of bear-animalcule from the coast of North Carolina; in: Proc. U. S. Nat. Mus., **53**, p. 251/254; 1917.
- KRUMBACH, TH., s. unter: RICHTERS, F. & TH. KRUMBACH.
- MARCUS, E., Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden; in: Zool. Jahrb. (Syst.), **53**, p. 487/588; 1927.
- MURRAY, J., Water-bears, or Tardigrades; in: Jl. Quekett Micr. Club, p. 181/198; 1911.
- PLATE, L., Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden; in: Zool. Jahrb. (Anat.), **3**, p. 487/550; 1889.
- RAHM, G., Die Trockenstarre (Anabiose) der Moostierwelt (ihr Verlauf, ihre Bedeutung und ihr Unterschied von der Cystenbildung); in: Biol. Zentralbl., **46**, 8, p. 452/477; 1926.
- , Bärtierchen und Mooschweinchen, aus der Lebensgeschichte der Tardigraden; in: Mikrokosmos, **20**, 4, p. 77/83; 1926/27.
- , *Tardigrada*; in: P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil **22** (Lfg. 26); 1927.
- RICHTERS, F., Marine Tardigraden; in: Zool. Anz., **33**, p. 77/85; 1908.
- , Tardigraden-Studien; in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt (Main) 1909, p. 28/45; 1909.
- , Marine Tardigraden; in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. **19**, p. 84/94; 1909.
- RICHTERS, F., & TH. KRUMBACH, *Tardigrada*; in: KÜKENTHAL & KRUMBACH, Handb. d. Zool., **3**, p. 1/68; 1926.

- SCHULTZE, M., *Echiniscus sigismundi*, ein Arctiscoide der Nordsee; in: Arch. mikrosk. Anat., **1**, p. 1/9; 1865.
- STEINER, G., *Bathyechiniscus tetronyx* n. g. n. sp.; in: Deutsch. Südp.-Exp., **18** (Zool. **10**), p. 479/481; 1926.
- THULIN, G., Beiträge zur Kenntnis der Tardigradenfauna Schwedens; in: Ark. för Zool., **7**. 16, p. 1/60; 1911.
- v. WENCK, WANDA, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (*Macrobiotus lacustris* Duj.); in: Zool. Jahrb. (Anat.), **37**, p. 465/514; 1914.