

# Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden.

Von

**Albert Basse**

aus Kassel.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg i. H.)

---

Mit Tafel XV, XVI und einer Figur im Text.

---

Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen wurden in der Absicht unternommen, verschiedene, noch streitige Fragen in der Morphologie der Tardigraden zu klären und mit Hilfe der gewonnenen Erfahrungen sodann die Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen und in ihrer systematischen Stellung noch so zweifelhaften Gruppe des Tierreichs zu studieren. Veranlaßt und ermutigt zu diesem Studium wurde ich besonders dadurch, daß außer den ausgezeichneten älteren Untersuchungen von PLATE, auch die neueren von LANCE nur am lebenden Tier und an Totalpräparaten angestellt wurden und daß also eine eingehende Untersuchung der feineren Bauverhältnisse mit den neueren Methoden und mit Hilfe von Schnitten weitere Aufklärungen versprach. Nach Überwindung ziemlicher Schwierigkeiten gelang es mir denn auch, Schnittserien von, wie ich glaube, tadellosem Erhaltungszustand herzustellen. Leider wurde ich freilich an der beabsichtigten Weiterführung dieser Studien und eingehenden Ausbeutung des gesammelten Materials, die sich besonders auch auf das Studium der männlichen Tiere erstrecken sollte, durch äußere Verhältnisse gehindert.

Außer den bereits erwähnten Arbeiten von PLATE (1888) und DENIS LANCE (1896) sind als moderne Arbeiten über Tardigraden die von LAUTERBORN und v. ERLANGER (1895) über die Entwicklungsgeschichte des *Macrobotus macronyx*, SCHAUDINN (1901) über das Vorkommen der Tardigraden in den arktischen Gegenden und RICHTERS (1902 und 1903) über die Systematik der Tardigraden besonders zu nennen.

### Methodik.

Zum Sammeln des Materials bediente ich mich bei größeren Moospolstern der meist angewandten Methode des »Centrifugierens«.

Die zerkrümelten Moosteile wurden in einem Standzylinder mit viel Wasser übergossen, durcheinandergerührt und durch längeres Stehen wurden die schwereren Teile am Boden gesammelt. Durch Abgießen der oben schwimmenden vegetabilen Bestandteile und mehrmalige Wiederholung hatte ich schließlich in einem kleinen Restschlamm den größten Teil der Lebewesen, Tardigraden, Rotatorien, Nematoden u. a. mehr. Die reichste Ausbeute ergab Sedumrasen. — Um die Tardigraden in den Zustand der Asphyxie zu versetzen, brachte ich sie in Röhrechen mit ausgekochtem Wasser und schloß die Luft durch eine Ölschicht ab. Die besten Konservierungsergebnisse ergab heißer Sublimatalkohol. Ferner verwandte ich mit gutem Erfolg ZENKERSche Lösung und HERRMANN'Sche Lösung. Gefärbt wurde mit Hämatoxolin, Eosin, beides zusammen, oder ersteres mit Pikrin, ferner nach HEIDENHAIN; die Totalpräparate wurden mit Pikrokarmen, oder Boraxkarmen gefärbt, oder als ungefärbte Glycerinpräparate untersucht. Beim Überbringen der Tiere von Xylol in Nelkenöl möchte ich die Senkmethode in einem langen Röhrechen empfehlen, um das häufig eintretende Schrumpfen zu vermeiden. Um die Tiere besser zu orientieren, bettete ich sie nach der R. HOFFMANN'Schen Kollodiummethode ein. Die Dicke der Schnitte betrug 3—5  $\mu$ .

Bei der Überwindung der nicht unerheblichen Schwierigkeiten muß ich der kräftigen Unterstützung, besonders Herrn Professors KORSCHELTS, sowie der von Herrn Dr. TÖNNIGES und Dr. MEISENHEIMER, Professor RICHTERS und Professor Dr. LAUTERBORN gedenken und sage ich an dieser Stelle den Herren meinen besten Dank.

### Das Integument.

Das Integument der Tardigraden besteht aus der äußeren Chitinschicht und der darunter liegenden Matrix oder Hypodermis. Die Chitincuticula bedeckt den ganzen walzenförmigen Körper und ist dorsal und seitlich in Ringe und Stücke geteilt, die jedoch mit der wahren inneren Segmentierung nichts zu tun haben, wie bereits die früheren Autoren festgestellt haben. Die Chitinhülle ist am vorderen Ende durch die Mundöffnung, am hinteren durch den spaltförmigen After und an der Spitze jeder Extremität zwischen den Krallen durch

einen bisher übersehenen Porus durchbrochen. Um die Mundöffnung sitzt eine Anzahl kleiner chitiner Höcker, bei *Macrobotus hufelandi* acht. Bei manchen Gattungen, besonders *Echiniscus*, findet man außer auf der Ventralseite auf der ganzen Körperoberfläche regelmäßig angeordnete dorn-, stachel- oder fadenförmige Fortsätze. Diese fehlen bei *Macrobotus hufelandi*. An den Enden der acht Extremitäten sitzen die Krallen und zwar bei *Macrobotus* zwei Doppelhaken. Von den Nebenhaken ist der innere, größere nochmals an seinem Ende gegabelt. Zwischen den beiden Krallen breitet sich das Chitin schwimnhautartig aus (Fig. 2). — An der Afteröffnung ist das Chitin leistenartig verdickt und dringt etwas in die Cloake hinein vor. — An den Extremitäten finden wir nicht wie bei den meisten Arthropoden das Chitin in Ringe geteilt, wohl aber ist an der Ansatzstelle der Gliedmaßen an den Körper das Chitin stark verdünnt, so daß eine Art Gelenk entsteht.

Die unter der Chitincuticula liegende Hypodermis besteht aus großen Zellen von rechteckiger Gestalt, die sehr regelmäßig angeordnet sind. Dorsal finden wir vier Reihen von Zellen, welche so angeordnet sind, daß die kürzeren Seiten der rechteckigen Zellen eine gerade Rückenlinie bilden (Fig. 1). Rechts und links davon liegen wieder in eine Reihe geordnet die Kerne der Matrixzellen. Wo die beiden mittleren Zellreihen mit den äußeren zusammenstoßen, laufen wiederum parallel der Rückenlinie die beiden Längsmuskelstämme. Auch an den Seiten sowie besonders ventral ist die Anordnung eine ebenso regelmäßige. Die Matrixzellen sind sehr flach, oft dem Chitin mit der inneren Grenze fest anliegend. Sie bleiben bei den Färbungen sehr hell, der Kern ist verhältnismäßig klein und chromatinarm, auch der Nucleolus ist klein (Fig. 1, 3, 5).

Außerdem findet sich in den Hypodermiszellen, besonders dicht an der Außenseite, bei den meisten Individuen Pigment in Form von kleinen braunen Körnchen. Je älter und je besser genährt das Tier ist, desto pigmentreicher sind die Zellen. In denjenigen Zellen, unter welchen die Muskeln dicht herlaufen, z. B. auf dem Rücken über den beiden dorsalen Längsmuskeln, fehlt das Pigment.

An einigen Stellen des Körpers finden wir lokale Verdickungen der Hypodermis, so z. B. neben der Mundöffnung, wo sie sich jederseits zu einem keulenartigen kleinen Säckchen umbildet, die oberhalb und unterhalb der Mundöffnung seitlich liegen (Fig. 3 d). Über die Bedeutung dieser Ausstülpungen kann ich ebensowenig etwas Bestimmtes sagen wie die früheren Autoren. Zellgrenzen sind nicht zu

erkennen, die kleinen Kerne liegen nahe beieinander; das Lumen ist sehr eng. Irgendwelche Secrete habe ich nicht darin beobachten können, doch muß es sich offenbar um eine Drüsenbildung handeln, wie es PLATE bereits vermutet hat.

Ferner finden wir an den äußersten Enden der Extremitäten große, kugelige Zellenanhäufungen, die bei den früheren Autoren eine sehr verschiedene Deutung erfahren haben. DOYÈRE glaubte, daß diese Hypodermisverdickungen nur den Krallen als besserer Stützpunkt für diese dienen sollten. PLATE und LANCE sind der Ansicht, daß die Zellen an dieser Stelle angehäuft sind wegen der infolge der Krallen hier stärkeren Chitinproduktion bei den Häutungen. Den größten Teil der Zellen nimmt LANCE jedoch für das Nervensystem in Anspruch und hält den Komplex für Tastorgane. v. ERLANGER erkannte zuerst mit Bestimmtheit den drüsigen Charakter dieser Zellen und ich bezeichne sie mit ihm als Extremitäten-drüsen. Die Matrixzellen nehmen am äußersten Ende des Beines an Höhe beträchtlich zu, werden viel schmaler und schieben sich keilförmig zusammen, so daß ihre breiteren Seiten nach der Leibeshöhle gerichtet sind und die Oberfläche einer Halbkugel bilden (Fig. 2a ED, 18 ED), während die schmaleren Seiten ein kleines flaches Lumen umhüllen, welches zwischen diesen Zellen und dem Chitin der Körperhülle gerade über den Krallen liegt. Die Zellen färben sich hier etwas dunkler, die Zellgrenzen sind scharf, die Kerne bedeutend größer wie in den gewöhnlichen Hypodermiszellen und auch chromatinreicher. Von dem Lumen führt ein etwas gebogenes Kanälchen nach außen und mündet mit einem runden Porus zwischen den Krallen unterhalb der Schwimnhaut nach außen (Fig. 2b). Mehrfach habe ich auf Schnitten vor dem Porus ein Pfröpfchen von ausgetretenem Secret beobachten können.

In der Umgebung des Afters liegen polsterartige Zellen, in denen sich große Vacuolen finden, die mitunter fast den ganzen Zellraum ausfüllen (Fig. 14). Auch ihnen ist jedenfalls eine drüsige Natur zuzusprechen.

### Die Organe zur Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Der Darmtractus zerfällt in drei Abschnitte: die Nahrungsaufnahmeorgane: Mundhöhle, Mundwerkzeuge, muskulöser Schlundkopf und die Speicheldrüsen, in den Magen und den Enddarm mit seinen Anhangdrüsen. Bei *Macrobiotus hufelandi* liegt die Mundöffnung nicht, wie die früheren Autoren angeben, am vordersten

Körperpol, sondern etwas ventral verlagert. Sie ist kreisrund und von acht höckerartigen Chitinpalpen umgeben. Die Mundhöhle besteht aus drei nach hinten enger werdenden Chintinringen (Fig. 3 und 4). An diese schließt sich die Mundröhre an, die zuerst sanft nach oben gebogen ist, und dann gerade nach hinten führt. Sie dringt ein Stück in den muskulösen Schlundkopf ein, verengert sich trichterförmig und geht in die dreiteilige Spalte des Schlundkopfes über (Fig. 3 *MR* und 4 *MR*). Von der Ansatzstelle der Mundröhre an den Schlundkopf zieht ventral nach ihrem vorderen Ende eine gerade Chitinleiste (Fig. 3 *L*), auf der die Zähne ruhen, die durch eine Öffnung an der Biegungsstelle der Mundröhre in dieselbe eintreten. Diese bisher übersehene Chitinleiste möchte ich als »Führungsleiste« bezeichnen. Die Zähne treten so in die Mundhöhle, daß sie, ohne seitlich anzustoßen, herausgeschnell werden können.

Sie sind (Fig. 3, 4, 22 *Z*) schwach sichelförmig gekrümmt, vorn spitz und haben am hinteren Ende eine Art Gelenkkopf, mit dem sie je auf einem Zahnträger ruhen (Fig. 4 *ZT* und 22). Der Zahnträger setzt sich dicht vor den Schlundkopf rechts oder links an die Mundröhre an, ist schwach S-förmig gekrümmt und ragt rechts und links etwas über den Schlundkopf hinaus. An seinem Ende ist er in eine Gabel geteilt und in dieser ruht der Gelenkkopf des Zahnes. Diese werden durch zwei starke Muskeln (Fig. 3 *M*<sub>4</sub>, Fig. 22 *M*), welche dorsal und ventral über bzw. unter der Mundröhre herziehen, verbunden und so ein Herausrutschen der Zähne aus der Gabel verhindert. Außerdem setzen sich an die Enden der Zahnträger noch drei Muskelstränge jederseits an (Fig. 4 *M*<sub>1</sub>, *M*<sub>2</sub>, *M*<sub>3</sub>). Die beiden ersteren ziehen zum Schlundkopf und setzen sich an dessen Peripherie dicht übereinander an. Der dritte Muskel zieht zum vordersten Ende der Mundröhre. Verkürzen sich die Muskeln *M*<sub>4</sub>, *M*<sub>2</sub>, *M*<sub>3</sub>, so werden die elastischen Zahnträger nach hinten gebogen und die Zähne werden herausgeschnell. Durch Verkürzen der Muskeln *M*<sub>1</sub> werden die Zahnträger wieder in ihre Lage gebracht und die Zähne treten in die Mundröhre zurück. Die Zwischenräume zwischen Mundröhre, Zähnen und Führungsleiste werden durch große Zellen (Fig. 3 *CZ*, 4 *CZ*) ausgefüllt, welche als Matrixzellen funktionieren und das Chitin der Zähne, Führungsleiste, Zahnträger und Mundröhre abscheiden.

Der Schlundkopf (Fig. 3 *S*, 4 *S*, 5 *S*) hat eine eiförmige Gestalt. Am vorderen Ende dringt die Mundröhre bis zu  $\frac{1}{4}$  ein. PLATE beschreibt den Schlundkopf nicht zutreffend. Er läßt ihn

»von einem Kanal durchzogen sein, dessen chitinige Wandungen vorn mit der Mundröhre zusammenhängen«, auch unterscheidet er »eine stark ausgeprägte äußere Muskelzone von der viel zarteren inneren«. Beide Irrtümer beruhen auf demselben Beobachtungsfehler. Der Schlundkopf besteht nämlich aus radiär angeordneten Muskelbündeln und ist durch drei radiäre Spalten von der Mitte bis zur Peripherie in drei Segmente zerlegt (Fig. 5). Auf dem Querschnitt (Fig. 5) können wir eine bestimmte Anordnung der Muskelzüge verfolgen. Von der Mitte der Peripherie zieht ein Muskelbündel nach dem mittelsten vorspringenden Teil des Segments und kann so durch Verkürzen eine Vergrößerung im ventralen Teil der Spalten hervorrufen. Die äußersten rechten und linken Muskelfibrillen setzen sich an die jederseitigen Chitinstäbchen an (Fig. 5 CS). Ein rechtes und ein linkes Bündel zieht von der Peripherie des Schlundkopfes in jedem Segment nach den peripheren Teilen des Spaltes und setzt sich von den Chitinstäbchen bis zur äußeren Kontur an. Durch Verkürzen dieser Muskeln kann auch im peripheren Teil der Schlundspalten eine starke Erweiterung bewirkt werden. Durch den Blick auf den Schlundkopf mit erweiterter Schlundspalte, die natürlich hell erschien, ist PLATE zur Annahme zweier Muskelzonen veranlaßt worden. Wie erwähnt, finden sich im Schlundkopf Chitineinlagerungen und zwar in vier hintereinander liegenden Reihen je drei Paar große und am hinteren Ende des Schlundkopfes drei knöpfchenförmige kleinere (Fig. 3, 4, 5 CS). Am trichterförmigen Ende der Mundröhre, die hier eine vorspringende Leiste trägt, sitzen die drei ersten Paare der Stäbchen, direkt an den drei Mundspalten etwa in der Mitte derselben einander gegenüber (Fig. 5). In gleichen Abständen folgen etwas der Peripherie genähert die zwei nächsten Paare und mit etwas größerem Abstand dem ventralen Teil anliegend die drei letzten kleinen Paare. Nach PLATES Ansicht hat DOYÈRE einen Fehler begangen, indem er die drei Stäbchenkomplexe in die Wand des den Schlundkopf durchziehenden Kanals legte, während der Kanal nach PLATES Ansicht nur eine der Stäbchenreihe berührte und diese nur zur Stütze der Muskeln dienen, während DOYÈRE und GREEF diesen Stäbchen auch eine Funktion beim Zerkleinern der Nahrung zuschreiben und sie als Kauplatten bezeichnen, eine Bezeichnung, die PLATE für unrichtig hält, da die Stäbchen ja gar nicht mit der Nahrung in Berührung kämen. LANCE gibt eine etwas zutreffendere Beschreibung der Mundwerkzeuge und beschreibt auch den Vorgang der Nahrungsaufnahme richtig, jedoch ist seine Abbildung

im Text sowie seine Beschreibung der Chitineinlagerungen nicht zutreffend. Nach unserm Gesagten ist eine Funktion, wie sie DOYÈRE und GREEF den Stäbchen zuschreiben, als Kauplatten gar nicht unwahrscheinlich, da der Grund PLATES, »daß die Chitinstäbchen in die Muskeln eingeschlossen wären und gar nicht mit der Nahrung in Berührung kämen«, von uns richtig gestellt ist und wir den Stäbchen sowohl die Bezeichnung Stützstäbchen wie Kauplatten zuerkennen können. Die genaueste Beschreibung dieser Einlagerungen gibt RICHTERS in seinen jüngsten Arbeiten. Er teilt nach der Zahl, Größe und Lage der Stäbchen die alte Species *Macrobotus hufelandi* (C. Sch.) in die drei Species *Macrobotus hufelandi*, *echinogenitus a*, *echinogenitus b*, außerdem bei teilweiser oder gänzlicher Rückbildung der Einlagerungen in sog. Simplexformen. Bei *Macrobotus hufelandi* liegen von den drei gleich großen Stäbchenpaaren die beiden vorderen etwas näher aneinander wie die hinteren; bei *echinogenitus a* sind die vordersten drei Paare kleiner wie die hinteren zwei Reihen, die Abstände sind gleich. Bei *echinogenitus b* finden sich nur zwei Reihen, also nur sechs Paar größere Stäbchen. Der Schlundkopf ist innen und außen von einer Membran ausgekleidet. In den Muskelbündeln wie zwischen denselben finden sich zahlreiche Kerne meist der Peripherie genähert.

An diesen komplizierten Apparat schließt sich der aus einem einfachen runden Zellschlauch bestehende Schlund an (Fig. 6 Ph). Die Zellen sind kubisch, mit scharfen Zellgrenzen und in der Mitte liegenden Kernen. Sowohl die äußere wie die innere Membran des Schlundkopfes setzen sich auf den Schlund fort. Auf gefärbten Präparaten bleiben diese Zellen heller gefärbt, während die Magenzellen sich dunkler und intensiver färben. So heben sie sich scharf voneinander ab (Fig. 6). Die zwei von LANCE angegebenen Anschwellungen des Schlundes sind nicht immer vorhanden und, wenn sie vorhanden sind, nehmen sie nicht immer eine bestimmte Stelle dicht vor dem Magen und dicht hinter dem Schlundkopf ein.

Zum Vorderdarm gehören noch die in die Mundhöhle mündenden Speicheldrüsen. Diese großen birnförmigen Drüsen wurden in ihrer Funktion und ihrer äußeren Form bereits von den meisten früheren Autoren richtig erkannt. Sie liegen jederseits in der Höhe des Schlundkopfes (Fig. 3, 4, 5 Sp.D), dem sie eng angeschmiegt sind und den sie dorsal ganz bedecken. Sie münden durch einen langen, feinen Kanal hinter dem dritten Ring jederseits in die Mundhöhle. Die Zellen, von denen PLATE sagt, daß er sie nicht habe erkennen

können, sind scharf begrenzt. Diese Zellen sind groß, scharf begrenzt und durch den gegenseitigen Druck abgeflacht. Nach innen und im Kanal, sowie nach rechts und links außen sind die Wandungen sehr dünn und bestehen aus stark abgeplatteten Zellen mit kleinen Kernen. Das Plasma der Zellen färbt sich intensiv und ist stark granuliert. Die Kerne sind groß mit deutlichem Nucleolus. Das Lumen ist sehr umfangreich, der äußeren Form der Drüse angepaßt und mit großen Secretballen, wie sie PLATE beschreibt, gefüllt, die sich mit Eosin rot färben. Man findet in dem Secret (Fig. 4, 5 *SB*) wasserhelle Vacuolen und größere und kleinere dunkle Körnchen. Die Darstellung von LANCE, welcher die Zellen »rundlich« nennt und das Lumen mit den Secretballen abstreitet, ist nicht zutreffend. Auch ich bin mit PLATE und DOYÈRE der Ansicht, daß diese Drüsen wohl als Giftdrüsen funktionieren, denn der Grund, den LANCE gegen diese Ansicht anführt: daß die Tardigraden sich nur von »algues ou de débris de mousses« nährten, ist hinfällig, findet man doch im Magen der Tardigraden Teile der Mundwerkzeuge verdauter Rotatorien, ebenso bohren sie Nematoden an.

Der Magen (Fig. 6 *M*) hat die Form eines langen Sackes, der sich durch den größten Teil des Körpers hindurchzieht. Der Übergang vom Oesophagus zum Magen erfolgt durch eine Anzahl sehr regelmäßig angeordneter Zellen, die nach vorn mehr, die hinteren weniger halbmondförmig gekrümmt sind und nach und nach in die kubischen großen Magenellen übergehen. Diese Zellen haben als Grundfläche scharf begrenzte Vielecke, welche mosaikartig aneinander gelagert sind (Fig. 7). Nach innen in das Magenlumen hinein wölben sich die Zellen halbkugelig vor. Die Höhe der Zellen hängt vom Alter und besonders von der Ernährung des Individuums ab. Sie haben sowohl nach außen wie nach innen eine Membran, jedoch ist die innere keine Fortsetzung derjenigen, welche Pharynx und Schlund auskleidet. Die von PLATE angegebenen Kanälchen in der inneren Membran habe ich nicht beobachten können. Die Angabe von LANCE, daß bei *Macrobotus macronyx* die Innenwand des Magens »soit tapissée de cils vibratiles« ist nicht zutreffend. Die Kerne der Zellen sind kugelförmig und liegen nahe der Außenwand. In den Magenellen finden sich große, runde Vacuolen, dann größere und kleinere Körnchen, meist in sehr großer Anzahl bei guter Ernährung, die sich mit Osmium schwarz färben und Nahrungsstoffe darstellen, ferner glänzende, stark lichtbrechende Gebilde, die PLATE für Ölkügelchen hält, die ich jedoch nach meinen Schnitten als Kristalle deute, da

sie regelmäßige, eckige Konturen haben und sich bei Osmiumbehandlung nicht schwarz färben.

Auf der Außenseite des Magens läuft eine Muscularis (Fig. 7, 8 *m*), welche in acht bis zehn feinen Muskelzügen auf der Oberfläche in gleichen Abständen hinzieht und sich auch noch auf den Enddarm fortsetzt.

Was die Zellen des Enddarmes betrifft, in den der Magen durch allmähliche Verjüngung übergeht, so muß ich der Angabe von LANCE »les cellules de la partie terminale du tube digestif ressemblent absolument aux cellules de l'estomac« widersprechen. Während die halbkugelförmige Vorwölbung der Magen zellen nach innen gerichtet ist, ist sie bei den Enddarmzellen nach außen, in die Leibeshöhle gerichtet und die Kloake bildet einen dorso-ventral zusammengedrückten Spalt auf dem Querschnitt. Außerdem fehlen in den Rectalzellen die Einlagerungen der Magen zellen, sie sind heller gefärbt und ihre Grundflächen sind sehr unregelmäßig (Fig. 16 *R*). In den letzten Zellen, die meist umfangreicher sind, treten häufig große Vacuolen auf und bilden zuweilen, indem sie sich zusammendrängen, Zellpolster, denen wahrscheinlich auch eine secretorische Funktion zukommt. Um die quergestellte Afterspalte ist das Chitin verdickt (Fig. 16 *t*) und dringt etwas in die Kloake vor.

In den Enddarm münden rechts und links dicht hinter dem Magen die Excretionsorgane oder MALPIGHISCHEN Gefäße (Fig. 9). Die früheren Darsteller sprachen sie als Hoden an, bis PLATE sie als Excretionsorgane erkannte. Sie stellen zwei Schläuche dar, deren Wandung aus einer einfachen Zelllage besteht. Die Länge derselben hängt vom Alter des Tieres ab, gewöhnlich erstrecken sie sich rechts und links neben dem Magen herlaufend bis zwischen zweites und drittes Beinpaar. Die dem Magen zu gelagerten Zellen färben sich dunkler und sind reicher an kleinen Körnchen wie die dem Magen abgewandten. Das Lumen (Fig. 9 *l*) ist sehr eng und mit einer Membran ausgekleidet. Secrete habe ich nicht darin beobachten können. Die Kerne der Zellen zeigen jedoch oft Fortsätze (Fig. 11 *K*) und haben große Ähnlichkeit mit denen der Rectaldrüse, was wohl auf eine excretorische Funktion schließen läßt.

In derselben Höhe mit diesen Drüsen mündet die »dorsale Anhangsdrüse des Geschlechtsapparates« PLATES oder »das Ovar« LANCES. Die Form dieser Drüse (Fig. 10, 11) ist T-förmig. Die horizontalen Schenkel sind bei den einzelnen Individuen verschieden lang und bestehen aus zwei Reihen nebeneinander liegender Zellen, wie der

Querschnitt (Fig. 11) zeigt. Die Kerne der großen Zellen im horizontalen Teil sind die typischen Kerne secernierender Zellen, indem ihre Kontur mit Fortsätzen versehen ist. Die Drüse mündet durch einen vertikalen Kanal in den Enddarm und nicht wie PLATE, v. ERLANGER und LANCE meinen, in den Genitalapparat. Die Wandungen des Ganges (Fig. 10, 11) bestehen aus Zellen, welche ganz die Struktur der Darmzellen haben. Der Kanal ist an seinem oberen Ende eng und geht, sich nach unten erweiternd, in das Darmlumen über. Wie wir noch bei der Beschreibung des Geschlechtsapparates sehen werden, hat diese Drüse mit dem Genitalapparat gar nichts zu tun, vor allem ist die Deutung von LANCE als Ovar unrichtig, die Struktur der Kerne wie des Cytoplasmas und die Beschaffenheit des Ausführungsganges sprechen für einen drüsigen Charakter und so möchte ich sie als »Rectaldrüse« bezeichnen, ein Organ, welches wir ja bei sehr vielen Arthropoden wiederfinden.

### Das Blut.

Die Leibeshöhle der Tardigraden wird erfüllt von einer klaren Flüssigkeit, in der ich niemals, wie DOYÈRE, GREEF und LANCE irgend welche Körnchenstruktur wahrgenommen habe. Sie ist wasserhell und verschwindet beim Eintrocknen der Tiere. In ihr rotieren freischwimmend die sog. »Blutkörperchen« (Fig. 12) bei älteren und gut genährten Tieren in großer Zahl und die ganze Leibeshöhle ausfüllend. DOYÈRE unterscheidet zusammengesetzte und einfache Blutkörperchen. Sie stellen sich uns als Kugeln bis zu 100  $\mu$  Durchmesser dar. In ihnen liegt der deutlich sichtbare Kern mit dem Nucleolus. Häufig finden sich in den Blutkörperchen zwei, ja zuweilen drei Kerne, jedoch sind alle rund (Fig. 12 a) und ich habe nie eine typische mitotische oder amitotische Teilungsfigur gesehen. Außer den Kernen beobachtet man in vielen Blutkörperchen ein helles, kleines, rundes Gebilde (Fig. 12 c) mit einem dunklen Punkt in der Mitte, ein Gebilde, welches lebhaft an ein Centrosom mit Sphäre oder Centriole erinnert. Bei gut genährten Tieren sind die Blutkörperchen angefüllt mit kleinen Körnchen, die sich bei Osmiumbehandlung schwarz färben. LANCE beschreibt noch eine zweite Art von Einschlüssen, die sich bei Jodbehandlung hellblau färben. Sie fehlen zuweilen bei Individuen die reich an den ersteren Körnchen sind. Der Reichtum der Blutkörperchen an Körnchen sowie auch die Farbe der Körnchen geht Hand in Hand mit der Ernährung, d. h. mit dem Reichtum und der Farbe der Nahrungskörnchen in den

Magenzellen, wie es auch die früheren Autoren teilweise beobachtet haben. Läßt man ein Tier, welches mit reich granulierten Blutkörperchen vollgepfropft ist, hungern, so nimmt die Granulation ab, die Blutkörperchen verlieren an Volumen und ebenso werden die Magenzellen flacher. PLATE zieht hieraus den Schluß, »daß jene Blutkörperchen die Träger der Reservestoffe sind, daß in ihnen diejenigen Assimilationsprodukte aufgespeichert werden, welche nicht sofort wieder zur Erhaltung des Lebens verbraucht werden. Sie stellen eine Art Fettkörper dar, dessen Zellen isoliert sind, anstatt zu einem Gewebe verbunden zu sein«. LANCE gesteht ihnen wohl diese Funktion zu, meint aber außerdem, sie seien »une annexe diffuse remplaceant la glande digestive absente et analogue au foie des animaux supérieurs«. Wir haben gesehen, daß die Rectaldrüse wohl vorhanden ist und der Vergleich mit der Leber der höheren Tiere ist wohl nicht passend. Eine interessante Notiz findet sich in der neuesten Arbeit von RICHTERS: »Im Rasen der fast schwarzgrünen *Grimmia sulcata* von Klaas Billen-Bay, die neben einer orange-gelben *Physcia* gewachsen war, fand ich, zu meiner nicht geringen Überraschung, einen *Macrobotus* mit eigelben Blutkörperchen. An der *Physcia*, die von *Milnesium tardigradium*, *Macrobotus oberhäuseri*, *hufelandi*, *tetractylus* und *Echiniscus blumi* in sehr zahlreichen Exemplaren bewohnt war, fand sich nicht ein einziges Stück des gelben *Macroboten*, während die *Grimmia* geradezu gespickt voll davon war. Die Vermutung einer Beziehung zwischen der Farbe der Nährpflanze und der Farbe der Blutkörperchen war daher von vornherein ausgeschlossen; übrigens fand ich auch später denselben *Macroboten* als Bewohner eines lichtgrünen Moores bei Tromsö. Bei mikrochemischer Untersuchung des gelben Farbstoffes ergab sich, daß derselbe in Chloroform löslich ist und daß er durch Salpetersäure erst grasgrün, dann blaugrün, dann hellgelb gefärbt wird und endlich verschwindet. Dadurch ist derselbe als Lutein charakterisiert. Die Luteine sind gelbe Farbstoffe, die im Eigelb, im Corpus luteum der Säugetiere, in den Corpora adiposa der Frösche, im Fettgewebe vieler Tiere (z. B. Roßfett), im Blutserum, also in Stoffreservoirien vorkommen. Durch das Vorkommen desselben in den Blutkörperchen eines Tardigraden wird daher Licht auf deren Bedeutung geworfen. Daß die sog. Blutkörperchen in der Tat Nahrungsreservoirien sind, sieht man am besten daran, daß dieselben vor der Eiproduktion ihr größtes Volumen haben, daß sie nach der Eiablage sehr zusammengeschrumpft sind.« Nach dem Gesagten dürfte wohl die Bedeutung der Blutkörperchen als Reserve-

stoffträger und wohl auch als Nahrungsstofftransporteure klar gestellt sein. — Über ihre Entstehung oder Vermehrung kann ich ebensowenig Angaben machen wie die früheren Beobachter. Leider gibt uns die Entwicklungsgeschichte bis jetzt keinen Aufschluß. Die Annahme von LANCE, daß die Blutkörperchen in direkter Beziehung zu den Magenzellen ständen und denselben Ursprung wie diese hätten, bleibt eine bloße Vermutung.

### Die Geschlechtsorgane.

Die Tardigraden sind, wie PLATE festgestellt hat, getrennten Geschlechts und nicht, wie DOYÈRE und GREEF glaubten, Zwitter. Sie hielten die beiden schlauchförmigen Excretionsorgane für die Hoden, die dorsale Darmanhangdrüse für ein Receptaculum seminis,

nur das Ovarium erkannten sie richtig.

LANCE faßt die Rectaldrüse als Ovar und das eigentliche Ovar als Uterus auf, eine Annahme, die bereits bei

Besprechung dieser Drüse widerlegt wurde. — Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus dem Ovarium und dem Oviduct (Textfig. 1). Ersteres liegt

in Form eines langen Sackes dorsal über dem Magen und ist vorn mit zwei Aufhängefäden in der Höhe zwischen

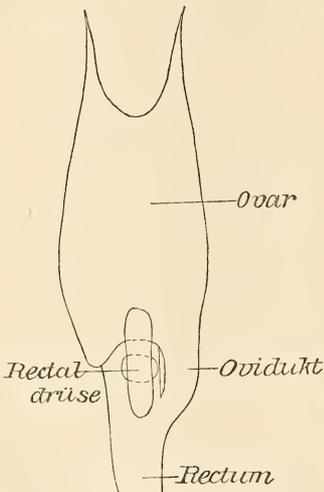
erstem und zweitem Extremitätenpaar dorsal befestigt. Diese Aufhängefäden

sind, wie PLATE richtig gesehen hat, nicht gegabelt. Die Wandung des Ovariums besteht aus einer Lage sehr glatter

Zellen, die an den Stellen, wo die Kerne liegen, etwas verdickt sind

(Fig. 13 k). Die Form des Sackes entspricht nicht den Abbildungen, wie sie die früheren Autoren geben. Es ist allerdings ein unpaares Gebilde, jedoch ist er nach vorn in zwei symmetrische Zipfel ausgezogen, die in die Aufhängefäden auslaufen, während nach hinten der Oviduct nicht durch eine Verjüngung des

Ovars entsteht und als nach unten gebogener Kanal von oben in das Rectum mündet, sondern der Sack hat auch nach hinten zwei symmetrische Zipfel, die rechts und links von dem Kanal der Rectaldrüse liegen. Der linke endigt blind, während der rechte zum



Weiblicher Geschlechtsapparat.  
(Von oben.)

(Fig. 13 k). Die Form des Sackes entspricht nicht den Abbildungen, wie sie die früheren Autoren geben. Es ist allerdings ein unpaares Gebilde, jedoch ist er nach vorn in zwei symmetrische Zipfel ausgezogen, die in die Aufhängefäden auslaufen, während nach hinten der Oviduct nicht durch eine Verjüngung des Ovars entsteht und als nach unten gebogener Kanal von oben in das Rectum mündet, sondern der Sack hat auch nach hinten zwei symmetrische Zipfel, die rechts und links von dem Kanal der Rectaldrüse liegen. Der linke endigt blind, während der rechte zum

Oviduct ausgebildet ist. Dieser umgeht im Bogen (Fig. 14 O) den Ansatzstiel der Rectaldrüse, um von schräg oben seitlich dicht vor dem After in den Enddarm zu münden (Fig. 14). Die Zellen des Oviducts sind an seinem Beginn flach, werden aber höher und ähneln am Ende den Zellen des Rectums. Zellgrenzen sind sehr schwer zu erkennen, die Kerne sind bedeutend größer wie die des Ovars. Das Lumen ist spaltförmig, von oben und unten zusammengedrückt. Dem Oviduct entspricht auf der andern Ecke des Ovariums der blind geschlossene Zipfel. Es ist sehr naheliegend, zu vermuten, daß das Ovar aus zwei symmetrischen Teilen, je einem langen schmalen Sack mit Aufhängefaden und Ausführgang entstanden ist, indem die beiden Säcke in der Mitte verschmolzen sind und ein Oviduct zurückgebildet ist. Die Größe des Ovariums hängt von der Zahl und Größe der darin befindlichen Eier ab. Bei *Macrobotus hufelandi* schwankt die Zahl der reifen Eier zwischen 4 und 11, ja sogar 15 (RICHTERS). Die Eier und die Nährzellen entstehen in den beiden Zipfeln des Ovars (Fig. 13 KZ), also zwei getrennten Keimzonen. Man findet bei vielen Individuen eine Anordnung, die sehr an die des Insektenovars erinnert: Keimzone, dann abwechselnd Nährzone und Eizone (Fig. 13). Die Nährzellen liegen eng aneinandergedreht, haben chromatinreiche Kerne und färben sich mit Hämatoxylin dunkler wie die Eizellen. Diese sind fein granuliert, haben jedoch oft große kugelige Einschlüsse. Im Keimbläschen ist der Nucleolus in einem Chromatingerüst befestigt. Nach und nach vergrößern sich die Eizellen und zehren die Nährzellen auf, so daß schließlich nur noch in den Zipfeln Zellkomplexe bleiben. Die Eier sind von einer zarten Membran umgeben und bilden noch eine chitinige Hülle, die bei den im Moos lebenden Arten mit Buckeln und Fortsätzen versehen ist. Die Anlage dieser Vorsprünge findet bereits im Ovar statt (Fig. 13 A), wie es GREEF bereits richtig gezeichnet hat. Die Eireifung findet im Ovarium statt, die Richtungsspindeln sind klein. In der Äquatorialplatte finden sich etwa 14 Chromosome (Fig. 13 A), die bei der ersten Teilung eine typische Hantelform annehmen. Die Form der Spindel ist tönnechenförmig, ähnlich der von *Ascaris megaloccephala*. Centrosome und Strahlung sind nicht zu konstatieren.

Über die männlichen Geschlechtsorgane kann ich leider keine eingehenden Angaben machen, da mir nur sehr wenig zu Gesicht gekommen sind. Die Formen des männlichen Geschlechtsapparats stimmen mit dem weiblichen überein. Die Spermatozoen liegen in Bündeln dicht aneinander im Hoden. Jedes Spermatozoon hat Spitzen-

stück, Kopf, Mittelstück und einen langen fadenförmigen Schwanz. Die zweite Geißel am Kopf, die manche Autoren angeben, besteht nicht und war wohl das ungebogene Spitzenstück. Bemerken möchte ich noch, daß die von mir beobachteten Männchen an Größe den Weibchen nicht nachstanden, wie auch RICHTERS erwähnt.

### Die Muskulatur.

In den Hauptzügen ist der Verlauf der einzelnen Muskeln von PLATE und besonders von LANCE richtig bestimmt worden. In einigen Punkten jedoch, speziell in bezug auf die Extremitäten wie auf den Verlauf der Muskeln im hinteren Körperteil, habe ich Abweichungen gefunden. Man kann die Muskulatur in eine ventrale Partie (Fig. 15) mit den seitlich nach oben verlaufenden Muskeln, in eine dorsale (Fig. 16) mit den nach unten verlaufenden und in eine Extremitätenmuskulatur (Fig. 18) teilen. Ventral ziehen zwei Hauptstämme (Fig. 15 *A—M*) rechts und links von der Bauchganglienkeite längs durch den ganzen Körper, jeder Stamm setzt sich viermal an die Körperhülle an, bei *A*, *E*, *H* und neben dem After. Dem ersten Abschnitt *AE* läuft ein zweiter *BE* parallel, dieser setzt sich an einem Ende an *E* an, am andern an die Körperseite vor der ersten Extremität. Dicht hinter den drei ersten Ganglien findet sich in der Mitte eine Ansatzstelle *CFJ* für eine Anzahl Muskeln, die teils ventral, teils ventrodorsal verlaufen. Eben solche Ansatzstellen finden sich vor jedem Ganglion, mit Ausnahme des ersten, die Punkte *DGK*. Die zwei vordersten jederseits von *C* entspringenden Muskeln ziehen dorsalwärts und setzen sich dicht neben den hintersten Gehirnzüpfel seitlich an. Das dritte Paar zieht in die erste Extremität, das vierte setzt sich in der Mitte zwischen erster und zweiter Extremität ventral an die Cuticula an, das fünfte Paar zieht in die zweiten Extremitäten und das sechste Paar vereinigt sich mit dem Hauptstamm in *E*. Von *D* entspringen zwei Muskelpaare, eins nach vorn geht in die erste Extremität und setzt sich auf dessen hinterer Seite in der Mitte an, das zweite nach hinten ziehende Paar führt zur vorderen Seite der zweiten Extremitäten. Vom Punkt *F* stellt das erste Paar eine Verbindung mit den Hauptstämmen dar *F—E*. Das zweite Paar zieht in die Spitze des zweiten Extremitätenpaares, das dritte Paar seitlich nach oben, das vierte Paar setzt sich an die Rückseite der zweiten Extremität und das fünfte Paar führt schräg nach hinten und inseriert an der vorderen Ansatzstelle der dritten Extremität. Der vorderste Muskel von *G*

zieht von hier nach der Ventralseite des Körpers, in der Höhe der zweiten Extremität, der hinterste Muskel von *G* führt zur vorderen Seite des dritten Beinpaars. Ein kurzes mittleres Stück verbindet den Ansatzpunkt mit dem Hauptstamm *G—H*. Hinter dem dritten Ganglion liegt der Knotenpunkt *J*, von dem das erste Paar sich oberhalb der zweiten Extremität ansetzt, das zweite und vierte schräg seitlich nach oben verlaufen und das dazwischen liegende dritte Paar in die dritte Extremität zieht. Ein Muskel geht vom Hauptstamm von *H* nach der ventralen Ansatzstelle *K*. Von diesem Punkte entspringt noch ein zweiter Muskel, der horizontal zur Körperseite zwischen zweiter und dritter Extremität zieht, ein dritter, der in die Mitte der dritten Extremität geht und ein dorsal nach hinten verlaufender. — Hinter dem vierten Ganglion verliert sich, wie PLATE es betont, diese segmentmäßige Anordnung des Muskel- und auch des Nervensystems. Bei *L* entspringt vom Hauptstamm ein Muskel, der schräg nach hinten in die Höhe zieht und sich an das Ende des zweiten dorsalen Muskels ansetzt, bei *M* ein anderer, der schräg durch den Körper nach vorn zieht und sich an dem dritten dorsalen Muskel (Fig. 17) in der Höhe der dritten Extremität ansetzt. Von *N* verläuft ein Paar zur Körperwand bei der dritten Extremität, drei Paare dorsal (Fig. 17 *N*), zwei seitlich etwas nach hinten zur Cuticula, ferner ein Paar nach hinten zur vierten Extremität, an deren äußerstes Ende der Muskel sich über der Fußdrüse ansetzt (Fig. 17 *Q*).

Die dorsale Muskulatur besteht jederseits aus zwei Hauptstämmen. Das mittlere Paar vereinigt sich über dem Gehirn in Punkt *a* (Fig. 16), das äußere setzt sich in *b* an das Chitin an und sendet jederseits zwei Muskeln nach vorn unten, die dicht unter dem Gehirn herziehen. Das äußere Paar dieser letzterwähnten setzt sich rechts und links neben der Mundöffnung an, das innere etwas weiter zurück. Beide besorgen das Heben des Kopfes. Von *b* führt ein dritter Muskel in die erste Extremität und setzt sich an deren Beginn an die Außenseite des Körpers. Zwischen den beiden dorsalen Hauptstämmen läuft ein dritter Muskelzug, der sich im Zickzack bald dem einen, bald dem andern der beiden Hauptmuskeln ansetzt in den Punkten *d*, *e*, *f*, *g*; von *g* verläuft er gerade nach hinten. Von diesem Muskel entspringen in Punkt *c* zwei andere, die sich an dem Beginn der ersten Extremität an die Außenseite des Körpers ansetzen. In *d* vereinigt sich der mittlere Muskel mit dem äußeren Hauptstamm. Hier entspringen noch drei Muskeln, die alle ventral ziehen, der vorderste auf die Mitte der Ventralseite der ersten

Extremität, der mittlere zum Beginn der zweiten, der dritte in die Spitze derselben. In *e* vereinigt sich der mittlere Muskel mit dem inneren Hauptstamm; von hier gehen noch zwei Muskeln nach der äußeren Seite des Körpers oberhalb der zweiten Extremität. Der Ansatzpunkt *f* entspricht *d*, auch hier entspringen die drei Muskelzüge, die ventral führen, der vorderste in die Mitte der Rückseite der zweiten Extremität, der mittlere zum Ansatz des dritten Beines, der dritte in die Spitze desselben. Von *g* ziehen sich drei Muskeln zur Außenseite des Körpers in der Höhe der dritten Extremität. Ein Muskel von *h* her führt hinten in die Mitte der dritten Extremität. — Nach hinten zu verlaufen die drei dorsalen Muskelzüge nicht mehr in einer Höhe, nur der äußerste verläuft horizontal (Fig. 17 *st*), der mittlere läuft schräg nach unten (*z*), der innerste ist noch mehr geneigt (*y*). Von dem mittleren zieht von *i* ein Muskel nach *y*, einer nach vorn in die Mitte der Rückseite der dritten Extremität. Von *y* (?) läuft ein Muskel in die Spitze des hintersten Beines und setzt sich mit einem von *z* kommenden und dem vorher erwähnten *NQ* in *Q* dicht über der Fußdrüse an. — Zwischen *e* und *b* (Fig. 16) setzen sich zwei Muskeln dorsal neben dem äußeren Muskelzug an in *k*. Sie ziehen zur Außenseite der ersten Extremität.

An die Extremitäten setzen sich also folgende Muskeln an: an den Beginn der ersten Extremität dorsal zwei Muskeln, von *e* einer vorn, der die Bewegung des Beines nach vorn bewirkt, einer in die Mitte, der die Extremität nach oben bewegt, ein Muskel von *b* läuft in die Spitze an die Krallen und bewirkt mit dem ventral von *e* kommenden die Bewegung derselben. Ein zweiter Muskel von *b* setzt sich an die Mitte der Rückseite der Extremität und trifft dort mit einem von *D* kommenden zusammen, sie ziehen die Extremität nach hinten. Von dieser Ansatzstelle, an der das Chitin ein Gelenk hat (Fig. 18 *G*), läuft ein starker Muskel in die Spitze des Beines und setzt sich hinter der Fußdrüse an. Er bewegt den letzten Teil der Extremität und besonders die Krallen. In analoger Weise werden das zweite und dritte Beinpaar mit Muskeln versehen. In der zweiten finden wir dorsal am Anfang der Gliedmaßen vorn den Muskel von *d*, mitten den zweiten von *e*, hinten mitten den von *f*, in der Spitze den von *d*, ventral vorn den Muskel von *e*, mitten den von *D*, hinten in der Mitte den von *K* und in der Spitze von *F*. — Die dritte Extremität wird bewegt dorsal durch die Muskeln von *f* vorn an ihrem Beginn, von den zwei Muskeln von *g* in der Mitte, von *h* mitten hinten, von *f* in der Spitze, ventral von *F* vorn, *G* mitten,

von *K* hinten und von dem von *J* in der Spitze. — Die vierte Extremität wird durch die ventralen Muskeln *N—Q* und *M—R* nach vorn und von dem von *R* dorsal verlaufenden nach oben gezogen, ebenso von *X—Q* und *Z—Q*.

Die Muskeln der Mundwerkzeuge und des Magens sind bereits bei diesen besprochen.

Über die Histologie der Muskeln stehen die früheren Beobachter in starken Widersprüchen. Die in Form von schmalen Bändern frei durch den Körper ziehenden Muskelzüge sind auf dem Querschnitt elliptisch oder rechteckig. Man muß eine protoplasmatische und eine kontraktile Substanz unterscheiden; letztere bildet die Muskelbänder. Sie zeigen eine feine, aber auf Schnitten sehr deutliche Längsstreifung.

Querstreifung habe ich nie beobachtet, obwohl ich natürlich auf diesen Punkt ganz besonders achtete. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denjenigen früherer Untersucher überein.

Auf der Außenseite dieser kontraktilen Substanz findet man die protoplasmatische als höhere oder flachere Hügel, in denen meist ein großer runder Kern liegt. Von diesen Hügeln aus umfaßt das Protoplasma den Muskel und zieht sich oft als sehr dünne, fein granuliert Schicht weit auf ihm hin, umgeben von einer sehr zarten Membran, die sich auf das kontraktile Muskelband fortsetzt. GREEF verlegt diese protoplasmatische Substanz in das Innere der kontraktilen: Diese sei im Innern von körnigem Protoplasma mit oder ohne Kerne durchzogen. Dieser Irrtum wurde durch PLATE aufgeklärt. Er unterscheidet die kontraktile Substanz, an der er, wenn auch nicht mit Sicherheit, die Längsstreifung erkannte, und die diese umgebende protoplasmatische Substanz, in der die Kerne liegen. LANCE redet wieder fälschlicherweise von einer »pénétration du protoplasma au travers de la substance contractile«. Ich kann nur PLATE recht geben, daß sich das granuliert Protoplasma niemals innerhalb der fibrillären Substanz findet. Die Beobachtung von LANCE, daß sich die Kerne des Muskelplasmas vereinigten, sich mit einer größeren Menge Plasma umgaben und eine beträchtliche Vorwölbung bildeten, habe ich nie gesehen. Es wäre möglich, daß dies Komplexe von Blutkörperchen waren, welche sich oft in dieser Form an die Muskelzüge anschmiegen. — Kurz vor der Ansatzstelle des Muskels an das Chitin findet man eine Zone, welche sich bedeutend dunkler färbt wie der übrige Muskel (Fig. 19). Zwischen der Ansatzstelle und der dunklen Zone liegt eine schmale sehr helle (Fig. 19 *h*), in

der man jedoch auch die feine Längsstreifung bemerken kann. An der Ansatzstelle bildet das Chitin ein Zäpfchen (Fig. 19 Z), auf dessen Spitze sich der Muskel ansetzt. Bei der Häutung bilden die Matrixzellen unter der Cuticula eine neue Chitinschicht (auf Fig. 19 die helle, innere), indem sie zugleich das Zäpfchen von der Seite her umbilden. Setzen sich zwei Muskeln an ein solches Zäpfchen an, so hat dasselbe die Form eines umgekehrten T, wobei der horizontale Balken am Chitin anliegt und stark verdickt ist. Die Muskeln setzen sich einander gegenüber an den senkrechten Balken rechts und links an.

An die vorher erwähnten Plasmapolster des Muskels zieht der Nerv und verbreitert sich kurz davor pinselartig und setzt sich mit einer kleinen Platte auf diesem Hügel auf. Die Muskelpasmahügel und die Nervenendigung bildet den sog. DOYÈRESchen Hügel, den DOYÈRE und GREEF gänzlich für nervöse Substanz hielten, der jedoch, wie wir gesehen haben und es PLATE erkannt hat, zum größten Teil aus Muskelplasma besteht. Nicht immer setzt sich der Nerv an die Plasmahügel, sondern auch an Stellen, wo die Plasmaschicht sehr dünn ist und daher, besonders an Totalpräparaten, schwer zu erkennen ist. Meiner Meinung nach setzt er sich stets an Plasma an und nicht direkt an die kontraktile Substanz.

### Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn mit dem Unterschlundganglion und der sich aus vier Ganglienpaaren zusammensetzenden Bauchganglienreihe mit den abzweigenden Nerven. — Das Gehirn ist, von oben gesehen, in zwei rechts und links nach hinten ziehende Lappen geteilt (Fig. 20), die in zwei Nerven auslaufen. Dicht vor dem Ende der Lappen entspringen dorsal zwei starke Nerven (Fig. 20  $ne_1$ ), die sich pinselartig verbreitern und dorsal an die Haut ansetzen. Auch vorn findet sich in der Mitte eine Einbuchtung und rechts und links zwei Nerven, die sich auch pinselartig verbreitern an die Haut ansetzen (Fig. 20  $ne_2$ ). Durch eine breite Kommissur (Fig. 20, 22) ist das Oberschlundganglion mit dem Unterschlundganglion verbunden. Auch letzteres hat sowohl nach vorn wie hinten zwei lappige, aber kürzere Fortsätze, die nach hinten in die Bauchkommissuren auslaufen. Außer den erwähnten sechs Nerven geht von den dorsalen Gehirnlappen jederseits ein Nerv nach dem ersten Bauchganglion (Fig. 20  $Ne_3$ ), ein weiterer Nerv entspringt jederseits auf der Ventralseite des Gehirns (Fig. 21  $Ne_4$ ) in der Ein-

buchtung und zieht zu den Muskeln des Zahnapparates. In derselben Höhe läuft das Gehirn in der Mittellinie spitz zu und sendet einen Nerv nach hinten (Fig. 21), der ein Nebenganglion (Fig. 21 *Ng 1*) bildet, indem er sich in Form eines Dreiecks verbreitert. Von diesem ziehen jederseits zwei Nerven nach den Muskeln, die vom Rücken her (Fig. 16 *b*) kommen und schräg nach unten vorn ziehen. — Die Bauchganglien sind jedes durch Verschmelzen eines rechten und eines linken entstanden. Vom ersten Ganglion, welches in der Höhe des ersten Beinpaars liegt, entspringt ein Nerv (Fig. 15 *n<sub>1</sub>*) ganz vorn, er zieht dorsal und trifft auf das Nervenganglion (Fig. 16 *Ng 5*), in das der vom Dorsallappen des Gehirns kommende Nerv, der sich gabelt, mit einem Faden ausläuft. Der andre Faden desselben innerviert mit einem von demselben Nebenganglion kommenden dorsal die Haut. Von diesem Nebenganglion zieht noch ein kürzerer Nerv ventral nach vorn zu Muskeln des Schlundes; ein fünfter geht nach hinten und setzt sich an den mittelsten dorsalen Hauptmuskel an (Fig. 16 *a—e*). Der zweite seitlich von dem ersten Bauchganglion entspringende Nerv zieht nach vorn zum *BE* und setzt sich an dessen vorderes Ende an, der dritte Nerv (Fig. 15 *n<sub>3</sub>*) zieht zur ersten Extremität, vereinigt sich mit einem Ast des sich gabelnden vierten zu einem Nebenganglion und setzt sich dann in der Spitze der Extremität zwischen den beiden Muskeln vor der Fußdrüse an (Fig. 18). Der zweite Ast des vierten Nerven zieht an die hintere Ansatzstelle der ersten Extremität an die Körperwand (Fig. 15). Zwischen dem ersten und zweiten Bauchganglion sind die beiden Kommissuren etwa in der Mitte durch eine Querkommissur verbunden, ebenso zwischen zweitem und drittem und drittem und viertem Ganglion. Der erste vom zweiten Bauchganglion entspringende Nerv *n<sub>5</sub>* teilt sich ebenfalls, der vordere Ast geht zu dem von *D* nach der ersten Extremität ziehenden Muskel, der hintere zu dem zweiten von *E* nach hinten gehenden Muskel. Aus diesem Ganglion entsteht ferner ein Nerv, der dorsal zieht und sich vor *d* (Fig. 16) an den äußeren dorsalen Hauptmuskel ansetzt. Die Nervenplatte sendet noch zwei Nervenfädchen in die Haut. Der Verlauf der übrigen Nerven entspricht denen vom ersten Ganglion. — Vom dritten Ganglion läuft ein Nerv (*n<sub>8</sub>*) nach den von *G* nach vorn und den von *F* nach hinten ziehenden Muskeln. Ein dorsal verlaufender Nerv bildet vor *f* (Fig. 16) ein kleines Nebenganglion, von dem ein Faden nach *f* geht, der andre zieht schräg nach vorn über den dorsalen Muskeln weg, trifft in der Rückenlinie mit dem von der andern Seite zusammen und

bildet ein der Haut eng anliegendes Nebenganglion. Von diesem aus setzt sich jederseits ein Nerv vor *e* an den mittleren Hauptmuskel. Die übrigen Nerven entsprechen denen vom ersten und zweiten Bauchganglion. Ein jederseits dorsal entstehender teilt sich in drei Fäden und innerviert die drei von *f* entspringenden Muskeln.

Das vierte Ganglion sendet nach vorn einen sich teilenden Nerven zu den von *K* nach vorn verlaufenden Muskeln. Ein zweiter Nerv entspringt seitlich, zieht nach oben und bildet bald ein kleines Nebenganglion (Fig. 17 *Ng 6*), von dem ein Faden nach hinten zu dem großen Nebenganglion (*Ng 8*) geht, ein anderer nach oben zieht. Dieser verläuft nach Bildung eines Nebenganglions in der Haut. Dicht vor dem Nebenganglion *Ng 6* liegt ein zweites *Ng 7* mit ihm verbunden; es sendet drei Fäden aus, den ersten nach oben zum mittleren Dorsalmuskel, den zweiten zu dem von *N* nach oben vorn ziehenden Muskel, den dritten nach unten zum Knotenpunkt *N*. Ein vom vierten Ganglion ganz hinten entspringender Nerv gabelt sich in einem Ast, der zum After verläuft und einen zweiten Ast, der zum großen Nebenganglion zieht und in seiner Mitte eine kleine Verdickung, in der ein Nervenzellkern liegt, hat. Von diesem Nebenganglion geht ein Nerv nach unten in die Spitze der letzten Extremität, ein zweiter setzt sich mit starker Verbreiterung, in der zwei Kerne liegen, an die Hypodermis über der Fußdrüse an. Von dieser Stelle zieht eine schmale Plasmabrücke zum Muskel *ZQ*, ob dieses Nervensubstanz oder Plasma ist, kann ich nicht entscheiden. An der Ansatzstelle des Nerven an die Cuticula fand ich keine besonderen Tasthaare oder ähnliches, jedoch hat die Gattung *Lydella* an dieser Stelle eine Borste mit basalem Anhang (PLATE). Ein dritter vom Nebenganglion kommender Faden innerviert *Q—X*, ein vierter *Q—Z* und ein fünfter setzt sich vor *Y* an den dritten Dorsalmuskel an.

In bezug auf die Histologie der Nerven hat bereits GREEF die großen Zellkerne beobachtet, die Gehirn- und Ganglienmasse bezeichnet er als »homogen«. PLATE und LANCE haben die Struktur der Nervenzellen besser erkannt. Sowohl bei dem Gehirn wie bei den Ganglien liegen die großen runden Kerne (Fig. 15, 21, 22, 23) auf der Außenseite in den verdickten Enden der Nervenzellen. Die Kerne enthalten zahlreiche Chromatinkörnchen ohne deutlichen Nucleolus. Zwischen ihnen sieht man als feine Linien die Zellgrenzen herlaufen. Nach innen zu sind die Zellen in lange Fäden ausgezogen, welche beim Gehirn eine sehr deutliche Querstreifung von rechts nach links (Fig. 21, 22) und bei den Bauchganglien eine

Längsstreifung hervorrufen. Auf dem Querschnitt (Fig. 3, 23) sind die Nervenzellen rund. Sowohl Gehirn wie Ganglien sind von einer zarten Membran umgeben. Die Kommissuren lösen sich in den Bauchganglien pinselartig am Vorderende desselben auf; am Hinterende sowie an den Austrittsstellen der Nerven sieht man, wie sich die ausgezogenen Enden der Zellen zusammendrängen. Häufig bilden die Nerven die sog. Nebenganglien. In ihnen findet man mehr oder weniger typische Nervenzellkerne und kann auch zwischen diesen die Zellgrenzen sehen. Sie dienen wohl, wie LANCE sich richtig ausdrückt, als »relais«.

Die Ansatzstelle der Nerven an die Muskeln habe ich bereits bei diesen besprochen.

Von besonderem Interesse sind noch die von den Gehirnlappen nach oben und vorn an die Haut ziehenden starken Nerven (Fig. 20). Auf Fig. 24 sehen wir, daß eine große Anzahl Nervenzellen in jeden Nerv eintritt. Dicht vor der Hypodermis verbreitert er sich pinselartig und in diesen Verbreiterungen der Zellen findet man eine Anzahl von dunkelgefärbten Körnchen, in jeder Zelle eins. Man wird nicht fehl gehen, wenn man in ihnen rückgebildete Nervenzellkerne vermutet. Diese Nerven haben vielleicht früher Taster (Antennen) innerviert, finden sich doch nach Angaben PLATES bei der ursprünglichsten Tardigradenform *Lydella* an diesen Stellen »kleine, am Ende gegabelte Borsten« oder an den hinteren Ansatzstellen jederseits eine »große Borste, welche an ihrer Basis einen ohrförmigen Anhang trägt« (PLATE). Außer diesen Sinneswerkzeugen besitzt *Macrobotus Hufelandi* noch zwei Augen, welche dem rechten und linken hinteren Gehirnlappen in Form von Pigmentbechern aufliegen über der Stelle, an der der Nerv zum ersten Bauchganglion austritt. Bei *Macrobotus Hufelandi* fehlt die Linse, die v. ERLANGER für *Macrobotus macronyx* beschrieben hat. Der Pigmentbecher ist flach gewölbt, besteht aus runden Pigmentkörnchen und enthält die Sehzellen. An besonders günstigen Schnitten schien der Nerv von unten her heranzutreten und in den Becher einzubiegen.

### Die systematische Stellung.

Selten ist eine Tiergruppe im System so hin und hergeschoben, wie die Tardigraden. MÜLLER rechnet sie zu den Milben, SCHULTZE, PERTY und EHRENBURG zu den Crustaceen. DUJARDIN und DOYÈRE faßten sie mit den Rotatorien zusammen und bildeten aus ihnen eine Gruppe der Würmer, die Systoliden. VON GRAFF vereinigt die

Tardigraden mit den Linguatuliden und Myzostomiden zur Gruppe der Stelechopoden = Stummelfüßler. PLATE ist der Meinung, daß »die Bärtierchen die niedrigsten von allen jetzt bekannten luftatmenden Arthropoden sind und an die Spitze der Tracheaten, noch vor die Onychophoren zu setzen sind«. Er will jedoch damit nicht sagen, daß wir in den Tardigraden die reine Urform der Tracheaten finden oder daß sich *Peripatus* direkt von ihnen ableitet. Für die Arthropodennatur führt er folgende Gründe an:

- 1) Den Besitz von vier Paar mit Krallen versehenen Extremitäten,
- 2) das Vorhandensein von zwei MALPIGHISCHEN Drüsen,
- 3) den Mangel jeglicher Flimmerung.

KENNEL bezeichnet die Tardigraden als »Arthropoden auf dem Larvenstadium, ohne Kopf, mit einem in der Segmentzahl reduzierten Rumpf, der einige (sekundäre) Fußstummel trägt«, und stellt sie auf eine Höhe mit stark veränderten Tracheatenlarven, etwa vom Typus der *Cecidomyia*-Larve. — LANCE kommt zu einem ganz ähnlichen Resultat wie PLATE und betrachtet die Tardigraden als dem *Peripatus* sehr nahestehend, er will sie über *Peripatus* stellen, da sie sich durch mehr Übereinstimmungen den Arthropoden sehr nähern.

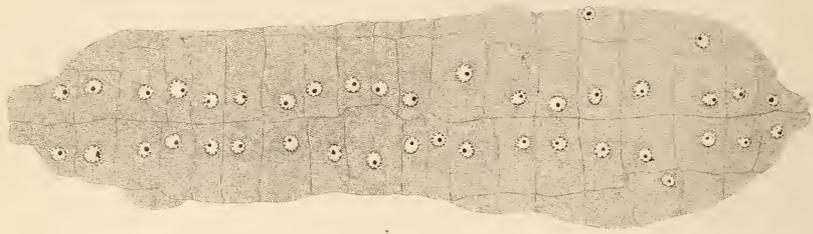
Auch ich möchte mich nach meinen eignen Wahrnehmungen in ähnlicher Weise aussprechen und die Tardigraden als Formen ansehen, die an die unterste Wurzel des Arthropodenstammes zu stellen sind. Von *Peripatus* freilich sind die Tardigraden durch so wichtige Differenzen, wie durch Mangel der Segmentalorgane, der Tracheen, eines Kreislaufsystems und der Mundwerkzeuge und die geringe Segmentzahl unterschieden, so daß von einer Vereinigung mit diesen in die Gruppe der Protracheaten nicht die Rede sein kann. Mit den Tracheaten verbinden sie aber immerhin einige Merkmale, so die mit Krallen versehenen Extremitäten, die bei *Lydella* gegliedert sind, bei *Macrobiotus Hufelandi* wenigstens ein Gelenk haben, weiter das Vorhandensein von MALPIGHISCHEN Schläuchen, das Exoskelett, die Anordnung der Muskeln und des Nervensystems, die Darmanhangdrüse, vor allem auch das Vorhandensein der Antennenerven, die aller Wahrscheinlichkeit paarige Anlage des Geschlechtsapparates und die Anordnung in dem Ovar in Keim-, Nähr- und Eizone. Fixiert könnte die systematische Stellung erst genau werden nach einer eingehenderen Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte, zu welcher die hier mitgeteilten Studien über die Morphologie nur die Vorbereitung sein sollten.

## Erklärung der Abbildungen.

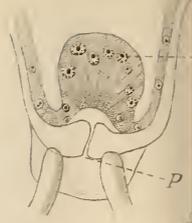
## Tafel XV und XVI.

- Fig. 1. Dorsale Ansicht der Rückenhaut.
- Fig. 2a. Kombiniertes Schnitt durch eine Extremität mit Fußdrüse (*ED*).
- Fig. 2b. Oberflächenbild einer Extremität mit Porus. *P*, Porus derselben.
- Fig. 3. Längsschnitt durch das vordere Körperende. *C.Z.*, Matrixzellen für das Chitin der Zähne usw.; *d*, Munddrüse; *L*, Führungsleiste; *Z*, Zahn; *S*, Schlundkopf; *M.R.*, Mundröhre; *C.S.*, Chitinstäbchen; *Sp.D.*, Speicheldrüse; *M<sub>1</sub>—M<sub>4</sub>*, Muskeln.
- Fig. 4. Sagittalschnitt durch das vordere Körperende (kombiniert). *ZT*, Zahnträger; *D.L.*, Lumen der Speicheldrüsen; *S.B.*, Secretballen; *Sp.K.*, Kanal der Speicheldrüsen.
- Fig. 5. Querschnitt durch das Vorderende in der Höhe des Schlundkopfes.
- Fig. 6. Längsschnitt durch Schlund und Anfang des Magens. *Ph*, Schlund; *M*, Magen.
- Fig. 7. Magen von oben gesehen. *m*, Muscularis.
- Fig. 8. Querschnitt durch den Magen.
- Fig. 9. Die MALPIGHISCHEN Gefäße. *l*, Lumen derselben; *R*, Rectum.
- Fig. 10. Längsschnitt durch die Rectaldrüse. *R*, Rectum; *M*, Magen.
- Fig. 11. Querschnitt durch die Rectaldrüse.
- Fig. 12. Blutkörperchen. *c*, Centrosoma; *e*, die kleineren Blutkörperchen.
- Fig. 13a. Längsschnitt durch das Ovar. *K.Z.*, Keimzone; *N.Z.*, Nährzone; *E.Z.*, Eizone. Das Ei ist durch die danebenliegenden deformiert.
- Fig. 13b. Schnitt durch reifendes Ei mit Schale und erster Spindel.
- Fig. 14. Einmündung des Oviducts in den Enddarm. *O*, Oviduct; *R*, Rectum; *A*, After.
- Fig. 15. Ventrale Muskulatur und Nervensystem (kombiniert). *Ggl*, Bauchganglien; *N*, Nerven von denselben; *Ng*, Nebenganglien.
- Fig. 16. Dorsale Muskulatur und Nervensystem.
- Fig. 17. Muskulatur und Nervensystem des hinteren Körperendes.
- Fig. 18. Die erste Extremität. *E.D.*, Extremitätendrüse; *N*, Nerv; *M*, Muskel.
- Fig. 19. Ansatz des Muskels an das Chitin. *Z*, Chitinzapfen; *h*, helle Zone des Muskels; *H*, Hypodermis.
- Fig. 20. Totalbild des Gehirns und Unterschlundganglions. *Ne*, Nerven; *Oe*, Augen.
- Fig. 21. Sagittalschnitt durch das Gehirn. *K*, Kerne der Nervenzellen. Rechts und links die angeschnittenen Gehirnlappen.
- Fig. 22. Querschnitt durch den Schlundring und die Muskeln der Zähne. *Z*, Zahn; *M*, Muskel.
- Fig. 23. Querschnitt durch ein Bauchganglion.
- Fig. 24. Der Antennennerv. Vorn die Punkte sind die rudimentären Nervkerne.

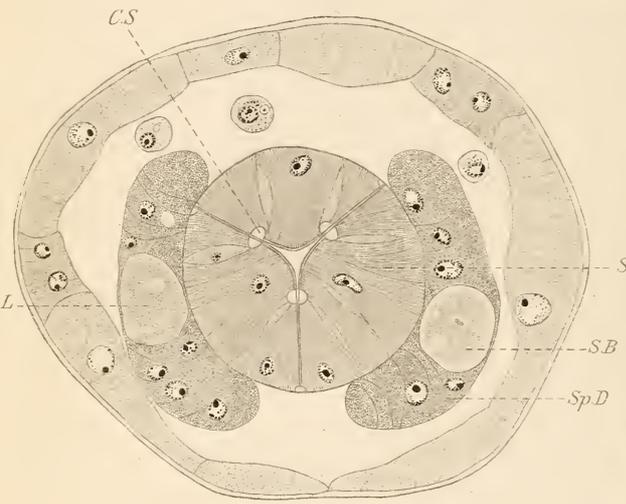
1.



2a



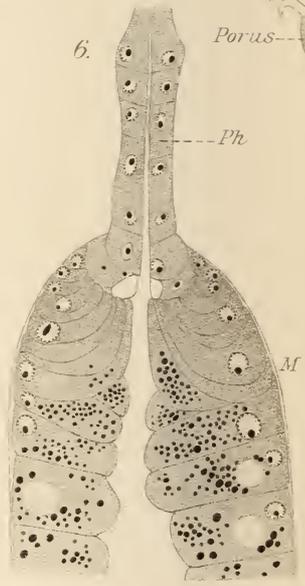
5.



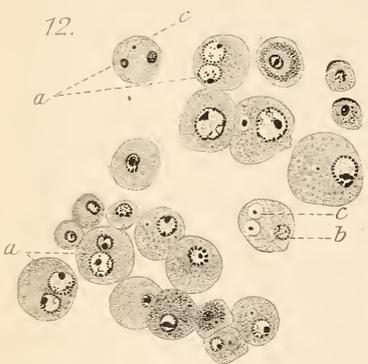
2b



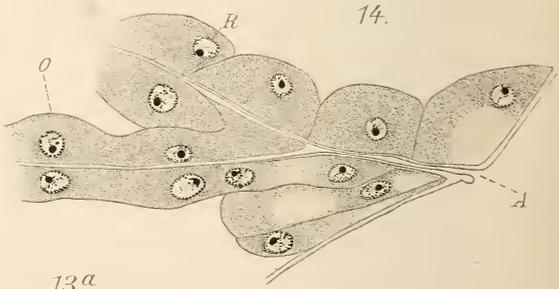
6.



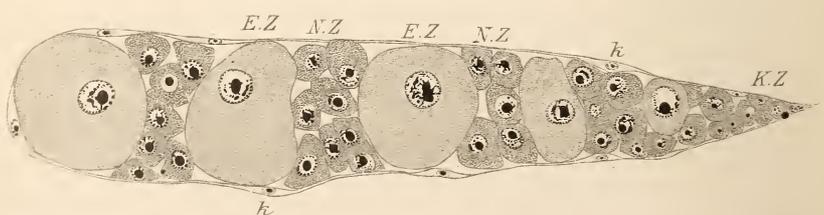
12.



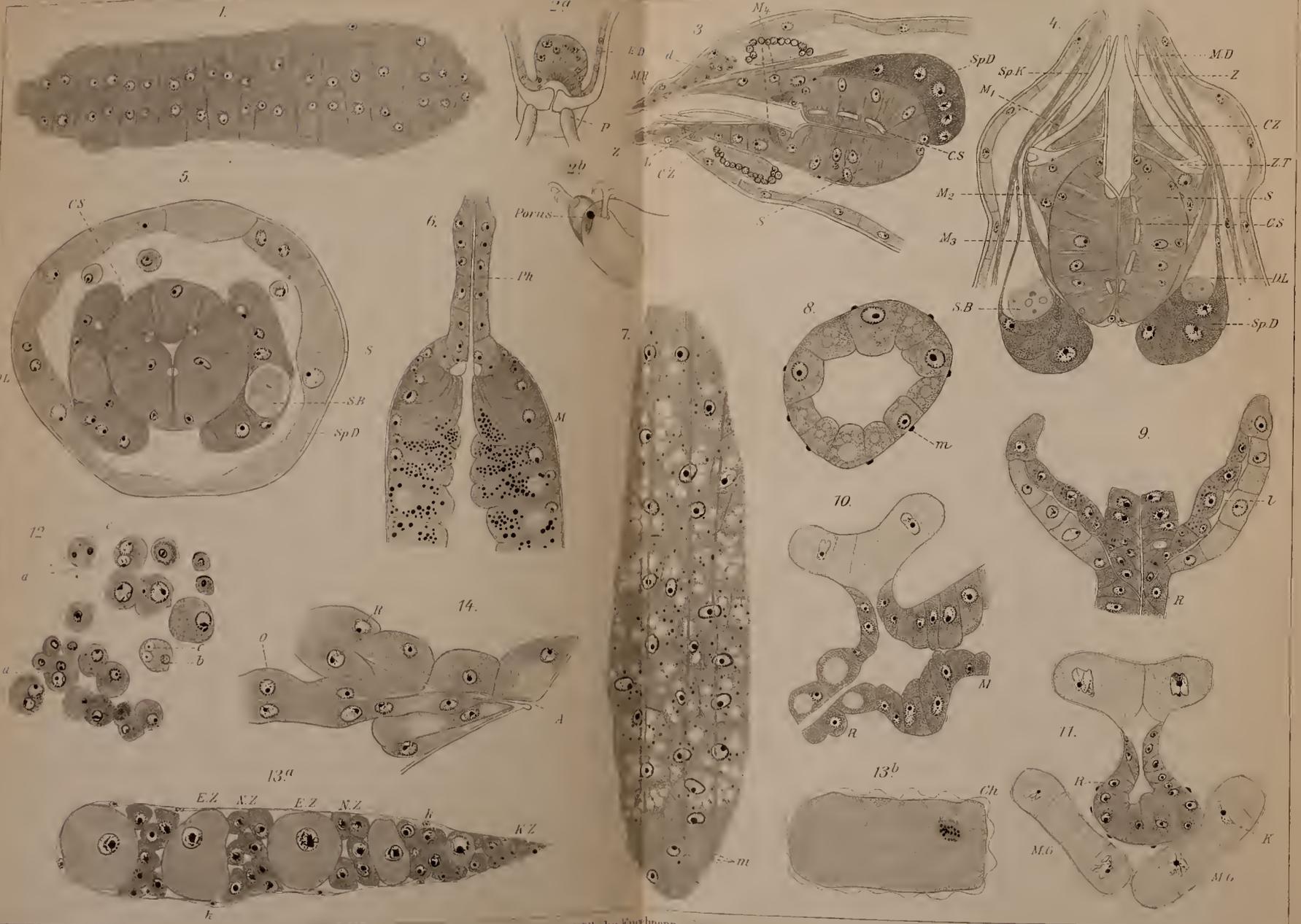
14.

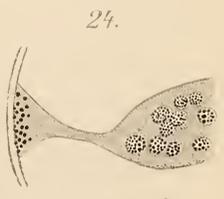
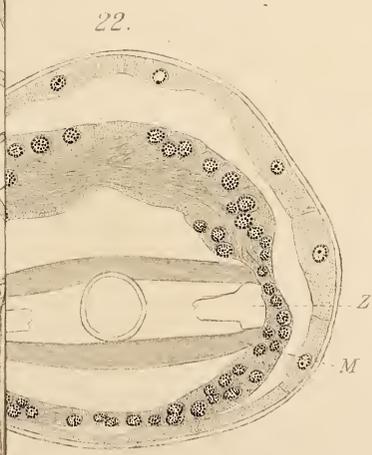
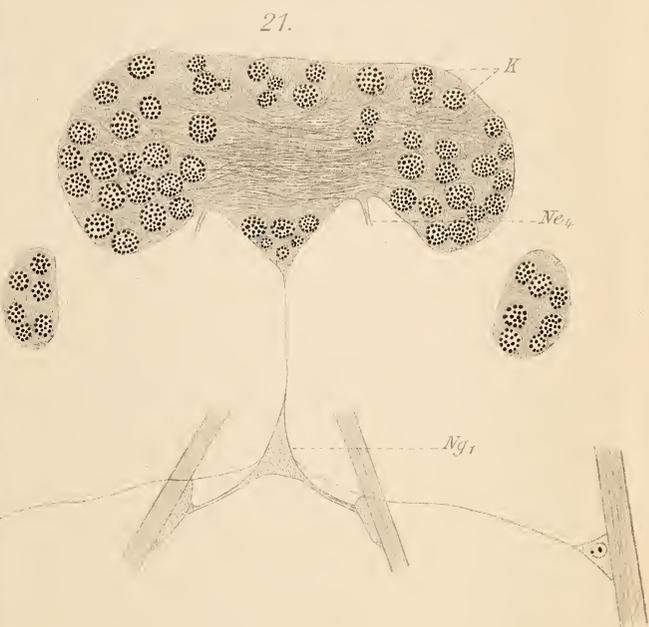
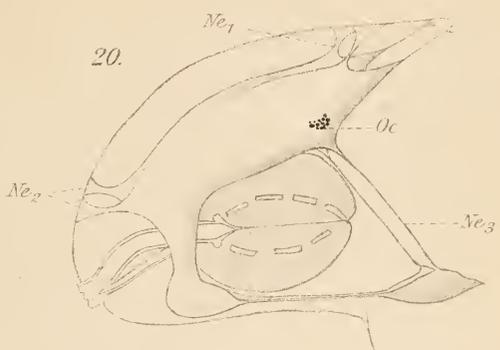
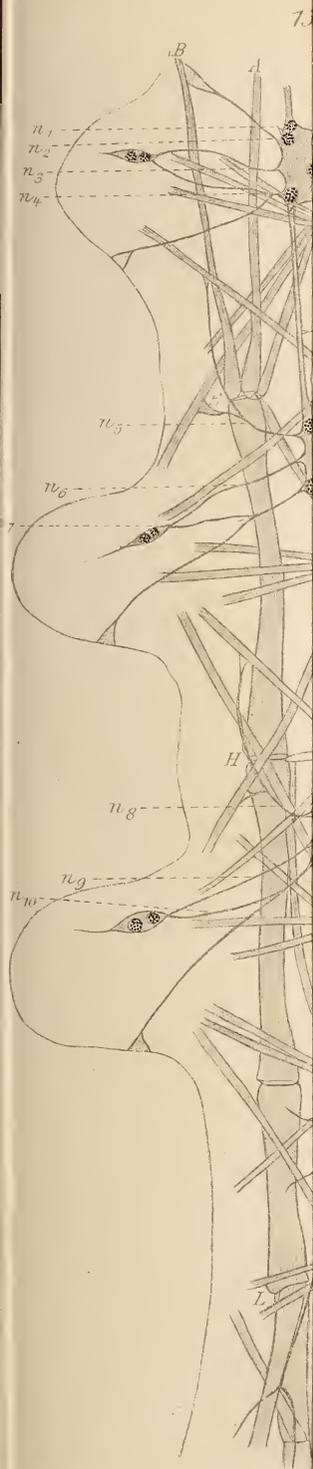


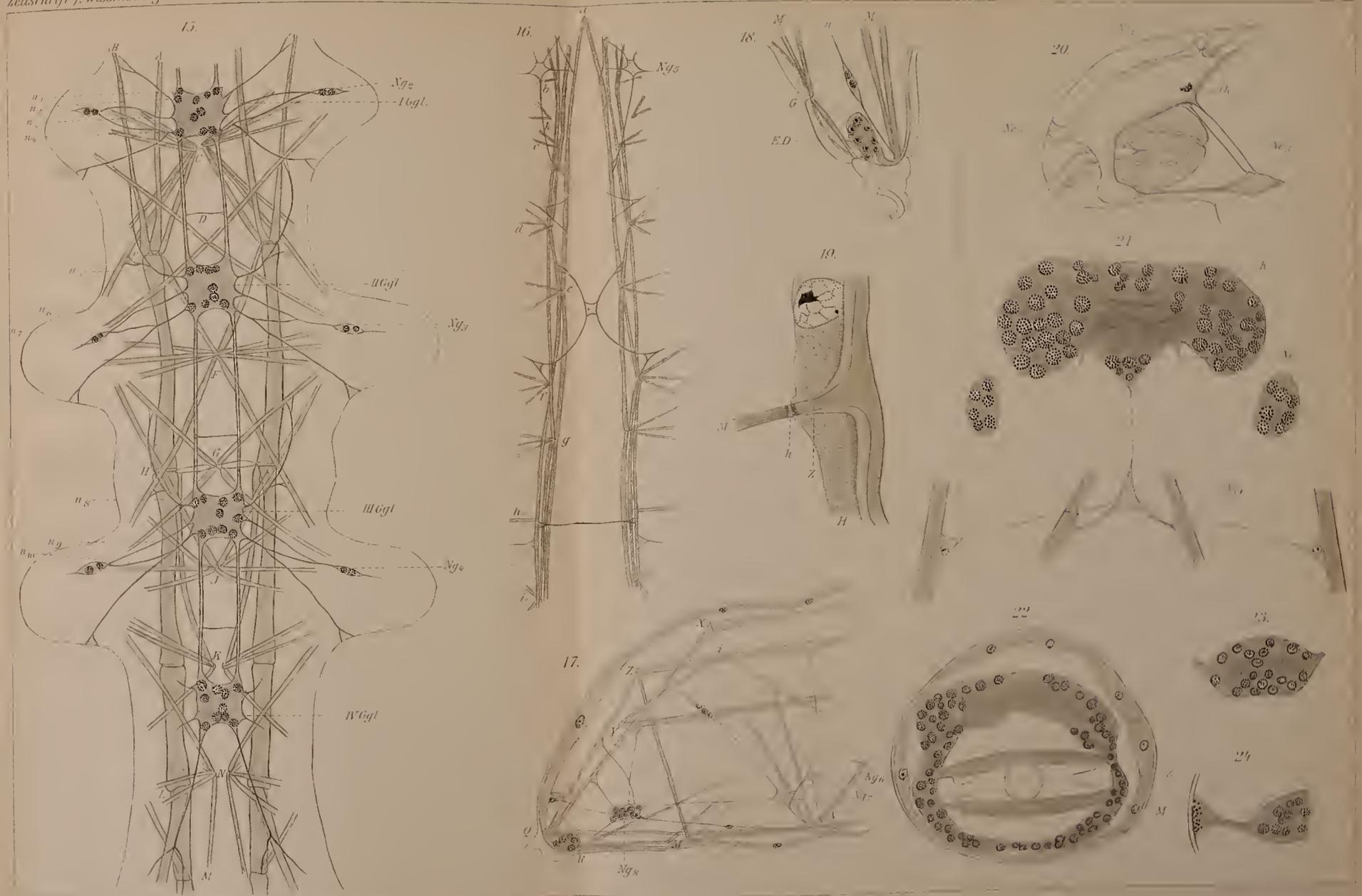
13a











# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [80](#)

Autor(en)/Author(s): Basse Albert

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden 259-281](#)