

Ueber die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden.

Von

Joseph Kaufmann

aus Luzern, Stud. phil. in Zürich.

Mit Tafel VI. Fig. 1—20.

I.

Ueber die Entwicklung der Tardigraden.

Es ist bei der Seltenheit, mit der man Gelegenheit hat, Tardigraden zu beobachten, begreiflich, wenn eine zusammenhängende Entwicklungsgeschichte derselben noch nicht gegeben wurde; noch mehr aber sind hieran gewisse Schwierigkeiten, die sich in den meisten Fällen der Beobachtung entgegenstellen, die Ursache. Diese Schwierigkeiten liegen in der eigenthümlichen Beschaffenheit der Tardigradencier.

Die Eier der Tardigraden verlassen ihre Bildungsstätte, das Ovarium, sobald sie fähig sind, die Entwicklung anzutreten. Hierbei verhalten sich die einzelnen Arten verschieden. Die meisten legen ihre Eier in eine Hülle, welche durch Häutung von dem mütterlichen Thiere sich ablöst; einige dagegen, worunter der am meisten bekannte *Macrobrotus Hufelandii*, lassen dieselben ohne alle Vorsorge vereinzelt liegen. Die Eier der ersten Arten haben eine glatte, ebene Membran; diejenigen aber, welche vereinzelt abgelegt werden, sind auf ihrer ganzen Oberfläche mit Warzen und Haken besetzt, womit sie sich zu ihrem Schutze an fremde Körper heften können. Berücksichtigt man ferner, dass die glatten Eier fast sämtlicher Arten eine starke (braungelbe) Färbung besitzen, so ergibt sich aus dem Gesagten, dass die Eier der meisten Tardigraden für die mikroskopische Behandlung nicht geeignet sind; sie sind undurchsichtig, die einen wegen ihrer höckerigen Oberfläche, die andern wegen ihrer Färbung. — Hierin liegen die erwähn-

ten Schwierigkeiten. Während daher die Eier der Tardigraden schon längst bekannt sind (schon *Otto Friedr. Müller* hat sie gesehen), ist man hinsichtlich ihrer Entwicklungszustände auf wenige vereinzelte Beobachtungen beschränkt.

Bei den folgenden Untersuchungen haben günstigere Umstände es erlaubt, die Entwicklung der Tardigraden näher zu verfolgen. Es gibt nämlich unter diesen Thieren eine schon von *Dujardin* beschriebene und abgebildete Art, die *Doyère*, der sie übrigens nicht selbst beobachtet zu haben scheint, *Macrobiotus Dujardin* genannt hat. Dieses Thier gehört zu derjenigen Gruppe von Tardigraden, die ihre glatten Eier in eine gemeinschaftliche Hülle legen; seine Eier sind aber durchaus ungefärbt und daher für die mikroskopische Beobachtung vollkommen zugänglich. Auf diese Species beziehen sich alle die folgenden Untersuchungen. Dieselbe lebt nicht wie die meisten andern, auf Ziegeldächern, sondern im Wasser. Sie fand sich vor in der Enge bei Zürich an einer schon durch botanische Seltenheiten bekannten Stelle und stand mir diesen Winter in beliebiger Anzahl zu Gebote.

Bei dieser Gelegenheit muss ich auf eine von *Dujardin* gemachte Angabe, die auch *Doyère* mit der Bemerkung anführt, dass sie der weiteren Bestätigung bedürfe, aufmerksam machen. *Dujardin* bezeichnet nämlich das Vorhandensein der oben beschriebenen in der Ernährungsflüssigkeit suspendirten granulirten Kugeln als ein Verhältniss, das nur bei wenigen Individuen dieser Species anzutreffen sei. Es würde sich hieraus vielleicht ein Anhaltspunkt für die physiologische Bedeutung dieser hypothetischen Körper ergeben. Allein bei allen Exemplaren, die ich gesehen (und deren Zahl wohl auf mehrere Hunderte sich beläuft), waren dieselben in Menge vorhanden, und nur bei todtten Thieren lösten sie sich in eine ungeordnete Körnermasse auf.

Ueber die ersten Anfänge der Tardigradencier lässt sich etwa Folgendes angeben. Wenn man Individuen, bei denen Eier entstehen, bei starker Vergrößerung untersucht, so lassen sich im Ovarium eine grosse Menge von Bläschen und Elementarkörnchen unterscheiden (vgl. Fig. 4). Diese Bläschen sind wohl als künftige Zellenkerne anzusehen; denn es finden sich gleichzeitig schon andere ähnliche Bläschen, um welche sich eine dunkle Masse von Körnern gelagert hat. Da diese Masse ferner mit den umliegenden Theilchen nicht zusammenfließt, sondern sich scharf von denselben abgrenzt, so muss sie selbst wieder von einer Membran umgeben sein. Man bemerkt nun auch, da jetzt das centrale Bläschen wegen seines dunkeln Hofes viel deutlicher hervortritt, dass in seiner Mitte, also im Centrum des ganzen Gebildes, ein einzelnes dunkles Körperchen vorhanden ist. — Es ergibt sich nun leicht die Bedeutung dieser einzelnen Theile. Das Ganze ist eine noch im Wachsthum begriffene Zelle. Das centrale Bläschen ist der

Kern mit dem Kernkörperchen, der dunkle Hof ist Zellinhalt und die äussere Membran die Zellmembran. Das Wachsthum dieser Zelle besteht nun darin, dass sich die Zellmembran erweitert, indem der Inhalt fortwährend an Masse zunimmt. Die Grösse des Kernes bleibt unverändert. Während daher bei einigen Zellen (Fig. 1. a.) der Kern sehr gross erscheint, liegen andere daneben (b), wo derselbe verhältnissmässig schon zurückgetreten ist, weil hier der Zellinhalt massenhafter geworden. — Betrachten wir nun ein anderes Individuum, bei welchem diese Zellen ihre normale Grösse erreicht haben, so finden wir das Ovarium stark erweitert. Es bedeckt den Magen vom Rücken her vollständig, dehnt sich aus bis zur Speiseröhre und senkt sich vermöge seiner Schwere links und rechts neben dem Magen herunter. Die freien Kerne und Körnchen sind verschwunden. An ihre Stelle findet sich eine Anzahl grosser Zellen gelagert, die versehen sind mit helldurchscheinendem Kern und einer deutlichen, doppelt contourirten Membran; diese Zellen, deren Herkunft uns schon bekannt ist, sind die Eier (vgl. Fig. 2. a). Die Zellmembran entspricht dem Chorion, der Zellinhalt dem Dotter, der Kern dem Keimbläschen. Das Kernkörperchen würde als Keimleck zu betrachten sein; allein es ist bereits verschwunden. Das Keimbläschen entbehrt aller festen Formbestandtheile.

Die Eier wechseln sehr an Zahl. In der Regel sind 5—10 vorhanden. Als grosse Seltenheit kommt ein einzelnes vor; dagegen habe ich einmal 18 dergleichen zählen können. Sie liegen im Ovarium ohne Ordnung neben und über einander und zeichnen sich besonders dadurch aus, dass ihnen eine constante äussere Form mangelt. Ihre Membran ist noch so weich und biegsam, dass sie dem Drucke, den die benachbarten Körperteile während der Bewegungen des Thieres auf sie ausüben, nachgibt, wodurch die Umrisse sich fortwährend verändern (vgl. Fig. 2. a). Das Keimbläschen erscheint, wenn das Thier sich ruhig verhält, kreisrund und hat dann einen Durchmesser von $\frac{1}{145}$ ". Es nimmt aber, wie das Ei selbst, durch äussern Druck verschiedene Formen an. Ob dasselbe als ein freiliegender Körper ringsum von Dottermasse umgeben sei, oder ob es, was in ähnlichen Fällen stattfindet, dem Chorion aufliege, konnte ich nicht entscheiden. Soviel wenigstens ist Thatsache, dass es nicht immer das Centrum einnimmt.

Mit der Anlage der Eier steht die Häutung des Thieres in Beziehung. Man hat Gelegenheit, zu beobachten, wie sich zuerst die neugebildeten Haken aus den alten herausziehen, wie die Extremitäten nachfolgen und endlich die alte Epidermis das ganze Thier wie ein schlaffer glasheller Sack umhüllt.

Nun sind die Vorbereitungen getroffen, die dem Thiere gestatten, von seiner Last frei zu werden. Ein einziges Mal ist es mir geglückt,

diesen Vorgang, nämlich das Ablegen der Eier, zu beobachten. Er ist in Fig. 2 dargestellt. Das Thier hatte sich stark zusammengezogen. Im Ovarium lagen vier Eier, von denen das hinterste eben im Begriffe stand, herauszutreten. Die Ausführungsgänge sind ziemlich enge. Das Ei musste also, was bei der Nachgiebigkeit seiner Membran leicht möglich war, sehr in die Länge gezogen werden, um hindurehzukommen. Allmähig wurde es durch den Kanal weiter gepresst, bis ein Theil desselben durch die Afteröffnung zum Vorschein kam. Noch etwas drängte es sich weiter; dann aber wurde es plötzlich hinausgestossen, weil nun die muskulösen Wandungen sich rasch zusammenzogen. Mit dem Ei trat zugleich eine Menge von Elementarkörnchen hervor, die sich in dem von der alten Hülle eingeschlossenen Raume verbreiteten und so lebhafteste Bewegungen ausführten, dass der Gedanke an Spermatozoilengewimmel ziemlich nahe lag. Es war aber eine mit Spermatozoiden zu vergleichende Form an diesen Körperchen nicht zu erkennen. Nach wenigen Minuten rückte ein zweites Ei nach und wurde auf gleiche Weise zur Welt befördert. Bei allen vier Eiern war das Keimbläschen verschwunden. Es ist daher wohl anzunehmen, dass sie schon im Ovarium befruchtet werden. — Tardigraden, die ihre Eier schon gelegt hatten, aber noch in der abgeworfenen Haut, die sehr fest ist, gefangen sassen, habe ich sehr oft gesehen. Es dauerte immer längere Zeit, bis sie unter Mithilfe des Zahnapparates die Hülle durchlöchert und ihren Körper in Freiheit gesetzt hatten.

Sobald die Eier in ihren neuen Aufenthaltsort gerathen sind, erhalten sie eine bleibende Form (Fig. 2. b). Ihre Umrisse beschreiben eine der Kugelform sich ziemlich nähernde Ellipse. Der Längsdurchmesser beträgt $\frac{1}{40}''$, der Querdurchmesser $\frac{1}{18}''$. Diese Verhältnisse sind, wenn man ganz geringe Abweichungen nicht in Anschlag bringt, von nun an bleibend. Die Membran behält jedoch stets einen elastischen Zustand bei; denn das Ei erträgt einen bedeutenden Druck und kehrt, wenn derselbe aufhört, sogleich zu der früheren Form zurück. Es ist übrigens auffallend, zu welcher bedeutenden relativen Grösse das Ei gelangt. Die Länge des ausgewachsenen Thieres liegt zwischen $\frac{1}{2}''$ und $\frac{1}{3}''$. Das Ei hat also einen Durchmesser, der nur vier- bis sechsmal kleiner ist als die Länge des ganzen Thieres.

Sogleich nachdem die Eier gelegt worden sind, oft sogar bevor noch der alte Tardigrade ihre Nachbarschaft verlassen hat, gehen weitere Veränderungen in ihrem Innern vor. Das Keimbläschen ist, wie bemerkt wurde, verschwunden (Fig. 2. a). Eine zarte Linie, die dem Querdurchmesser entspricht, wird sichtbar und scheidet die ganze Masse des Dotters in zwei Hälften. Zugleich tritt im Centrum jeder Hälfte als heller runder Fleck ein Kern auf (Fig. 3). Dieser Kern wird allmähig elliptisch; seine längere Axe liegt so, dass sie mit dem Quer-

durchmesser des Eies parallel läuft (Fig. 4). Nach und nach schürt er sich in der Mitte ein; er wird biscuitförmig (Fig. 5), eine Erscheinung, die sich mehrmals recht deutlich wahrnehmen liess. Während diese Einschnürung in beiden Dotterhälften immer weiter schreitet, durchfährt eine zweite Theilungslinie die Dottermasse. Sie ist auf die Mitte der ersten Linie rechtwinkelig gestellt und entspricht somit der Richtung des Längendurchmessers. Sie läuft durch die Einschnürungsstelle des Kernes und nimmt allmählig noch an Deutlichkeit zu. Endlich ist die Einschnürung zur vollkommenen Theilung geworden (Fig. 6). Das Ei ist, nachdem dieser Process in beiden Dotterhälften stattgefunden, in vier gleiche Theile getheilt, wovon jeder mit einem Kern versehen ist (Fig. 7). Einen Fall jedoch, wo statt der eben beschriebenen Theilungslinien ganz andere auftreten, stellt Fig. 8 dar.

Die Vorgänge, die sich zunächst anschliessen, bestehen in einer Fortsetzung der eben beschriebenen Theilungsweise. Der Kern nämlich, anfangs noch an der Theilungslinie gelegen, die ihn durchschnitten hatte, rückt in das Centrum seines Dotterquadranten. Seine rundliche Form wird wieder elliptisch und schnürt sich ein, während eine neue Theilungslinie auch den Dotter halbirt. Das Ei enthält nun, wenn die Furchung eines jeden Viertheils der Dottermasse auf ähnliche Weise (was wenigstens möglich ist) stattgefunden hat, 8, dann 16 etc. Dotterkugeln, die sich gegenseitig abplatteln und je einen mit Dottermasse umgebenen Kern in sich schliessen (Fig. 9).

Es ist mit diesen Veränderungen ein Vorgang beschrieben worden, mit dem die Eier vieler anderer Thiere ebenfalls ihre Entwicklung beginnen. Man pflegt diesen Vorgang die Furchung des Dotters zu nennen. Das Ende desselben ist ein Entwicklungszustand, der unter dem Namen des manlbeerförmigen Dotters bekannt ist. Der Dotter ist in diesem Stadium in eine grosse Menge von zusammenhängenden Kugeln aufgelöst (Fig. 10), deren Durchmesser bei den Tardigraden-eiern $\frac{1}{360}$ ''' beträgt. Sie sind wahre Zellen und das Material, aus welchem alle Theile des Embryo aufgebaut werden.

Die Dotterfurchung ist bei gewöhnlicher Zimbertemperatur schon nach 24 Stunden vollendet. — Die Eier der Tardigraden bezeugen übrigens ihre Herkunft auch dadurch, dass sie, wie die Tardigraden selbst, eine Lebensenergie besitzen, die vielen äusseren Einflüssen widersteht. Sie lassen sich, wenn sie stets mit Wasser versehen sind, wochenlang zwischen Objectträger und Deckplatte aufbewahren, ohne in ihrer Entwicklung gestört zu werden. Sie sollen sogar das vollständige Eintrocknen ohne andern Nachtheil aushalten, als dass ihre Entwicklung dadurch verzögert wird.

Die Dotterfurchung der Tardigradeneier hat bei *Maerobiotus Hufelandii* auch von *Siebold* beobachtet. Seine Angabe, enthalten in seinem

Lehrbuche p. 552, Not. 2. lautet so: „Bei *Macrobiotus Hufelandii* beobachtete ich deutlich, dass die von der abgeworfenen Haut umbüllten Eier einen totalen Furchungsprocess durchmachten.“

Einige Zeit nachdem die Furchung des Dotters vollendet ist, wird an einer oberflächlichen Stelle der Dottermasse eine leichte Einknickung wahrgenommen (Fig. 11), die sich allmählig etwas tiefer eingräbt. Diese Stelle zeichnet die Lage des künftigen Embryo vor. Um nämlich so viel Raum als möglich zu ersparen, war es nöthig, dass derselbe in eine gekrümmte Lage gebracht werde, so zwar, dass Kopf und Hinterleib gegen die Bauchseite sich einschlagen und einander bis zur Berührung nahe kommen (vgl. Fig. 18). Jene Einknickung entspricht nun der Stelle, wo diese Berührung später stattfinden soll; sie bezeichnet also auch die künftige Bauchseite. — Diese Veränderung bildet den Uebergang zu einem zweiten Hauptstadium der Entwicklung. Es ist dies die Anlage der sogenannten Keimscheibe. Das Auftreten derselben geschieht im Allgemeinen so, dass sich, von jener Einknickungsstelle ausgehend, über den ganzen Dotter eine hellere Schicht, die Keimscheibe, ausbreitet, langsam nach allen Seiten um sich greift und nachdem sie an dem der Bauchseite entgegengesetzten Pole zusammengelassen ist, den ganzen Dotter umschliesst. Bei den Eiern der Tardigraden lässt sich ein solches langsames Umsichgreifen nicht erkennen. Die Keimscheibe scheint hier vielmehr durch weitere Theilung der oberflächlichsten Dotterzellen in ihrem ganzen Umfange gleichzeitig zu entstehen. Sie ist zwei Tage nach vollendeter Dotterfurchung rings um das Ei herum schon ganz deutlich zu erkennen. Wenn die Keimscheibe vollständig entwickelt ist, so sticht sie, unter dem Mikroskop gesehen, als eine ziemlich breite, helle, scharf abgegrenzte Zone von der innern dunkeln Masse, die noch aus Dotterzellen besteht, ab und schliesst sich, mit Ausnahme der eingeknickten Stelle, ringsum der Eihülle an (Fig. 12).

Aus der Keimscheibe gehen, indem ihre Zellen zu einer doppelten Haut, einer äusseren und inneren, verschmelzen, nach der gewöhnlichen Auffassung zwei sogenannte Schleimblätter hervor, von welchen, in Uebereinstimmung mit den Entwicklungszuständen höherer Thiere, das äussere als seröses, das innere als muköses Blatt anzusehen ist. Das innere Blatt ist die erste Anlage der Wandungen des Verdauungskanals und seiner Anhängsel; das äussere dagegen geht über in die Haut, in das Nerven- und Muskelsystem.

Die Verwandlung des innern Blattes der Keimscheibe in den Darmkanal geschieht, so weit die Beobachtung an so kleinen Eiern reichen könnte, auf die Weise, dass die Dottermasse in der Mitte des Eies an gewissen Stellen körnig wird, wodurch mehrere hellere Flecken entstehen (Fig. 13), die nach und nach sich verlängern und endlich

zusammenfliessen. Daraus geht ein bogenförmig gekrümmter Kanal hervor (Fig. 44), dessen concave Seite der künftigen Bauchseite zugekehrt ist. Dieser Kanal erweitert sich, während das muköse Blatt als seine künftige Wandung von der Keimscheibe sich losmacht und durch dieses Auseinanderweichen denjenigen Raum entstehen lässt, der beim entwickelten Thiere die Ernährungsflüssigkeit enthält. Dadurch verliert die Keimscheibe ihre früher so scharfe Abgrenzung gegen die Dottermasse.

Gehen wir nun eine Stufe weiter, so zeigen sich bereits die ersten Spuren der Extremitäten. Es sind von dem serösen Blatte gebildete durchsichtige Höcker, die sich zu beiden Seiten des Embryo paarig erheben (Fig. 45 b). Von diesen Höckern werden zuerst die vordersten und erst nach und nach die übrigen sichtbar. Vorder- und Hintertheil des Embryo lässt sich, wenn man das Ei so lange wälzt, bis die Bauchseite nach oben zu liegen kommt (vgl. Fig. 46), daran unterscheiden, dass von den beiden ungeschlagenen Enden des Körpers das eine (in Fig. 46 das obere) Ende dicker ist. In diesem dickern Theile sieht man später den Zahnapparat sich entwickeln; es muss also das Kopfeude sein.

An Eiern, die so weit entwickelt sind, lässt sich noch recht deutlich die mittlere Dottermasse, die dunkel ist, von der peripherischen durchsichtigen, die aus der Keimscheibe hervorgegangen, unterscheiden. Fig. 45 stellt ein solches Ei von der Rückenseite dar; a bezeichnet die dunkle Masse, b die durchsichtige, an welcher man die Umrisse der Haut und die Anlagerung der Extremitäten erkennt. Das gleiche Ei erscheint in Fig. 46 von der Bauchseite. Die dunkle Querfurchung deutet die Grenze an, wo Kopf und Hinterleib zusammenstossen. Ein ähnliches Bild stellt Fig. 47 vor. Man bemerkt aber hier schon eine Furchung (a), welche auf die Trennung des hintersten Paares der Extremitäten schliessen lässt. Es ergibt sich also aus der Vergleichung der beiden Eier (Fig. 46 und 47), dass das hinterste Fusspaar erst dann entsteht, wenn die drei andern schon vorhanden sind.

Dotterzellen lassen sich nun in dem Ei nicht mehr erkennen. So wie die Entwicklung weiter schreitet, geht auch der Unterschied in der Schattirung der einzelnen Theile verloren. Der ganze Embryo wird durchsichtiger, wie ihn Fig. 48 (von der Seite gesehen) darstellt. Seine einzelnen Theile erhalten ein gleichartiges Ansehen, wodurch es unmöglich wird, ihre Abgrenzung zu erkennen.

Auch die äussern Umrisse sind nicht mehr an die frühere bestimmte Form gebunden; das ganze Gebilde ist, indem die zellige Anordnung in Membranen übergegangen, weicher und beweglicher, so dass es das Innere der Eihülle so vollständig als möglich ausfüllt.

Diese Veränderungen haben den Embryo auf das Ende seiner

Entwicklungszeit vorbereitet. Inzwischen ist jedoch noch ein Körperteil aufgetreten, der jetzt vor allen andern sich bemerkbar macht. Es ist der Zahnapparat. Sowohl in Form als Grösse stimmt er mit demjenigen eines erwachsenen Tardigraden vollkommen überein (Fig. 19). Auch das Saugorgan schimmert durch. Die Haken, womit die Füsse bewaffnet sind, können, wenn man aufmerksam beobachtet, unterschieden werden. Der Embryo liegt also fertig gebildet da. Er hat nur nöthig, die engen Grenzen seines Aufenthaltes zu durchbrechen, um ein neues Leben beginnen zu können. Er regt sich, seine äusseren Umrisse werden verändert, einzelne Theile des Körpers verschoben. Der Zahnapparat geräth in Bewegung; seine Zuckungen hören wieder auf, um nach kurzer Zeit wieder zu beginnen. Ob nun durch die Thätigkeit des Zahnapparates, oder durch die Ausdehnung des ganzen Körpers oder durch beide zugleich das endliche Bersten der Eihülle herbeigeführt werde, mag dahingestellt bleiben. Der Austritt des jungen Thieres aus dem Ei liess sich mehrmals beobachten; er ist in Fig. 20 dargestellt. — Das letzte Entwicklungsmoment, wo der Zahnapparat schon vorhanden ist, so wie das Auskriechen von Embryonen ist auch von *Doyère* gesehen worden.

Was die Zeit betrifft, während welcher die Eier der Tardigraden ihre ganze Entwicklung durchlaufen, so beträgt sie nach den Beobachtungen von *Schultze* und *Doyère* 24—25 Tage. Es ist sehr wahrscheinlich, dass eine mässig erhöhte Temperatur die Entwicklungsvorgänge beschleunigt.

Der junge Tardigrade ist den Eltern in allen Theilen vollkommen gleich; nur in seinen Dimensionen steht er ihnen nach. Er erreicht höchstens $\frac{1}{3}$ der Leibslänge eines ausgewachsenen Thieres, welches Verhältniss auch auf die granulirten Kugeln zu beziehen ist.

Von Siebold führt in seinem Lehrbuche bei der Entwicklungsgeschichte der Arachniden an, dass die Emydrien als sechsbeinige Thierchen aus den Eiern hervorschlüpfen. Dieser Angabe widersprechen aber zwei in *Doyère's* Abhandlung enthaltene Stellen (*Annal. d. sc. nat.* 2^e serie, tom. 44, p. 281 und 358), die sich dahin aussprechen, dass den Emydrien zwar ein Theil ihrer fadenförmigen Anhängsel und an jeder Gliedmasse zwei Haken (zwei sind schon vorhanden) erst später nachwachsen, dass sie aber mit vollzähligen Füssen zur Welt kommen. Es sind diese Verhältnisse um so wichtiger, als sie bei der systematischen Stellung der Tardigraden berücksichtigt werden müssen.

Fassen wir nun die Entwicklungsgeschichte der Tardigraden kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes. Nach dem Verschwinden des Keimbläschens wird der Dotter einem totalen Furchungsprocess unterworfen. Dann folgt, ausgehend von einer bestimmten, eingeknickten Stelle und wahrscheinlich gleichzeitig von der ganzen Oberfläche der Dottermasse,

ein noch weiter fortgesetzter aber nur oberflächlicher Zerklüftungsprocess, durch welchen eine klare, feinkörnige Schicht, die Keimscheibe, gebildet wird, die die Dottermasse vollkommen in sich schliesst. Dort, wo die Einknickung stattgefunden, ist die Bauchseite, gegenüber die Rückenseite des Embryo gelegen. An der Keimscheibe lässt sich ein äusseres und inneres sogenanntes Schleimblatt unterscheiden; letzteres wird zum Verdauungskanal mit seinen Anhängseln (den Geschlechtsorganen); das erstere geht über in Haut, Muskeln und Nerven (nach Analogie). Die Extremitäten erscheinen, zuerst die vorderen, später die hinteren, als paarige Höcker und sind Ausstülpungen des äusseren Blattes. Ist endlich der Zahnapparat angelegt, so verlässt der Embryo, dem Alten in allen wesentlichen Theilen gleich gebildet, das Ei.

II.

Ueber die systematische Stellung der Tardigraden.

Eichhorn und *Göze* sind die ersten Naturforscher, welche Tardigraden beobachtet haben. Sie wussten das sonderbare Thier nirgends hinzustellen und nannten es, seiner äussern Aehnlichkeit halber, den Wasserbär. Einige Jahre später (1785) gab *Otto Friedr. Müller* eine mit trefflichen Abbildungen begleitete Arbeit heraus, worin die ersten genauern Beobachtungen über das Bärthierchen enthalten sind. Er hielt dasselbe wegen seiner Häutung für ein Insekt und stellte es unter dem Namen *Acarus Ursellus* zu den Milben. Unter diesem Namen wurde es dann auch von *Gmelin* in seiner Ausgabe von *Linne's Systema naturale* aufgeführt. Als man aber die Sache später wieder untersuchte, ergaben sich doch so viele abweichende Verhältnisse, dass die von Müller ausgegangene Eintheilung für unsicher erklärt oder ganz verlassen wurde. *Ehrenberg* mit *Schultze* stellte (1834) die Tardigraden neben die Lerneen zu den Schmarotzerkrebsen und *Dujardin* (1838) zu den Rädertieren in die Klasse der Würmer, indem er Tardigraden und Rädertiere unter den gemeinschaftlichen Begriff *Systoliden* zusammenfasste. *Doyère* ist dieser Ansicht grösstentheils gefolgt und seither blieb es unentschieden, ob die Tardigraden für Würmer, für Crustaceen oder für Arachniden zu halten seien.

Die Gründe, auf welche *Dujardin* (*Annal. des Sc. nat.* 2^e série. Tom. 10. p. 486) die Vereinigung der Tardigraden mit den Rotatoren basirt, beziehen sich:

1) auf die starke Contractionsfähigkeit der beiden Thierformen. — Bekanntlich sind die Rädertiere im Stande nicht nur die Dimensionen ihres Körpers in hohem Grade zu verändern, sondern sogar ihren

Kopf und den langen Gabelschwanz bis gegen die Mitte des Körpers zurückzuziehen. Hält man die Tardigraden daneben, so können sie allerdings ihre Extremitäten mehr als um die Hälfte verkürzen; allein während ein ausgestrecktes Räderthier wohl 5—6 mal länger ist als breit, ein zusammengezogenes dagegen sogar breiter als lang werden kann, hat der Tardigrade es nie in der Gewalt, seinen Körper mehr als um ein Drittel zu verkürzen oder sogar den Kopf bis zum Verschwinden einzustülpen.

2) Auf die Beschaffenheit der Haut. — Bei beiderlei Thieren ist die Haut ein schlaffer, in Falten gelegter, durchsichtiger und ziemlich resistenter Sack, der stellenweise zu einem festen Panzer erhärten kann. Aber Abweichungen lassen sich dennoch auch hier auffinden. Die Bedeckung der Räderthiere ist äusserst dünn; an ihr kann man keine verschiedenen Schichten unterscheiden. Die Haut der Tardigraden dagegen ist dick. Sie erscheint auch bei schwacher Vergrösserung mit einer doppelten Contour und besteht aus einer äussern und innern Schicht. Die äussere Schicht, die Epidermis, unterliegt einer periodischen Häutung — eine Erscheinung, die bei Räderthieren nicht wahrgenommen wird. — Auf einen noch viel wesentlicheren Unterschied wird später aufmerksam gemacht werden.

3) Auf die Form des Verdauungskanals. Sowohl die Tardigraden als die Räderthiere sind mit einem einfachen, in gestreckter Richtung verlaufenden Darmkanal versehen. Auf diesen Punkt wird man übrigens nicht sehr viel Gewicht legen dürfen, da ähnliche Formen dieses Organes noch bei andern niedern Thierklassen anzutreffen sind.

4) Auf die Construction der Mundtheile. — Diese Theile bestehen aus hornigen oder verkalkten, articulirenden Stücken, die durch besondere Muskeln in Bewegung gesetzt werden. Geht man aber weiter, so zeigt sich auch hier eine grosse Verschiedenheit. Die Räderthiere haben kauende Kiefern ohne Saugapparat, die Tardigraden stechende Zähne mit einem Saugorgan. Die ersteren sind mit beissenden, die letzteren mit saugenden Mundtheilen versehen.

5) Auf die Zahl und relative Grösse der Eier. — Die Tardigraden bringen, wie die Räderthiere, Eier hervor, die zwar nicht zahlreich, dagegen verhältnissmässig sehr gross sind. So auffallend auch diese Verhältnisse erscheinen, so stehen sie doch nicht vereinzelt da. Die Oribateen, Sarcoptes, Demodex liefern hiefür Beispiele.

Es ergibt sich aus dem Gesagten, dass die Verwandtschaft der Tardigraden mit den Räderthieren noch keineswegs erwiesen ist, wenn nicht neue Vergleichungspunkte aufzufinden sind. Allein weit entfernt, so weit zu gelangen, sind wir vielmehr auf Verhältnisse gestossen, wo die beiden Thiergruppen wesentlich von einander abweichen. Es ist in dieser Beziehung Folgendes anzuführen:

1) Die Entwicklungsgeschichte der Tardigraden stimmt wesentlich überein mit derjenigen der Arthropoden; sie weicht dagegen ab von derjenigen der Räderthiere. Diese Abweichung betrifft hauptsächlich das Auftreten der Keimscheibe. Nach Untersuchungen, die Kölliker an den Eiern von *Megalotrocha* und Herr Prof. Frey an Rotifer und *Philodina* angestellt hat, wird bei der Entwicklung dieser Thiere nie eine Keimscheibe wahrgenommen, während sie bei derjenigen der Arthropoden eine allgemeine Erscheinung ist.

2) Die Epidermis der Tardigraden besteht aus Chitin. Das Chitin, eine in ätzendem Kali unlösliche Verbindung, ist bekanntlich ein Stoff, der in der ganzen Thierwelt nirgends als bei den Arthropoden angetroffen wird. Um nun über diesen Punkt bei den Tardigraden ins Klare zu kommen, waren die genauesten Versuche nothwendig. 40—50 Exemplare wurden mit starker Aetzkalilauge in ein dickwandiges Glasröhrchen, das an beiden Enden vollständig zugeschmolzen wurde, eingeschlossen. Nachdem die Einwirkung bei einer Temperatur von 70°—80° C. drei volle Tage lang stattgefunden, blieben die Hautskelette, selbst die Klaken an den Extremitäten nicht ausgenommen, unversehrt zurück. Sie boten, nachdem die alkalische Flüssigkeit durch eine Säure neutralisirt worden, ganz dasselbe glashelle, farblose Aussehen dar, wie die bei der Häutung sich abstreifende Hülle, welcher das Thier seine Eier übergibt.

Es ist nicht nöthig, näher darauf einzugehen, dass die Tardigraden auch durch ihre ausgebildete Nervenketten, durch ihre wenn auch nicht deutlich gegliederten Extremitäten und durch den gänzlichen Mangel an Flimmerhaaren von den Rotatoren sich unterscheiden: die Entwicklungsgeschichte und das Vorkommen des Chitins berechtigen vollkommen dazu, die Tardigraden mit den Arthropoden zusammenzustellen.

Was nun ihre Stellung unter den Arthropoden selbst betrifft, so haben sich in neuester Zeit die wichtigsten Stimmen dahin vereinigt, dass die Tardigraden ihre natürlichsten Nachbarn unter den Arachniden finden möchten, so zwar, dass sie als die niedersten Glieder dieser Klasse den Uebergang von den Annullaten zu den Pyknogoniden und Aearinen vermittelten. Nachdem es nun ausser Zweifel steht, dass die Tardigraden Arthropoden sind, lässt sich diese Classification mit einer Sicherheit hinstellen, die kaum noch Bedenken erregt. Die wichtigsten Anknüpfungspunkte sind etwa folgende.

1) Die Tardigraden sind stets mit vier Paar gleichförmig ausgebildeten Extremitäten versehen, welche zwar ungegliedert und sehr rudimentär sind, aber dennoch durch ihren anatomischen Zusammenhang mit dem Nerven- und Muskelsystem als wahre Gliedmassen auftreten. Es fehlt nicht an Beispielen, wo auch bei Milben ganz ähnlich gestaltete Fusstummeln vorhanden sind. Die Haarsackmilbe (*Demodex fol-*

licolorum) liefert hier ein sehr sprechendes Gegenstück. Ebenso verhalten sich die Hinterbeine bei den verschiedenen Arten von Sarcoptes.

2) Die Tardigraden haben saugende Mundtheile. Sie theilen diese Eigenschaft mit den meisten Acarinen, weichen aber in der Anordnung der einzelnen Theile von denselben ab, so dass hierin wohl die wichtigsten zoologischen Unterscheidungsmerkmale beider Gruppen zu suchen sind. Jedoch hat man gefunden, dass stiletförmige Kieferhöhlen auch bei den Ixodcen, bei Hydrachne u. A. vorkommen und dass dieselben bei Sarcoptes und Smaridia von einer Art Röhre umgeben sind.

3) In dem Bau und der Anordnung der Verdauungsorgane treffen die Tardigraden durchaus mit den Arachniden zusammen. Ihr Magen ist versehen mit zahlreichen blindsackförmigen Ausstülpungen; er ist auf seiner Innenfläche bedeckt mit braungelben Leberzellen; er endet durch eine kloakenartige Erweiterung. Verhältnisse, die auch bei den verschiedenen Familien der Arachniden bald mehr bald weniger ausgebildet vorkommen. Ganz besonders ist noch auf das Vorhandensein der stark ausgebildeten Speichel- (vielleicht Gift-) Drüsen ein Gewicht zu legen, da dieselben bei keinem der Arachniden vermisst werden.

4) Die Tardigraden schliessen sich durch den Mangel an Circulations- und Respirationsorganen zum Theil an die Acarinen und ganz besonders an die Pyknogoniden an. Die Ernährungsflüssigkeit ist angewiesen auf die weiten Räume, die zwischen Darmkanal und Haut übrig bleiben. Die Beschreibung, die *Quatrefages* (Annal. des Sc. nat., 3^{me} Série, Tom 4, p. 75) von dem Kreislaufssystem der Pyknogoniden gibt, gilt ganz wörtlich auch von den Tardigraden. Cette cavité, sagt er, se prolonge dans les pattes. On distingue très facilement, dans cette cavité, les muscles qui servent aux mouvements de l'animal, et qui, dans les pattes surtout, revêtent tout l'intérieur du canal formé par les téguments. — Cette lacune est remplie par un liquide diaphane, où l'on distingue seulement un assez grand nombre de corpuscules irréguliers, transparents, et semblant résulter de la soudure de globules plus petits. Ce liquide est sans cesse agité de mouvements irréguliers de va-et-vient, déterminés soit par les mouvements généraux de l'animal, soit par les ondulations résultant de la contraction et du relâchement alternatifs des muscles.

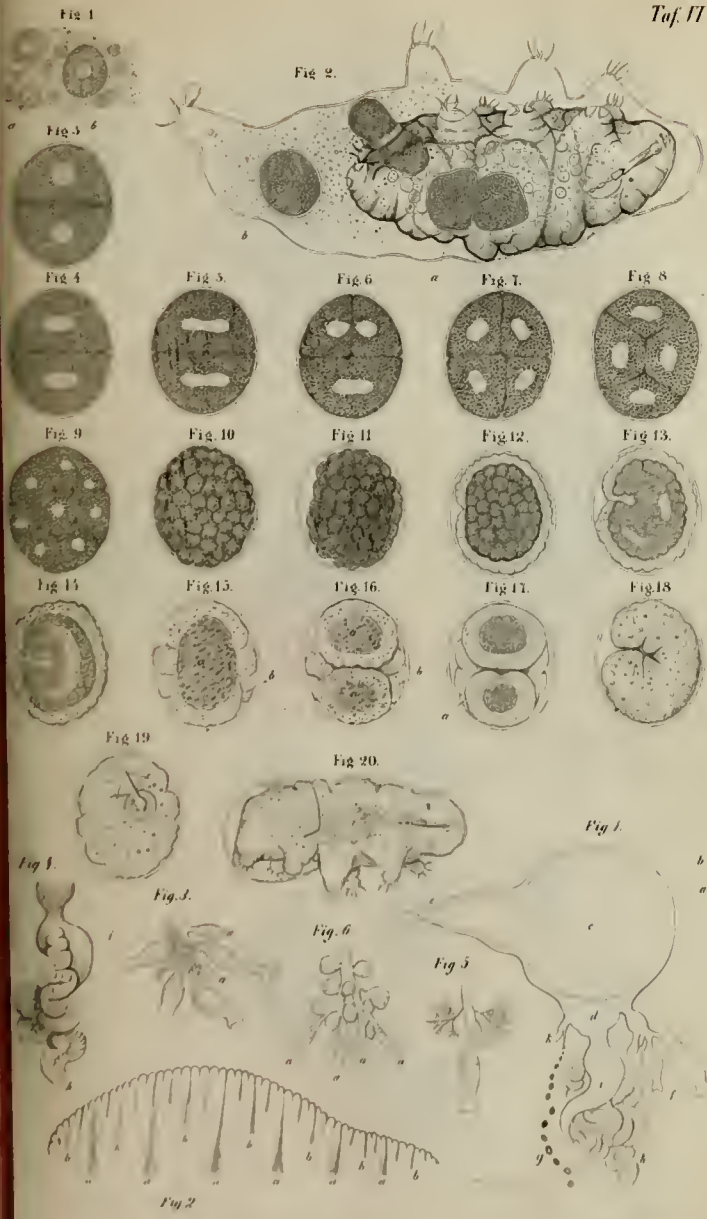
5) Die Tardigraden legen, wie viele Milben, wenige, aber grosse Eier. Eine Metamorphose kommt bei ihnen, wenn man das Nachwachsen einiger unwesentlicher Anhängsel bei den Emydien unberücksichtigt lässt, nicht vor. Dadurch entfernen sie sich zwar von den Pyknogoniden und den meisten (jedoch nicht allen) Akarinen, lassen aber deutlich erkennen, dass sie nicht Schwarotzerkrebse sind, die durch ihre eigenthümlichen Verwandlungen sich auszeichnen. — Vielleicht ist auch der Umstand in Betracht zu ziehen, dass bei dem Embryo der

Tardigraden das hinterste Beinpaar erst zuletzt angelegt wird, es würde dies jener Metamorphose der Pylknogoniden wie Acarinen vollkommen entsprechen.

Darin weichen nun zwar die Tardigraden von allen Arachniden ab, dass sie Zwitter sind. Allein es gibt Fälle genug, die zeigen, dass das Vorkommen von getrennten oder von zwitterig vereinten Fortpflanzungsorganen keine Classen- nicht einmal Familiendifferenzen begründen kann. Unter den Arthropoden selbst, nämlich bei den Krustenthieren, findet sich eine Familie von Zwittern; es sind die Rankenfüßer. Hier begegnet also das Uebereinstimmende, dass sowohl bei den Crustaceen als bei den Arachniden die niedrigsten Glieder, welche zugleich Uebergänge zu andern Thierklassen bilden, Zwitter sind: bei den erstern die Rankenfüßer, welche zu den Weichthieren hinüberführen, bei den letztern die Tardigraden, welche die Arachniden mit den Ringelwürmern in Verbindung setzen.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Eine Parthie aus dem Inhalte des Eierstockes. Freie Kerne, Elementarkörnchen und Zellen mit Kernkörperchen. a eine junge, b eine ältere Zelle.
- Fig. 2. *Macrobiotus* Dujardin in dem Moment, wo er in seine abgestreifte Haut die Eier legt.
- a. Eier, die noch im Ovarium liegen.
b. Ein ausgetretenes Ei, umgeben von tanzenden Körperchen.
- Fig. 3—9. Verschiedene Stadien der Dotterfurchung.
- Fig. 10. Der maulbeerförmige Dotter.
- Fig. 11. Uebergang zur Anlage der Keimscheibe.
- Fig. 12. Die ausgebildete Keimscheibe.
- Fig. 13 u. 14. Entstehung des Verdauungskanals.
- Fig. 15. Ein weiter entwickeltes Ei von der Rückenseite.
- a. Die mittlere Dottermasse, umschlossen vom mucösen Blatte.
b. Die ersten Spuren der Extremitäten.
- Fig. 16. Das nämliche Ei von der Bauchseite.
- Fig. 17. Ein weiter entwickeltes Ei von der Bauchseite. a. Die Trennungsfurche des hintersten Fusspaares.
- Fig. 18. Das Ei mit dem Embryo von der Seite, nachdem alle Dotterzellen verschwunden sind.
- Fig. 19. Das Auftreten des Zahn- und Saugapparates.
- Fig. 20. Der ausschließende Embryo.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1851-1852

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Kaufmann Joseph

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden. 220-232](#)