

Die Bärtierchen

Tardigrada

von Dr. Hartmut Greven, Münster

Mit 60 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1980

Vorwort

Tardigraden (lat.: tardus = langsam; gradi = schreiten) oder Bärtierchen, wie sie wegen ihres Aussehens und ihrer unbeholfenen Bewegungen auch genannt werden, kennt man seit Ende des 18. Jahrhunderts. Obwohl diese Tiere nicht so selten sind, haben doch nur Wenige eines dieser interessanten Lebewesen, mit denen sich bereits so namhafte Gelehrte wie Lazzaro Spallanzani (1729–1799) befaßt haben, jemals lebend gesehen.

Allerdings fehlte bisher (nicht nur auf dem deutschsprachigen Markt), ein Buch, das dem Fachmann und dem interessierten Laien die Möglichkeit gibt, sich rasch über diese bemerkenswerte Tiergruppe zu informieren, und das zugleich neuere Ergebnisse der „Tardigradologie“ zusammenfaßt. Der vorliegende Band ist der Versuch, diesen Mangel zu beheben. Er soll als Einführung dienen, kann und will also nicht die beiden umfangreichen Monographien, die über Tardigraden vorliegen, ersetzen.

Die Auswahl der Literatur ist daher subjektiv und sicher unvollständig. Mir wesentlich erscheinende Untersuchungen einschließlich elektronenmikroskopischer und physiologischer Befunde sind bis 1979 berücksichtigt. Hier können eventuelle Verständnisschwierigkeiten vielleicht bereits mit Hilfe des Buches „Bau und Funktion tierischer Zellen“ (Neue Brehm-Bücherei 275) beseitigt werden. Ich habe mich bemüht, Arbeiten zu zitieren, die den Zugang zu weiterer, leider oft schwer zu beschaffender Primärliteratur ermöglichen.

Neben Morphologie, Physiologie, Ökologie und Systematik vermittelt der vorliegende Band auch einige Anleitungen zum Sammeln, Präparieren und Halten von Bärtierchen. Vielleicht wird der eine oder andere Leser angeregt, sich näher mit diesen Tieren zu beschäftigen. Für Auskünfte stehe ich gern zur Verfügung.

Wertvolle Hilfen bei der Abfassung des Textes waren mir die noch immer lesenswerte und unerreichte Monographie der Tardigraden von Ernst Marcus aus dem Jahre 1929 und die derzeit umfangreichste Übersicht „Il Phylum Tardigrada“ von Giuseppe Ramazzotti aus dem Jahre 1972.

Einige der Abbildungen stammen aus eigenen, zum Teil nicht veröffentlichten Untersuchungen, die meisten hat jedoch meine Frau Wilma nach Vorlagen aus der Literatur umgezeichnet. Herr Dr. Rolf Voßwinkel, Zoologisches Institut der Universität Münster, unterstützte mich freundlicherweise beim Korrekturlesen. Zu danken habe ich auch allen Freunden und Kollegen, die Bilder zur Verfügung gestellt haben oder mir durch die Zusendung ihrer Arbeiten die Möglichkeit gaben, interessante neue Ergebnisse einzuarbeiten. Dank gebührt auch dem Verlag, der das Risiko eingegangen ist, einen Band über eine so „aberrante“ und wenig bekannte Tiergruppe in die Reihe „Die Neue Brehm-Bücherei“ aufzunehmen.

Kaum ein Buch, und sei es noch so wenig umfangreich, ist frei von Druck- und Sachfehlern. Berichtigungen und Verbesserungsvorschläge sind mir daher jederzeit willkommen.

Münster, im Februar 1979

Hartmut Greven

Inhaltsverzeichnis

1. Geschichte der Tardigradenforschung	5
2. Charakteristik der Tardigraden	8
3. Struktur und Funktion der Organe	10
3.1. Äußere Gestalt, Körperanhänge und Extremitäten	10
3.2. Cuticula und Epidermis	15
3.3. Leibeshöhle, Hämolymphe und Speicherzellen	21
3.4. Nervensystem und Sinnesorgane	21
3.5. Muskulatur	26
3.6. Darmkanal und Anhangsdrüsen	29
3.7. Fortpflanzungsorgane und Keimzellen	37
3.8. Geschlechtsmerkmale	44
4. Fortpflanzung und Entwicklung	45
4.1. Geschlechterverhältnis, Parthenogenese und Chromosomenzahl	45
4.2. Kopulation und Eiablage	48
4.3. Embryonalentwicklung	50
4.4. Postembryonalentwicklung	53
5. Phasen der Inaktivität	57
5.1. Anhydrobiose	57
5.2. Anoxybiose	61
5.3. Kryobiose	62
5.4. Osmobiose	62
5.5. Cystenbildung	62
6. Ökologie und Verbreitung	63
6.1. Biotope und Populationsdichte	63
6.1.1. Aquatische Lebensräume	64
6.1.2. Terrestrische Lebensräume	68
6.2. Beziehungen zu anderen Organismen	72
6.3. Verbreitung	74
7. Phylogenie und Systematik	75
7.1. Herkunft und Verwandtschaftsbeziehungen	75
7.2. Das System der Tardigraden	78
7.3. Charakteristika der Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Unterfamilien, Gattungen und Untergattungen	82
8. Untersuchungsmethoden	87
8.1. Sammeltechnik	87
8.2. Präparation	89
8.3. Haltung und Zucht	91
9. Literaturverzeichnis	94
10. Register	97

1. Geschichte der Tardigradenforschung

Der Quedlinburger Pfarrer J. A. E. G o e z e beschrieb, wenn auch noch unvollkommen, im Jahre 1773 erstmals einen „kleinen Wasserbären“. Nur wenig später, nämlich 1774 bzw. 1776 entdeckten die Italiener B. C o r t i und vor allem L. S p a l l a n z a n i, daß Tardigraden wiederholt eintrocknen und nach dem „Tode“, so ihre Meinung, wiederaufleben können, ohne eine Schutzhülle auszuscheiden. S p a l l a n z a n i wies auch daraufhin, daß Bärtierchen Wasser langsam verlieren müssen, um eine Austrocknung zu überleben.

Seit dieser Zeit sind bis heute neben dem Studium der Lebensweise, Anatomie und Histologie und der Beschreibung neuer Arten die umstrittene Stellung der Tardigraden im System der Tiere und ihre Fähigkeit, ungünstige Umweltbedingungen, vor allem Trockenheit, in einem Zustand latenten Lebens (= Abiose, Anabiose oder Kryptobiose) zu überdauern, mit besonderem Interesse verfolgt worden.

1785 veröffentlichte O. F. M ü l l e r bereits sehr genaue Beobachtungen an lebenden Tardigraden. Er versuchte, sie im System der Tiere einzuordnen und stellte sie zu den Milben. Den von M ü l l e r benutzten Namen *Acarus ursellus* hat C. v. L i n n é später in seine „Systema Naturae“ übernommen. 1834 entdeckte C. A. S. S c h u l t z e das wohl bekannteste Bärtierchen *Macrobiotus hufelandi*. Es trägt den Namen zu Ehren des Berliner Arztes Ch. W. H u f e l a n d, des Verfassers einer Makrobiotik mit dem Titel „Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern“. S c h u l t z e sprach im Gegensatz zu S p a l l a n z a n i von einem „Wiederaufwachen“ ausgetrockneter Tardigraden nach Benetzung mit Wasser. Seine Beobachtungen und deren Interpretation fanden nicht überall Zustimmung. So vertrat sein Zeitgenosse Ch. G. E h r e n b e r g die Meinung, die Tiere sezernierten während des Austrocknungsvorganges ein Medium, in dem sie weiterlebten und sich sogar fortpflanzten; die nach Jahren erwachenden Tardigraden seien lediglich Nachfahren der vormals eingetrockneten. Andere glaubten sogar noch an eine Urzeugung (*generatio spontanea*).

Als bedeutender Beitrag zur Anatomie, Systematik und Physiologie der Tardigraden gilt L. D o y è r e s „Mémoire sur les Tardigrades“ (1840–1842). Seine Behauptung, daß sich der Organismus die Fähigkeit zum Wiederaufleben bewahre, wenn das Austrocknen langsam vonstatten gehe, führte zu einem Streit mit der Schule von P o u c h e t, die der Meinung war, daß keine Vorsichtsmaßnahme verhindern könne, daß ein völlig ausgetrocknetes Tier endgültig tot sei. Die Auseinandersetzung wurde 1859 von der Société de Biologique in Paris entschieden; in einem über 100 Seiten starken Gutachten schloß man sich der Meinung D o y è r e s an. Seither stritt man nur noch um die Frage, ob in der Trockenstarre – das ist die häufigste Form der Kryptobiose, für die heute der Begriff Anhydrobiose verwendet wird – der Stoffwechsel verlangsamt ist (*vita minima*) oder zum Stillstand kommt. Anfang dieses Jahrhunderts glaubte der Jesuitenpater G. R a h m mit dem Nachweis, daß ausgetrocknete Tardigraden sehr tiefe Temperaturen (um den absoluten Nullpunkt) ertragen, den Stillstand des Stoffwechsels bewiesen zu haben, während H. B a u m a n n,

der sich 1922 eingehend mit Morphologie und Physiologie der Anhydrobiose befaßte, die Auffassung von der „vita minima“ verteidigte.

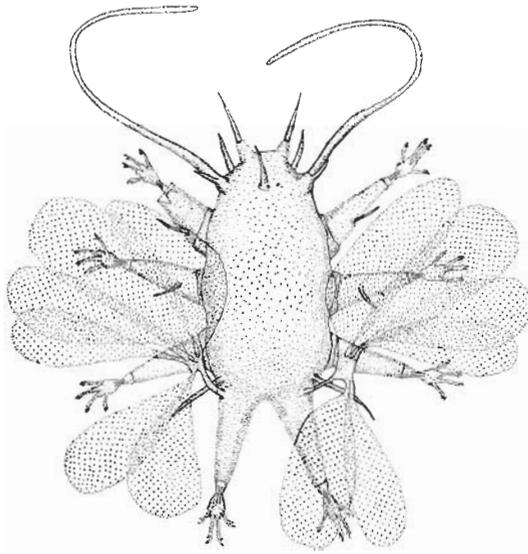
Für die Systematik der Tardigraden war die Entdeckung der als ursprünglich angesehenen marinen Formen durch F. Dujardin im Jahre 1851 von Bedeutung. Ende des 19. Jahrhunderts kannte man schließlich 25 Tardigradenarten, eine Zahl, die bereits kurze Zeit später durch die Bearbeitung der Tardigradenausbeute der British Antarctic Expedition (1907–1909) durch J. Murray sprunghaft anstieg. G. Thulin nahm 1928 die systematische Neuordnung der Tardigraden vor.

Die Stellung der Bärtierchen im System der Tiere war auch in der Monographie Doyères nicht festgelegt worden. F. Dujardin neigte 1851 wegen des nematodenhaften Schlundkopfes dazu eine Verwandtschaft mit den Rundwürmern (Aschelmintha) anzunehmen; E. Haeckel (1896) und E. Richters (1909) bevorzugten die Ringelwürmer (Annelida). Die meisten Autoren (z. B. L. Plate, B. Lance, L. Cuenot) stellten die Tardigraden jedoch zu den Gliederfüßern (Arthropoda); ihr Platz innerhalb dieser Gruppe blieb jedoch umstritten. E. Marcus (1929) stellte die Tardigraden schließlich nach eingehender Würdigung aller anatomischen und der mittlerweile bekannt gewordenen embryologischen Befunde als Klasse der Arthropoden zwischen die Protracheaten (= Stummelfüßer [Onychophoren]) und Eutracheaten, zu denen alle Arthropoden mit abgesetzter Kopfkapsel und Tracheen gezählt wurden. In späterer Zeit wurden sie zeitweilig zusammen mit den Zungenwürmern (Pentastomida) und Onychophoren als Oncopoda, Malacopoda oder Pararthropoda von den Euarthropoda abgesetzt (z. B. Hennig 1964).

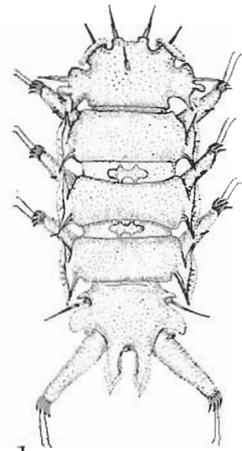
Die umfangreichen Tardigradenstudien des Ehepaares Marcus, ein ganz wesentlicher Beitrag zur Kenntnis dieser Tiergruppe, führten 1929 zu einer umfassenden Monographie in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs sowie sieben Jahre später zu einer ausführlichen Bestimmungstabelle aller damals bekannten Tardigraden (Marcus 1936).

Für die Zeit danach sind neben der ständig zunehmenden Zahl von Neubeschreibungen, faunistischen Bestandsaufnahmen und dem Sammeln ökologischer Daten noch die Ergebnisse von A. Pigón und B. Weglarska zu nennen, denen es 1953 gelang, den Sauerstoffverbrauch aktiver und anhydrobiotischer Tardigraden zu messen. 1968 erschien die erste Arbeit, in der mit Hilfe elektronenmikroskopischer Techniken die Speicherzellen von *Macrobotus hufelandi* untersucht wurden (Rosati 1968). Ihr folgten dann rasch weitere Studien, die sich ebenfalls modernerer Untersuchungsmethoden bedienen. Die nächste umfangreiche Zusammenfassung der Literatur veröffentlichte G. Ramazzotti 1962 in italienischer Sprache. Diese Monographie erschien 1972 in der zweiten Auflage und führt im systematischen Teil 413 gute Tardigradenarten auf, eine Zahl, die bis heute ständig gestiegen ist.

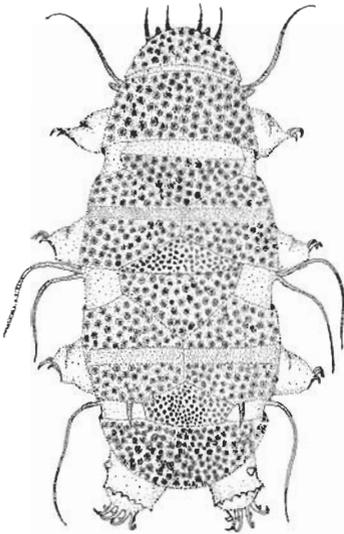
1974 fand das erste internationale Tardigradensymposium in Pallanza (Italien) anlässlich des 75. Geburtstages von G. Ramazzotti statt, ein zweites folgte 1977 in Kraków (Polen), ein drittes ist für 1980 geplant. Die jeweils etwa ein Jahr später erscheinenden Symposiumsbände spiegeln den Fortschritt in der Erforschung der Bärtierchen wider.



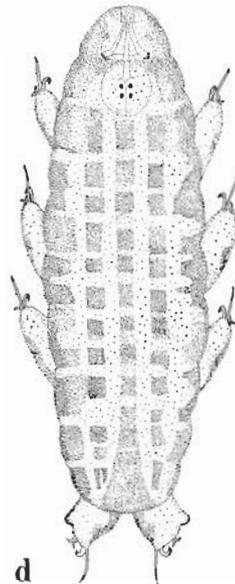
a



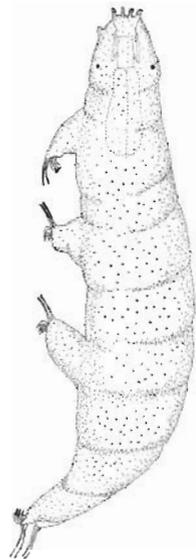
b



c



d



e

Abb. 1. Formenvielfalt der Tardigraden. a *Tanarctus velatus* (etwa 120 μm), b *Stygarctus abortivus* (etwa 95 μm), c *Echiniscus trisetosus* (etwa 375 μm), d *Hypsibius oberhaeuseri* (etwa 500 μm), e *Milnesium tardigradum* (etwa 600 μm). Die Maße geben die durchschnittliche Länge an. a, b nach M e C k i r d y et al. 1976; c, d, e nach M a r c u s 1936

2. Charakteristik der Tardigraden

Tardigraden sind winzige, meist nicht über 1 mm messende, vielzellige Tiere, deren kleinste Vertreter, frisch geschlüpfte *Echiniscus parvulus*, etwa 50 μm lang sind, deren größte, erwachsene *Macrobotus hufelandi*, bis 1400 μm messen können. Sie sind durchsichtig farblos, gelb, braun, dunkelrot oder grün. Die Färbung wird durch den gefüllten Darm oder Pigmente, häufig mit der Nahrung aufgenommene Carotinoide, die in verschiedene Organe eingelagert werden, hervorgerufen.

Der walzenförmige Körper der Tiere besteht aus einem Kopf und vier Rumpsegmenten und ist oft von einer skulpturierten, mit Anhängen versehenen oder zonenweise verdickten, chitinhaltigen Cuticula bedeckt. Vier Paar Laufbeine sind an ihren Enden mit Zehen, Krallen oder Haftplättchen ausgestattet. Die aus langgestreckten Zellen bestehende glatte und/oder quergestreifte Muskulatur ist metamer angeordnet. Der Vorderdarm hat große paarige Drüsen, zwei aus der Mundöffnung vorstoßbare kalkhaltige Stilette zum Anstechen der Nahrung und einen als Saugvorrichtung wirkenden, muskulösen Schlundkopf (Bulbus). Ein dünner Oesophagus leitet zum Mitteldarm über. Am Übergang vom Mittel- zum Enddarm liegen bei zwei Ordnungen Malpighische Gefäße, die im Dienste der Osmoregulation stehen.

Das Nervensystem besteht aus Ober- und Unterschlundganglion, dem sich eine strickleiterförmige Bauchkette mit vier Ganglienpaaren anschließt. Frei in der Leibeshöhle flottierende Zellen dienen der Reservestoffspeicherung. Zirkulations- und Atmungsorgane fehlen.

Die Geschlechter sind i. d. R. getrennt. Die Gonaden, Reste der sekundären Leibeshöhle, sind unpaare Säcke, die entweder vor dem After nach außen (Heterotardigrada) oder in den Enddarm (Eutardigrada) münden. Die Tiere legen Eier; die Entwicklung erfolgt häufig ohne vorherige Befruchtung (Parthenogenese) und ist direkt.

Tardigraden haben unterschiedliche Formen hervorgebracht (Abb. 1), die im Meer, Süßwasser und auf dem Lande, hier in kleinen vergänglichen Wasseransammlungen, leben. Ihre Lebensräume weisen stets ein Lückensystem auf, das den Tieren die Möglichkeit bietet umherzukriechen und – für „terrestrische“ Arten von besonderer Bedeutung – eingedrungenes Wasser über einen längeren Zeitraum zurückhalten kann. Die dennoch unvermeidliche periodische Austrocknung mancher Biotope überstehen viele Tardigraden im Zustand der Anhydrobiose. Im Meer oder obligatorisch im Süßwasser lebende Arten sind dazu nicht in der Lage. Die Süßwasserbewohner sowie manche Landformen bilden bei ungünstigen Umweltbedingungen Cysten.

Vor allem aufgrund der Ausbildung von Kopfanhängen, der unterschiedlich gebauten Extremitätenendigung sowie des Vorhandenseins oder Fehlens Malpighischer Gefäße unterscheidet man drei Ordnungen, die Heterotardigrada mit den Unterordnungen Arthrotardigrada und Echiniscoidea, die nur mit einer einzigen Art vertretenen Mesotardigrada und die Eutardigrada. Eine Vorstellung von der Organisation eines Eutardigraden gibt Abb. 2.

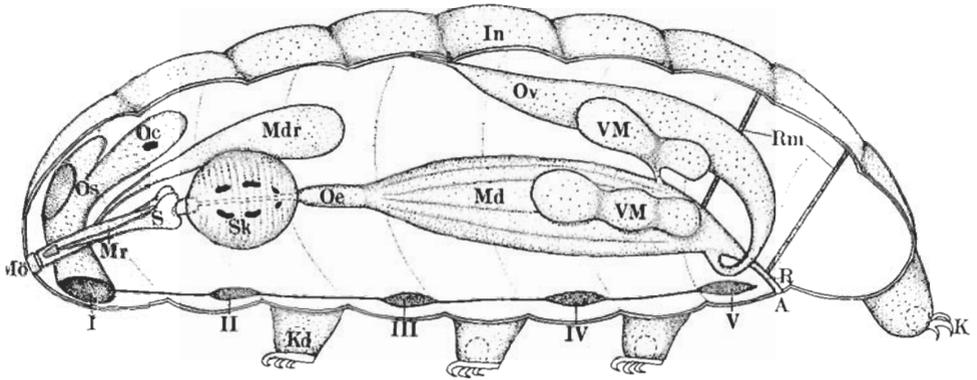


Abb. 2. Organisation eines Eutardigraden. Die linke Hälfte des Integumentes und des Nervensystems sowie die linke Munddrüse entfernt. Muskulatur zum größten Teil weggelassen. I Unterschlundganglion, II-V Bauchganglien, A After, In Integument, K Kralle, Kd Krallendrüse, Md Mitteldarm, Mdr Munddrüse, Mö Mundöffnung, Oc Ocellus, Oe Oesophagus, Os Oberschlundganglion, Ov Ovar, R Rectum, Rm Rektalmuskeln, S Stilet, Sk Schlundkopf, VM Vasa Malpighii. Nach Schmidt 1971

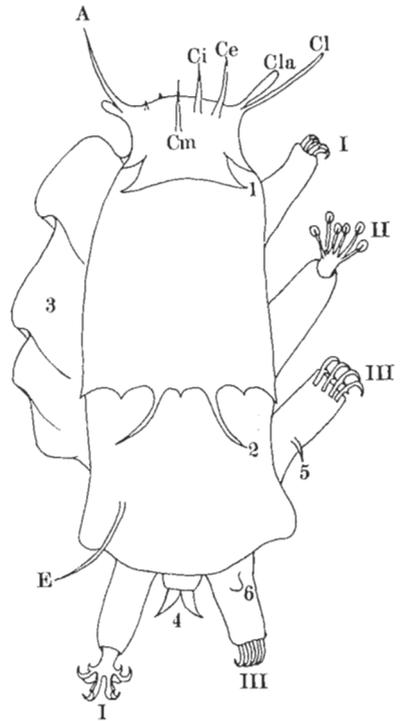


Abb. 3. Körperanhänge und Extremitätenendigungen der Arthrotardigraden und der marinen Echiniscoidea. Ce Cirrus medialis externus, Ci C. m. internus, Cl C. lateral, Cla Clava, Cm Cirrus medianus (Papilla cephalica weggelassen), Cirrus bei E, 1 dorsale Dornen, 2 dorsale Fortsätze, 3 laterale Flügel, 4 caudale Anhänge, 5 Dornen auf den Beinen, 6 Papille auf den Beinen, I Krallen und Zehen, II Haftplättchen und Zehen, III Kralten. Nach Pollock 1976