

## Die Feinstruktur des Integumentes und der Muskelansatzstellen von *Echiniscoides sigismundi* (Heterotardigrada)

H. GREVEN & G. GROHÉ

*Abteilung Histophysiologie des Zoologischen Institutes der Universität Münster;  
Münster (Westf.),*

*und*

*Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel;  
Kiel, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT:** The fine structure of the integument and the muscle attachments in *Echiniscoides sigismundi* (Heterotardigrada). The structure of the integument and the muscle attachments of the marine heterotardigrade *E. sigismundi* (M. SCHULTZE) was studied by electron microscopy. The cuticle consists of several layers: an outer tripartite (or multilayered) epicuticle, perhaps with an outermost coat; a homogeneous inner epicuticle; a trilaminated layer; an intracuticle; and a fibrous procuticle. These features resemble the cuticle described in Eutardigrada; in contrast, areas on the legs and near the claws, with an outer multilayered epicuticle and a striated layer (inner epicuticle), are – as far as investigated – more similar to the cuticle in Heterotardigrada. The epidermis consists of a single cell layer without glands. The muscle attachments are in line with the general pattern described in the eutardigrade *Macrobotus hufelandi* and in Arthropoda.

### EINLEITUNG

Elektronenmikroskopische und histochemische Untersuchungen am Tardigraden-Integument haben gezeigt, daß es aus einer einschichtigen Epidermis und einer komplexen Cuticula besteht, die zudem beträchtliche morphologische Unterschiede zwischen den beiden Ordnungen Hetero- und Eutardigraden aufweist.

Innerhalb der Heterotardigraden sind bisher die Integumente von Vertretern der Halechiniscidae (GREVEN, 1975), Batillipedidae (KRISTENSEN, mdl. Mittlg.) und Echiniscidae (CROWE et al., 1970; GREVEN, 1971a, b, 1972; BUSSERS & JEUNIAUX, 1973a; SCHUSTER et al., 1975), innerhalb der Eutardigraden von Vertretern der Macrobotidae (BACCETTI & ROSATI, 1971; CROWE et al., 1971a, b; GREVEN, 1971b, 1972, 1975; BUSSERS & JEUNIAUX, 1973a, b; SHAW, 1974) und Milnesiidae (GREVEN, 1972; BUSSERS & JEUNIAUX, 1973a, b; DEWEL & CLARK, 1973a, b) licht- und elektronenmikroskopisch bearbeitet worden.

Über die chemische Zusammensetzung der Cuticula liegen bis auf wenige mit Hilfe lichtmikroskopischer Methoden gewonnene Daten detailliertere Ergebnisse nur für die Eutardigraden-Cuticula vor. Einzelne Cuticula-Lagen, wie eine epidermisnahe chitin-haltige Procuticula und eine außen liegende mehrfach geschichtete Epicuticula ohne Chitin erinnern an die Verhältnisse bei Arthropoden (vgl. hierzu die Diskussionen bei BACCETTI & ROSATI, 1971; GREVEN, 1972; BUSSERS & JEUNIAUX, 1973a, b). Ein Vergleich der Cuticulae von Vertretern der Hetero- und Eutardigraden ist daher z. Z. nur auf Grund morphologischer und topographischer Kriterien möglich (GREVEN, 1972, 1975). Diese Vergleiche führten zu einer weitgehend neutralen Bezeichnung der verschiedenen Zonen innerhalb der Tardigraden-Cuticula, die sich teilweise an der für die Arthropoden-Cuticula üblichen Terminologie orientiert (GREVEN, 1975). Im günstigsten Fall, z. B. bei *Milnesium tardigradum* (Eutardigrada) lassen sich folgende Cuticula-Schichten identifizieren: Äußere Epicuticula mit Schleimschicht, innere Epicuticula, Dreifachlage, Intracuticula mit distinkter innerer Begrenzung, granuläre Lage und Procuticula.

Auf Grund aller bisher vorliegenden Befunde (Literaturübersicht bei GREVEN, 1975) ist es noch nicht möglich, Verallgemeinerndes über Vorkommen, Fehlen oder strukturelle Abweichungen bestimmter Cuticula-Schichten bei verschiedenen Tardigradenordnungen oder -familien auszusagen.

Im folgenden beschreiben wir erstmals die Feinstruktur des Integuments und der Muskelansatzstellen des marinen Tardigraden *Echiniscoides sigismundi* (M. SCHULTZE) aus der Familie Oreellidae, die innerhalb der Echiniscoidea nur mit ungepanzerten Arten vertreten ist (MARCUS, 1929; RAMAZZOTTI, 1972).

## MATERIAL UND METHODEN

Die Versuchstiere wurden auf Helgoland oberhalb des Felswatts in Höhe der Hochwasserlinie gesammelt (zur Sammeltechnik vgl. GROHÉ, in Vorb.) bei 4° C in 3,5%igem Glutaraldehyd in 0,01 m Phosphatpuffer, pH 7,6, vorfixiert (1,5 h), anschließend im gleichen Puffer mit einem Zusatz von 7,5 % Saccharose gespült, in 2%iger Osmiumsäure nachfixiert (1,5 h) und in Araldit eingebettet.

Die Dünnschnitte wurden mit Glasmessern auf den Reichert Ultramikrotomen Om U 2 und U 3 hergestellt, z. T. ohne Verwendung von Folien auf Kupfernetze aufgezogen, mit Uranylacetat und/oder Bleicitrat nach Reynolds kontrastiert (RUTHMANN, 1966) und in den Elmiskopen EM 101 (Siemens) (Leihgabe der Stiftung Volkswagenwerk) und 9-S2 (Zeiss) untersucht. Die Abbildung 1 verdanken wir Herrn Dr. G. UHLIG (Biologische Anstalt Helgoland).

## BEFUNDE

*Echiniscoides sigismundi* lebt zwischen Algen, besonders *Enteromorpha*, im obersten Litoral (vgl. GROHÉ, in Vorb.). Seine Größe schwankt zwischen 200 und 300  $\mu\text{m}$ . Die Cuticula ist glatt und hyalin. Cirrus lateralis, Clava, fünf bis neun

untereinander gleichartige Krallen und Fehlen der Vasa malpighii kennzeichnen ihn als Heterotardigraden (Abb. 1, MARCUS, 1929; RAMAZZOTTI, 1972).

## Die Cuticula

Dorsale und ventrale Cuticula von *Echiniscoides sigismundi* zeigen in ihrer Feinstruktur keine Unterschiede.

Die Epicuticula. Die Kontaktzone zur Umwelt bildet die äußere Epicuticula. Sie besteht in den meisten Fällen aus zwei elektronendichten Bändern, die von einer transparenten Zone getrennt werden (Abb. 2a, c, d). Die Breite dieser drei Lagen beträgt etwa 120 Å. Bisweilen kann die äußere Epicuticula auch mehrschichtig sein; ihre Dicke beträgt dann etwa 200 bis 250 Å. Ob ihr noch osmiophile Substanzen in Form einer Schleimschicht aufgelagert sind (vgl. BACCETTI & ROSATI, 1971) können wir aus unseren Aufnahmen nicht eindeutig entnehmen. Allerdings muß festgehalten werden, daß die Untersuchungen oft durch das Anhaften von Algen, Detritus und kleinen Steinchen an der Cuticula erschwert werden. Die innere Epicuticula schließt mit einer Dicke von etwa 350 bis 1500 Å an. Sie ist aus lockerem, fädigem Material aufgebaut und hebt sich bei der Präparation leicht ab (Abb. 2).

Die Dreifachlage. Unter der Epicuticula ist eine wellig verlaufende Dreifachlage zu erkennen; auch hier werden zwei dunkle Zonen von einer helleren getrennt; ihre Dicke beträgt etwa 150 Å (Abb. 2b).

Die Intracuticula. Der Lage nach entspricht die nächste Schicht der Intracuticula (BACCETTI & ROSATI, 1971; GREVEN, 1975). Sie ist etwa 0,1 bis 0,2 µm dick, ziemlich osmiophil und deutlich von der darunterliegenden Procuticula abgesetzt (Abb. 2a, b, c). Bei Tieren, die sich in der Häutungsphase befinden und bereits Epicuticula, Dreifachlage und Procuticula gebildet haben, ist die Intracuticula nur unvollkommen als mäßig dunkle Zone unter der Dreifachlage zu erkennen (Abb. 2d).

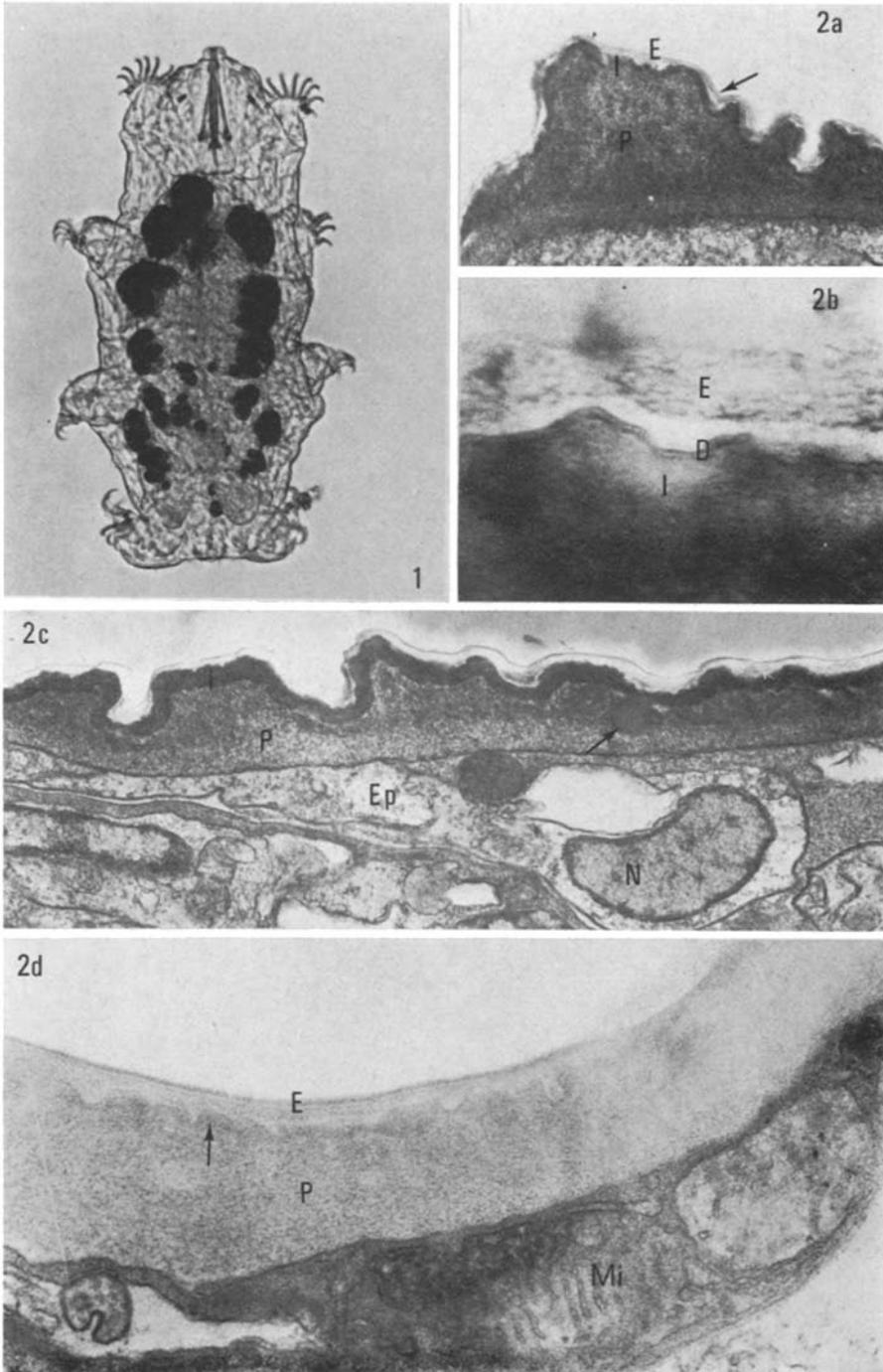
Die Procuticula. Den größten Raum innerhalb der Cuticula nimmt die Procuticula mit einer Dicke von 0,3 bis 0,8 µm ein. Sie besteht aus fibrillärem Material

Abb. 1: *Echiniscoides sigismundi*, dorsal. Beachte die homonyche Bekrallung und die Divertkel des Mitteldarms (300 : 1)

Abb. 2: Die Rumpfcuticula von *Echiniscoides sigismundi*. a Epicuticula (E), Intracuticula (I), Procuticula (P). Die äußere Epicuticula (→) ist dreischichtig (14 700 : 1). b Dreifachlage (D) unterhalb der Epicuticula (E) (120 000 : 1). c Stark gewellte Cuticula mit osmiophilem Material in der Procuticula (→) (14 700 : 1). d Neu angelegte Cuticula (Häutungstier). Die Intracuticula ist kaum erkennbar (→) (40 000 : 1)

### Abkürzungen in den Bildlegenden

äE	äußere Epicuticula	K	Kralle
B	Basallamelle	L	Lipidtropfen
Cu	Cuticula	Mi	Mitochondrium
D	Dreifachlage	Mu	Muskelzelle
E	Epicuticula	N	Zellkern
Ep	Epidermis	P	Procuticula
H	Hämocoel	RER	rauhes endoplasmatisches Reticulum
I	Intracuticula		



und ist relativ elektronendicht (Abb. 2a, c, 5a). In ihr liegt bisweilen Material, daß der Substanz der Intracuticula ähnelt (Abb. 2c).

In der Cuticula der Beinregion sind innerhalb der Epicuticula beträchtliche morphologische Abwandlungen festzustellen. Die äußere Epicuticula ist deutlich mehrschichtig. In der inneren Epicuticula treten parallel zueinander angeordnete Stäbchen mit einer Periode von ca. 150 Å auf, die im Querschnitt ein poly- oder hexagonales Muster zeigen. Sie setzen an der innersten dunklen Lage der äußeren Epicuticula an und reichen fast bis an die Dreifachlage, ohne aber mit dieser eine Verbindung einzugehen (Abb. 3).

### Die Epidermis

Die Epidermiszellen schließen mit dem apikalen Plasmalemm an die Procuticula an (Abb. 4). Die Epidermis ist einschichtig, von variabler Dicke – an manchen Stellen mißt sie nur 0,15 µm – und sendet keine Fortsätze in die Cuticula hinein. Die lateralen Zellgrenzen sind mäßig gewunden.

Im Cytoplasma befinden sich rauhes endoplasmatisches Reticulum, freie Ribosomen, Mitochondrien, manchmal von Zisternen des rauhen ER umhüllt, und der Kern, dessen Hülle mit Ribosomen besetzt ist. Vereinzelt treten Cytosomen, Lipidtropfen und osmiophiles Material auf, das in seinem Aufbau dem Cuticula-Material ähnelt. Den Abschluß zum Hämocoel bildet eine dünne Basallamelle (Abb. 4). Drüsenzellen konnten wir nicht finden.

Damit ähnelt die Epidermis von *E. sigismundi* in ihrem Aufbau ganz der anderer daraufhin untersuchter Eu- und Heterotardigraden.

### Die Muskelansatzstellen

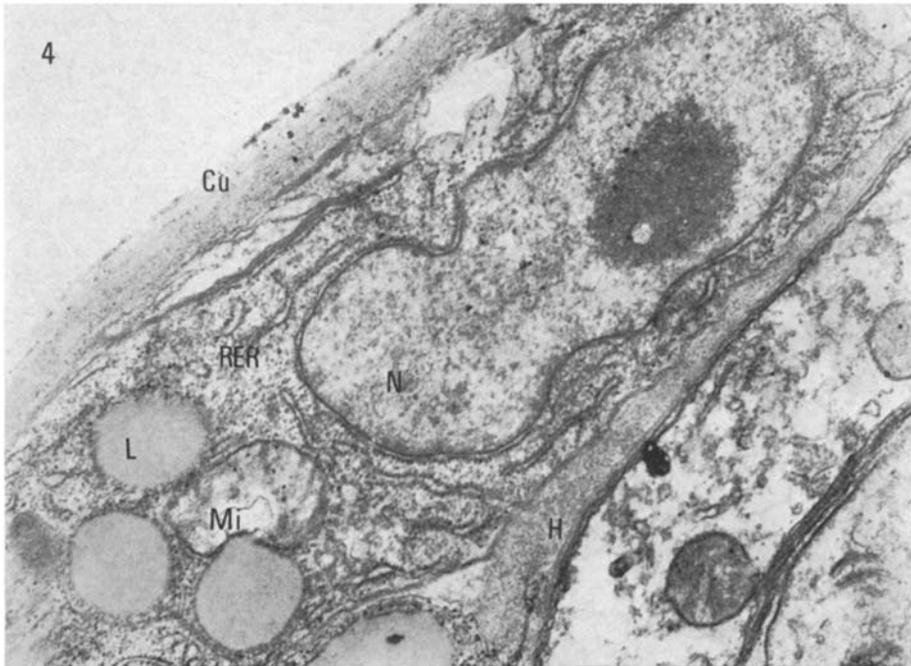
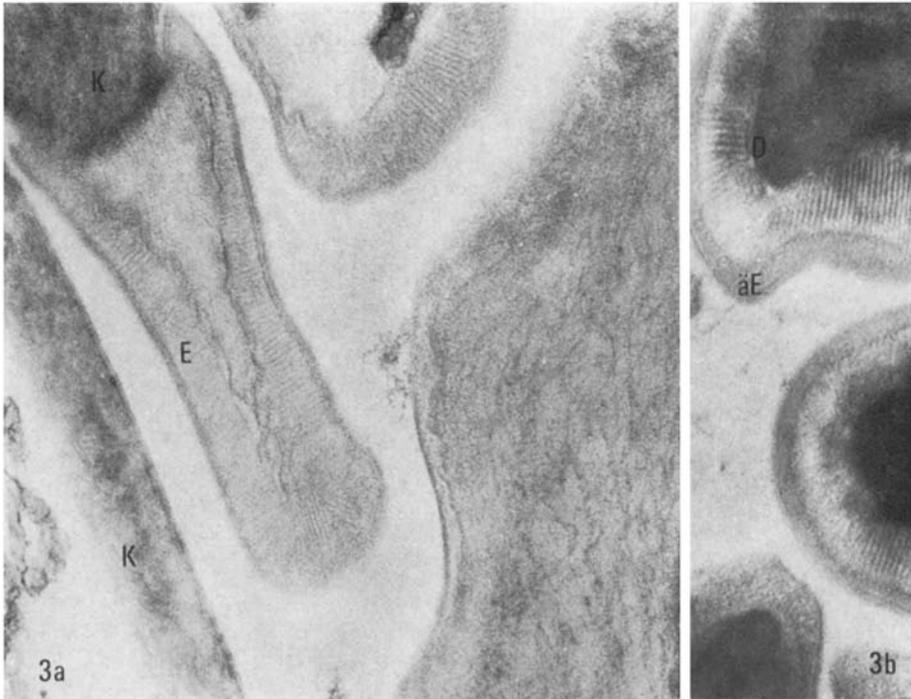
Die somatischen aus jeweils einer langgestreckten Zelle bestehenden Muskeln der Tardigraden (MARCUS, 1929; SHAW, 1974; WALZ, 1974) inserieren oft zu mehreren an der Cuticula.

Muskelansatzstellen haben bisher CROWE et al. (1971) für den Eutardigraden *Macrobotus areolatus* abgebildet mit dem Hinweis, daß ihre Struktur den entsprechenden Stellen bei Arthropoden ähnelt. Genauere Untersuchungen an dem verwandten *Macrobotus hufelandi* bestätigten diese Ergebnisse (SHAW, 1974).

Bei *E. sigismundi* ist an der Muskelansatzstelle die Cuticula nicht wesentlich verdickt. Allerdings ragen cuticulare Fortsätze in die darunterliegende Epidermiszelle (Abb. 5a, b, c). In Bündeln angeordnete Filamente durchziehen die Cuticula vorwie-

Abb. 3: Die Cuticula der Beine von *Echiniscoides sigismundi*. a „Gestreifte“ Epicuticula am Krallenansatz (40 000 : 1). b Mehrschichtige äußere Epicuticula (äE) und Streifenmuster oberhalb des Krallenansatzes (75 000 : 1)

Abb. 4: Epidermiszelle mit Mitochondrium (Mi), rauhem endoplasmatischem Reticulum (RER), Lipidtropfen (L) und Zellkern (N) (24 000 : 1)



gend in vertikaler Richtung; an der Peripherie der Ansatzstelle verlaufen sie jedoch in einem Bogen durch die Cuticula. Die Filamente durchziehen innere Epicuticula, Intra- und Procuticula und einen Teil der cuticularen Fortsätze, die weit in die Epidermiszelle hineinragen (Abb. 5a, b, c). Von hier aus zieht sich ähnlich fibrilläres Material durch die außerordentlich dünne und organellenarme Epidermiszelle und endet in dem basal liegenden mit elektronendichtem Material angefüllten Bereich „Verstärkungszone“ (Abb. 5a, b, c). Innerhalb der Epidermiszelle haben wir keine Mikrotubuli identifizieren können.

Das basale Plasmalemm der Epidermiszelle verläuft stark gewellt, ebenso das nahe unter ihr liegende Sarkolemm der Muskelzelle, an das sich ebenfalls eine elektronendichtere Zone anschließt (Abb. 5b, c, d). Zwischen Epidermis- und Muskelzelle liegt eine relativ homogene, mäßig elektronendichte Schicht, die den Einfaltungen der Zellmembranen nur wenig folgt und sich am Rande der Muskelansatzstellen in die Basallaminae der beiden Zellen aufspaltet (Abb. 5b, c). Das gilt auch für die entsprechende Zone zwischen zwei oder mehreren Muskelzellen (Abb. 5d).

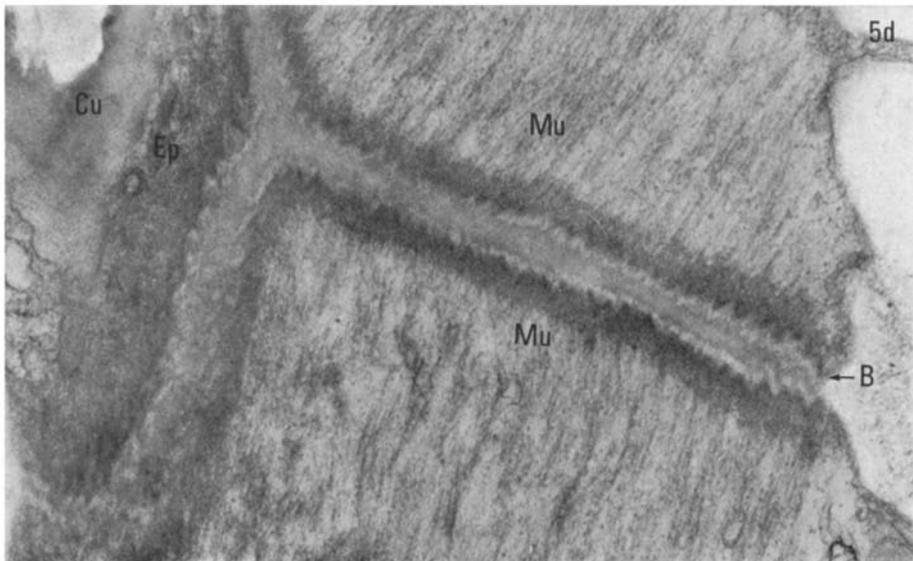
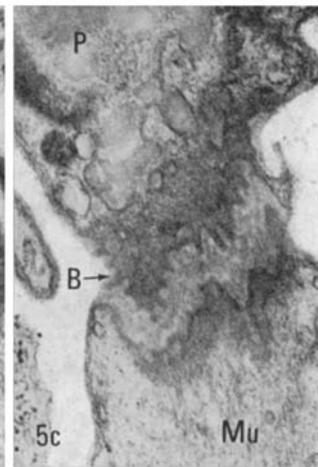
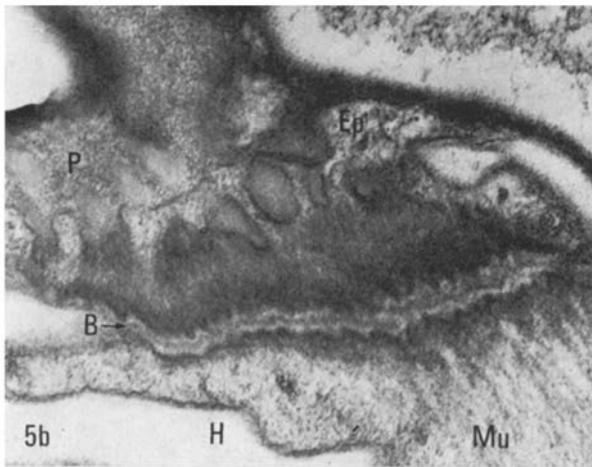
## DISKUSSION

Bei den bisher untersuchten Heterotardigraden ist die Cuticula nicht einheitlich aufgebaut. Die gepanzerten *Echiniscus*-Arten besitzen dorsal eine stark verdickte innere Epicuticula mit einem komplizierten Hohlraumsystem. Ventral gliedert sich diese in feine vertikal verlaufende Kanälchen („striated layer“) und darunterliegende Säulen auf. Weiterhin fallen feine, die dorsale Intracuticula durchziehende Filamente auf (CROWE et al., 1970; GREVEN, 1971a, 1972, 1975). Die dorsale und ventrale Cuticula der marinen Arten *Halechiniscus* (GREVEN, 1975) und *Batillipes* (KRISTENSEN, mdl. Mittlg.) ähneln bis auf geringfügige Unterschiede in der „striated layer“ der ventralen Cuticula der Echiniscidae. Eine innere Begrenzung der Intracuticula und die granuläre Schicht fehlen wahrscheinlich. Die bisher allen Heterotardigraden gemeinsame drei- bis mehrschichtige äußere Epicuticula, die wellig verlaufende Dreifachlage und die fibrilläre Procuticula sind morphologisch mit den entsprechenden Schichten der Eutardigraden-Cuticula zu vergleichen (GREVEN, 1972, 1975).

Innerhalb der Eutardigraden zeigt die Cuticula einen einheitlicheren Aufbau (vgl. die Zusammenfassung bei GREVEN, 1975). Die von BACCETTI & ROSATI (1971) für *Macrobotus hufelandi* beschriebenen zahlreichen Cuticula-Schichten (s. Einleitung) sind von Nachuntersuchern allerdings eindeutig nur bei *Milnesium tardigradum* identifiziert worden (GREVEN, 1975; vgl. auch SHAW, 1974). Bei *Macrobotus areolatus* und den bisher untersuchten *Isohypsibius*-Arten fehlen wahrscheinlich die innere

---

Abb. 5: Die Muskelansatzstellen von *Echiniscoides sigismundi*. a Gekrümmt und vertikal verlaufende cuticulare Filamente ( $\rightarrow$ ), die z. T. die Epicuticula durchdringen ( $\leftarrow$ ) und sich auch in die Epidermiszelle fortzusetzen scheinen ( $\rightarrow$ ) (28 500 : 1). b Cuticulare Fortsätze erreichen die elektronendichtere Zone an der Basis der Epidermiszelle. Plasmalemm und Sarkolemm sind stark gewellt. Dazwischen liegt eine dicke Basallamelle (B) (30 000 : 1). c Schrägschnitt mit quergetroffenen cuticularen Zapfen (30 000 : 1). d Ansatzstellen von zwei Muskelzellen. Die dicke Basallamelle spaltet sich auf ( $\rightarrow$ ) (30 000 : 1)



Abgrenzung der Intracuticula und die sich anschließende granuläre Lage. Möglicherweise ist der bei diesen Arten als Intracuticula bezeichnete elektronendichtere Bereich unter der Dreifachlage nur ein modifizierter Teil der Procuticula.

Ventrale und dorsale Cuticula von *E. sigismundi* stimmen nicht nur im Aufbau überein, die Cuticula zeigt darüber hinaus Merkmale, die bisher nur von der Eutardigraden-Cuticula bekannt waren: eine nicht auffallend strukturierte innere Epicuticula und eine homogene Intracuticula. Andererseits erinnern Cuticula-Areale im Bereich der Extremitäten an die Verhältnisse, wie sie bisher nur für Heterotardigraden beschrieben worden sind: Auflösung der inneren Epicuticula in ein Streifenmuster („striated layer“). Unterhalb dieser Streifen schließt sich unmittelbar die Dreifachlage an. Eine weitere Aufgliederung der inneren Epicuticula in Säulen unterhalb des Streifensaums wie z. B. bei *Echiniscus*-Arten (CROWE et al., 1970; GREVEN, 1971a, 1972) und *Batillipes* (KRISTENSEN, mdl. Mittlg.) unterbleibt. Das erinnert an Cuticula-Bezirke bei *Halechiniscus* spec. (GREVEN, 1975).

Der morphologische Aufbau der Muskelansatzstellen stimmt im wesentlichen mit dem der entsprechenden Stellen bei *Macrobiotus hufelandi* überein (SHAW, 1974). Die cuticularen Filamente (zur Terminologie vgl. SHAW, 1974) entspringen bei *M. hufelandi* an der Intracuticula und durchziehen die Procuticula z. T. bis in die zapfenartigen Vorstülpungen in die Epidermis, die hemidesmosomenartige Strukturen besitzen (SHAW, 1974). Bei *E. sigismundi* ziehen diese cuticularen Filamente bis an die äußere Epicuticula, die an diesen Stellen häufig geringfügig eingesenkt ist. CAVENEY (1969) konnte bei apterygoten Insekten zeigen, daß die „muscle attachment fibres“ die Pro- und Epicuticula passieren, aber nicht direkt an der äußeren Epicuticula (cuticulin layer) ansetzen.

Zwischen Epidermiszelle und Muskelzelle verläuft bei *E. sigismundi* ein homogenes Band, das sich an den Enden der Muskelansatzstelle in die beiden Basallaminae aufspaltet. SHAW (1974) hält diese Zone, die bei *M. hufelandi* sehr viel inhomogener ist, in Anlehnung an die Befunde von BACCETTI & ROSATI (1969), die kollagenhaltige Laminae um die inneren Organe von *M. hufelandi* beschrieben haben, für eine modifizierte Basallamelle bzw. Bindegewebe. Eine derartig ausgeprägte Basallamina kommt offensichtlich bei Arthropoden nicht vor. Vielleicht ist sie mit der „intercellular matrix“ zwischen Muskel- und Epidermiszelle bei verschiedenen Apterygoten vergleichbar (CAVENEY, 1969). Generell läßt sich sagen, daß die Struktur der Muskelansatzstellen bei den bisher untersuchten Tardigraden (Heterotardigrada: *E. sigismundi*; diese Arbeit; Eutardigrada: *Macrobiotus hufelandi*; SHAW, 1974) weitgehend dem Arthropodenschema entsprechen. Die Struktur dieser Bezirke ist innerhalb der Arthropoden bis auf geringfügige Unterschiede (z. B. Fehlen von Mikrotubuli in den Epidermiszellen von Milben, verschiedenartige Ausbildung von Desmosomen und Hemidesmosomen) überraschend einheitlich (vgl. u. a. LAIFOOK, 1967; CAVENEY, 1969; SMITH et al., 1969; KUO et al., 1971; weitere Literatur und funktionelle Deutung bei SHAW, 1974).

Daher könnten diese und andere feinstrukturelle aber auch histochemische Befunde (Cuticula, Kollagen, Spermien) als Hinweise für die stammesgeschichtliche Affinität der Tardigraden zu den Arthropoden gedeutet werden (vgl. auch die Diskussionen bei BACCETTI & ROSATI, 1969, 1971; BACCETTI et al., 1971; BUSSERS &

JEUNIAUX, 1973a, b; GREVEN, 1972; SHAW 1974), obgleich auch in neuerer Literatur eine Verwandtschaft mit den Aschelminthen diskutiert wird (CROWE et al., 1970, 1971; DEWEL & CLARK, 1973a, b). Gewichtigere Argumente für die eine oder andere Auffassung werden sich wahrscheinlich erst nach der neuerlichen Untersuchung der Tardigraden-Embryologie anführen lassen.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Integument des marinen Heterotardigraden *Echiniscoides sigismundi* besteht aus einer Cuticula und einer einschichtigen Epidermis ohne Drüsen.
2. Die Rumpfcuticula besitzt eine drei- bis mehrschichtige äußere Epicuticula (vielleicht mit einer aufgelagerten Schleimschicht), eine nicht auffallend strukturierten inneren Epicuticula, eine Dreifachlage, eine homogenen Intracuticula und eine Procuticula. Sie zeigt damit Merkmale, die bisher nur von der Eutardigraden-Cuticula bekannt waren.
3. Epicuticula-Bezirke der Beine und des Krallenansatzes lassen eine mehrschichtige äußere und eine in „Streifen“ aufgelöste innere Epicuticula erkennen. Diese Strukturen sind bisher allen Heterotardigraden-Cuticulae gemeinsam.
4. Die Feinstruktur der Muskelansatzstellen ist mit entsprechenden Stellen bei dem Eutardigraden *Macrobiotus hufelandi* zu vergleichen und paßt in das allgemeine für die Arthropoden geltende Schema.

### ZITIERTE LITERATUR

- BACCETTI, B. & ROSATI, F., 1969. Electron microscopy on tardigrades. 1. Connective tissue. *J. submicrosc. Cytol.* **1**, 197–205.
- — 1971. Electron microscopy on tardigrades. III. The integument. *J. Ultrastruct. Res.* **34**, 214–243.
- & SELMI, G., 1971. Electron microscopy on tardigrades. 4. The spermatozoon. *Monitore zool. ital.* **5**, 231–240.
- BUSSEERS, J. C. & JEUNIAUX, C., 1973a. Chitinous cuticle and systematic position of Tardigrada. *Biochem. Syst.* **1**, 77–78.
- — 1973b. Structure et composition de la cuticule de *Macrobiotus* sp. et de *Milnesium tardigradum* (Tardigrades). *Annls Soc. zool. Belg.* **103**, 271–279.
- CAVENEY, S., 1969. Muscle attachment related to cuticle architecture in Apterygota. *J. Cell Sci.* **4**, 541–559.
- CROWE, J. H., NEWELL, I. M. & THOMSON, W. W., 1970. *Echiniscus viridis* (Tardigrada): Fine structure of the cuticle. *Trans. Am. microsc. Soc.* **89**, 316–325.
- — — 1971a. Fine structure and chemical composition of the cuticle of the tardigrade, *Macrobiotus areolatus* MURRAY. *J. Microsc.* **11**, 107–120.
- — — 1971b. Cuticle formation in the tardigrade, *Macrobiotus areolatus* MURRAY. *J. Microsc.* **11**, 121–132.
- DEWEL, R. A. & CLARK, W. H., 1973a. Studies on the tardigrades. I. Fine structure of the anterior foregut of *Milnesium tardigradum* DOYERE. *Tissue Cell* **5**, 133–146.
- — — 1973b. Studies on the tardigrades. II. Fine structure of the pharynx of *Milnesium tardigradum* DOYERE. *Tissue Cell* **5**, 147–159.

- GREVEN, H., 1971a. Zur Feinstruktur der inneren Epicuticula von *Echiniscus testudo*. Naturwissenschaften **58**, 367–368.
- 1971b. Zur Morphologie der Tardigraden. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an *Macrobiotus hufelandi* und *Echiniscus testudo*. Forma functio **4**, 283–302.
- 1972. Vergleichende Untersuchungen am Integument von Hetero- und Eutardigraden. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **135**, 517–558.
- 1975. New results and considerations regarding the fine structure of the cuticle in tardigrades. Memorie Ist. ital. Idrobiol. **32** (Suppl.), 113–131.
- GROHÉ, G. Die Verbreitung von *Echiniscoides sigismundi* (Tardigrada) in der Enteromorpha-Zone von Helgoland. (In Vorbereitung.)
- KUO, J. S., McCULLY, M. E. & HAGGIS, G. H., 1971. The fine structure of muscle attachments in an acarid mite *Caloglyphus mycophagus* (MEGNIN) (Acarine). Tissue Cell **3**, 605–613.
- LAI-FOOK, J., 1967. The structure of developing muscle insertions in insects. J. Morph. **123**, 503–528.
- MARCUS, E., 1929. Tardigrada. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs **5** (Abt. 4, 3).
- RAMAZZOTTI, G., 1972. Il phylum Tardigrada. Memorie Ist. ital. Idrobiol. **28**, 1–732.
- RUTHMANN, A., 1966. Methoden der Zellforschung. Franckh, Stuttgart, 301 pp.
- SCHUSTER, R. O., GRIGARICK, A. A. & TOFTNER, E. C., 1975. Ultrastructure of the tardigrade cuticle. Memorie Ist. ital. Idrobiol. **32** (Suppl.), (in press).
- SHAW, K., 1974. The fine structure of muscle cells and their attachments in the tardigrade *Macrobiotus hufelandi*. Tissue Cell **6**, 431–445.
- SMITH, D. S., JÄRLEFORS, U. R. & RUSSEL, F. E., 1969. The fine structure of muscle attachments in a spider (*Latrodectus mactans* FABR.) Tissue Cell **1**, 673–687.
- WALZ, B., 1974. The fine structure of somatic muscles of Tardigrada. Cell Tiss. Res. **149**, 81–89.

Anschrift des erstgenannten Autors: Dr. H. GREVEN  
Abteilung für Histophysiologie  
Zoologisches Institut der Universität  
D - 44 Münster  
Hüfferstr. 1  
Bundesrepublik Deutschland