

Zur Biologie des marinen Heterotardigraden *Tetrakentron synaptae*

R. M. Kristensen

*Institut for Sammenlignende Anatomi;
Universitetsparken 15,
DK-2100 København Ø, Denmark*

ABSTRACT: On the biology of the marine heterotardigrade *Tetrakentron synaptae*. The life cycle of *Tetrakentron synaptae* Cuénot, 1892, a tardigrade closely associated with the sea cucumber *Leptosynapta galliennei* Herapath, was investigated in the littoral zone at Roscoff (France). Eggs and juveniles were found only in June and July, adults only from May to October. There are vagile males and stationary dwarf males. The dorsoventrally flattened body, an enlarged slimy epicuticle in females and dwarf males, the full set of claws also in juveniles, and the anus, which is in a dorsocaudal position, are indicative for an epizoic, sessile life. There is strong evidence that *T. synaptae* punctures the cells of *L. galliennei* and sucks out their content, which is indicative of parasitism.

EINLEITUNG

Seit seiner Erstbeschreibung durch Cuénot (1892) haben sich zahlreiche Autoren mit dem marinen Heterotardigraden *Tetrakentron synaptae* beschäftigt, so Richters (1909), Marcus (1927), Thulin (1942), Barel & Kramers (1970) und zuletzt van der Land (1975), der nach dem von Kramers gesammelten Material eine Neubeschreibung dieser Art vornahm. Cuénot (1912) vermutete, daß *T. synaptae*, das nur von der bretonischen Küste bekannt ist und dort eng mit der Holothurie *Leptosynapta galliennei* assoziiert ist, ein Parasit sei, der von den Zellen seines Wirtes lebe.

Im Frühjahr 1974 begann ich mit Hilfe elektronenmikroskopischer Methoden nach Hinweisen für die parasitische Lebensweise von *T. synaptae* und Anpassungen an diese zu suchen, erkannte aber bald, daß trotz der zahlreichen lichtmikroskopischen Untersuchungen, nicht einmal die Phänologie dieser Tardigradenart genügend bekannt war; ebenso waren so gut wie keine Indizien für eine parasitische Lebensweise vorhanden (s. auch Marcus, 1927), so daß auch in neuerer Sekundärliteratur *T. synaptae* lediglich als obligater Symphoriont bezeichnet wird (vgl. Matthes, 1978).

In der vorliegenden Arbeit werden neue Daten zur Biologie dieser ungewöhnlichen marinen Tardigradenart mitgeteilt und bisher nur unzureichend bekannte morphologische Details beschrieben, die *T. synaptae* als echten Parasiten ausweisen.

MATERIAL UND METHODEN

Die Seewalze *Leptosynapta galliennei* Herapath wurde Mitte April 1974, Mitte Mai 1974 und Ende Juni, Anfang Juli 1975 in d'Aber de Roscoff östlich des Felsens Madeira gesammelt.

Lichtmikroskopie: Fixierung der Seewalzen in Bouin. Nach Zusatz von weiterem Eisessig kann *T. synaptae* vom Wirt abgeschüttelt werden. Die Untersuchungen erfolgten mit Hilfe eines Interferenz-Phasekontrast-Mikroskopes. Zusätzlich wurden 1 µm dicke Schnitte von Material, das für die Elektronenmikroskopie eingebettet war (s. u.) nach Anfärbung mit Toluidinblau-Borax ausgewertet.

Rasterelektronenmikroskopie: Fixierung der Seewalzen in Bouin. Entwässerung kleiner Seewalzenstücke mit den darauf sitzenden Tardigraden über Alkoholstufen und Benzol. Trocknung nach der "Kritischen-Punkt-Methode" (Nørrevang & Wingstrand, 1970). Die Objekte wurden mit selbstklebender Folie oder Nagellack auf Aluminium-Präparatehaltern befestigt, mit Kohle und Gold bedampft und im Rasterelektronenmikroskop der Fa. Cambridge Stereoscan 600 untersucht.

Transmissionselektronenmikroskopie: Fixierung der Seewalzen in einer mit Seewasser versetzten Trialdehydlösung (modifiziert nach Kalt & Tandler [1971]), pH 7,9, bei Zimmertemperatur (1 h); Spülung in Puffer (100 ml 0,1 M Saccharose + 5 ml 2 M Natriumcacodylat, pH 7,9; Nachfixierung in 2 % Osmiumsäure im gleichen Puffer (1 h). Entwässerung in der aufsteigenden Alkoholreihe – im 70 %igen Alkohol wurden die Tardigraden mit Hilfe einer feinen Nadel vorsichtig vom Wirt gelöst – und Einbettung über Propylenoxid in Epon. Die mit Bleicitrat kontrastierten Schnitte wurden im Elmiskop 9,2 der Fa. Zeiss untersucht.

ERGEBNISSE

Zur Biologie von *Leptosynapta galliennei*

Leptosynapta galliennei wird vornehmlich an den Ufern von Prielsystemen gefunden, die nur bei Ebbe sichtbar werden. In Roscoff liegt der wohl am reichsten besiedelte Biotop östlich des Felsens Madeira, wo zwei große Prielsysteme zusammentreffen. Hier besteht das Sediment aus grobem Sand, der noch bei maximaler Ebbe wassergesättigt ist. Das Vorhandensein von *L. galliennei*, von denen bis zu 25 auf einem m² Sandfläche leben, ist an einer ringförmigen Vertiefung zu erkennen, die bei der Futtersuche im Sediment hinterlassen wird.

Über den Lebenszyklus von *L. galliennei* ist meines Wissens nur wenig bekannt. Mitte April fand ich nur juvenile Exemplare; Mitte Mai waren diese ausgewachsen, aber noch nicht geschlechtsreif. Erst im Juni/Juli waren Tiere mit Eiern und Spermien nachzuweisen; Barel & Kramers (1970) sammelten erwachsene, geschlechtsreife *L. galliennei* noch im Oktober. Vielleicht ist diese Art mehrjährig, ohne pelagisch lebende Entwicklungsstadien auszubilden (Mortensen, 1931) – wie übrigens auch *L. inhaerens*. *L. galliennei* bildet aus zusammengekittetem Sediment ein Rohr, das im Laufe der Zeit kräftig oxidiert. Die Röhren enthalten eine reiche Meiofauna, u. a. den Tardigraden *Batillipes roscoffiensis* (Kristensen, 1978a), niemals jedoch *Tetrakentron synaptae*.

An einigen Stellen kommt *L. galliennei* zusammen mit *L. inhaerens* vor. Erstere ist aber an ihrer Größe und roten Färbung von der kleineren, schwachroten bis weißen *L. inhaerens* zu unterscheiden. Überdies ist *L. inhaerens* sehr klebrig und besitzt mit neun, gegenüber 11 bei *L. galliennei*, weniger Kommensalen bzw. Parasiten (Barel & Kramers, 1977).

Zur Biologie von *Tetrakentron synaptae**Die Infektionsrate*

T. synaptae und *L. galliennei* sind zwar stets miteinander assoziiert, jedoch sind die Seewalzen nicht immer und auch nicht immer gleichmäßig von dem Tardigraden befallen.

Im April konnte ich nur wenige juvenile Seewalzen aufsammeln, von denen keine einzige infiziert war. Mitte Mai erhielt ich aus Roscoff 20 in Bouin fixierte *L. galliennei*, von denen lediglich zwei mit *T. synaptae* befallen waren. Auf einer saßen zwei Tardigraden auf den Tentakeln, wie auch von Cuénot (1892) beschrieben, auf der anderen jedoch 273, die häufig zu mehreren nebeneinander auf dem gesamten Körper der Seewalze verteilt waren. Alle Tiere waren geschlechtsreif. Auch van der Land (1975) fand nur Adulti auf Seewalzen, die im Oktober gesammelt worden waren. Erst Ende Juni/Anfang Juli fand ich Eier, juvenile Tiere in allen Altersstadien sowie geschlechtsreife Weibchen und Männchen. Zu dieser Zeit waren nahezu 80 % der aufgesammelten Holothurien befallen. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu Befunden von Marcus (1927), der zur gleichen Jahreszeit zwar geschlechtsreife Männchen und Weibchen, jedoch keine Jungtiere beobachtete.

Geschlechterverhältnis und Geschlechtsdimorphismus

Das Geschlechterverhältnis beträgt etwa 1:1. Die männlichen Tiere sind geringfügig kleiner als die Weibchen (Abb. 1, 3) und besitzen eine größere Papilla cephalica (Abb. 2D). Der männliche Gonoporus ist oval und liegt caudal (Abb. 2D), der weibliche ist jedoch meist schwer zu lokalisieren, da eine lockere Hülle die Tiere umgibt. Er liegt aber bei geschlechtsreifen Weibchen ebenfalls so weit caudal, daß der noch vor ihm liegende Anus von dorsal gesehen werden kann (Abb. 1, 4). Der Gonoporus ist hier von rosettenförmigen, cuticularen Falten umgeben. Jedem Element der Rosette ist eine Epidermiszelle unterlagert. Bei juvenilen Weibchen finden sich diese Zellen schon sehr früh; sie liegen aber noch, wie auch bei anderen Heterotardigraden, mehr medioventral (Abb. 2B).

Kein einziges der insgesamt 100 untersuchten geschlechtsreifen Männchen wies cuticulare Rosetten um den Gonoporus auf wie von Marcus beschrieben und abgebildet (Marcus, 1929, Abb. 19).

Unter den im Juni/Juli gesammelten Tardigraden fanden sich zwei unterschiedliche Männchentypen, ein kleinwüchsiger (ca. 80 μm lang), der vielleicht direkt nach dem Ausschlüpfen ohne Häutung geschlechtsreif wird, und ein zweiter, größerer (ca. 175 μm lang), dessen Papilla cephalica auffallend groß ist (Abb. 2, C, D). Die Zwergmännchen wiesen, wie auch die geschlechtsreifen Weibchen, eine lockere Cuticula auf, mit der sie z. T. an der Seewalze klebten, und waren daher sehr ortsfest, während die großen Männchen eine eng anliegende Cuticula besaßen und häufiger ihre Position wechselten. Auf einer der Seewalzen vom Mai fanden sich auch Männchen, die eine mittlere Länge aufwiesen und deren Cuticula bereits eng anlag.

Im Juli 1975 sammelte ich ein Exemplar von *L. galliennei*, das von 296 Tardigraden besiedelt war. Davon waren 75 juvenil, die übrigen geschlechtsreif, und zwar 105 Männchen und 116 Weibchen. Das kleinste juvenile Tier hatte eine Körperlänge von 55 μm , das größte eine von 180 μm . Geschlechtsreife Männchen maßen 75–83 μm

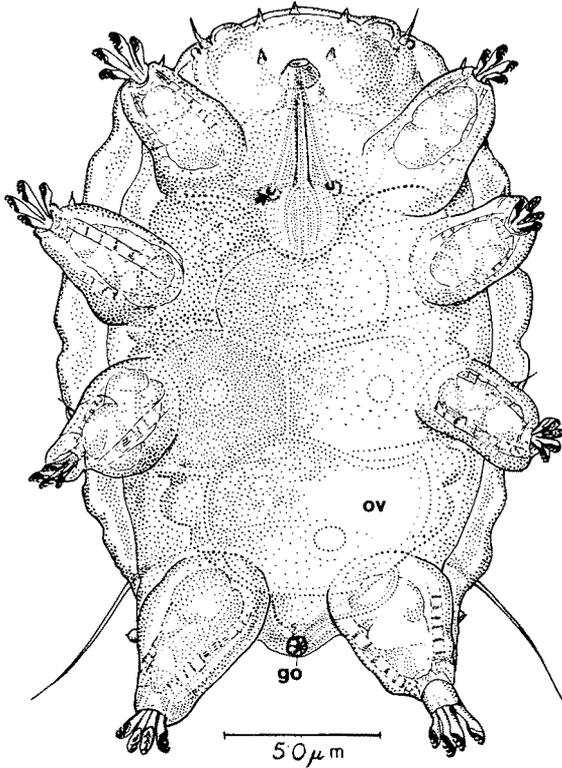


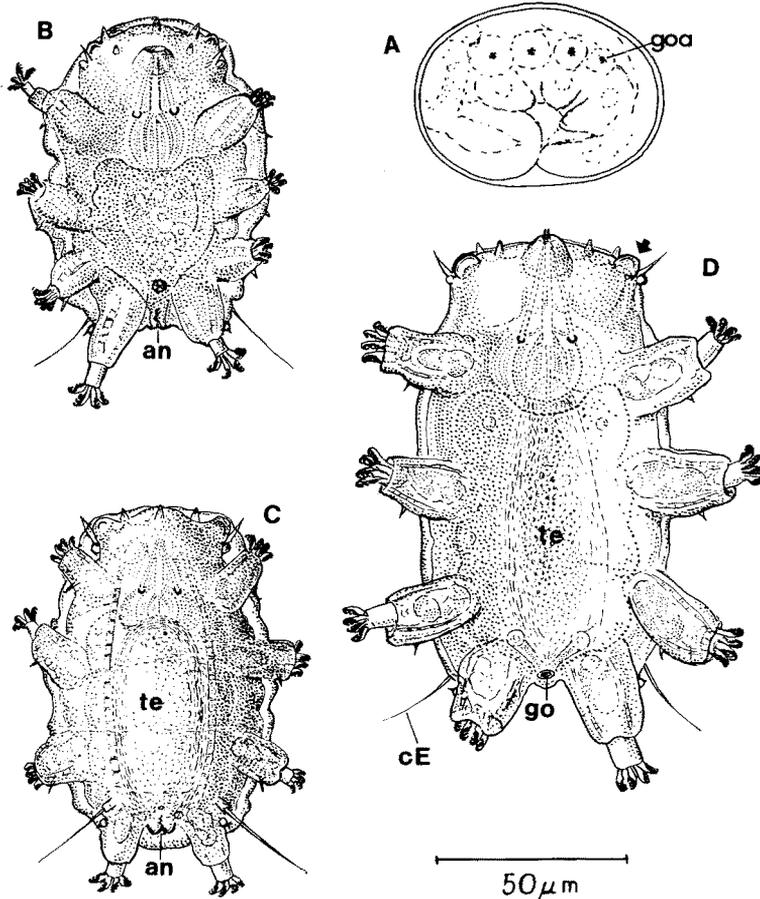
Abb. 1. ♀ von *Tetrakentron synaptae* mit vier reifen Oocyten im Ovar (ov), ventral. Der Gonoporus (go) liegt caudal. Man beachte die U-förmigen Stiletscheiden (→)

(Zwergform) und $127\text{--}198\ \mu\text{m}$ ("Normalform"). Das kleinste geschlechtsreife Weibchen mit sieben Oocyten im Ovar war $182\ \mu\text{m}$, das größte mit nur 2 Oocyten $235\ \mu\text{m}$ lang. Auch die intraovariellen Eier wiesen erhebliche Größenunterschiede auf ($45 \times 27\ \mu\text{m}$ bis $65 \times 50\ \mu\text{m}$).

Eier und Embryonen

Auf der stark besiedelten Seewalze vom Juli fanden sich fünf einzeln abgelegte Eier, die zwischen $70 \times 65\ \mu\text{m}$ und $45 \times 32\ \mu\text{m}$ groß waren. Vielleicht ist die Eigröße geschlechtsspezifisch, indem sich die großen Eier zu Weibchen (und Normalmännchen?), die kleinsten aber zu Zwergmännchen entwickeln.

Die überwiegende Zahl der ovariellen und alle abgelegten Eier hatten im Gegensatz zu den Beobachtungen von der Lands (1975) eine dünne, klebrige Schale. Von 300 im Juli untersuchten Weibchen wiesen nur drei je ein einziges Ei im Ovar auf, dessen Chorion verdickt und zudem skulpturiert war. Vielleicht handelt es sich um witterungs- oder saisonbedingte Veränderungen, die auch bei manchen Eutardigraden vermutet werden (Pennak, 1953). Pollock (1970) wies bei *Batillipes pennaki* im Frühjahr mehrere, formveränderliche Eier im Ovar nach, im Herbst und Winter jedoch wenige, hartschalige. Alle abgelegten Eier enthielten bereits Embryonen, die bis auf die fehlenden



Entwicklungsstadien und ♂♂ von *Tetrakentron synaptae*. A: Embryo mit Gonadenanlagen (goa). B: Juveniles Weibchen, ventral. Man beachte die noch ventrale Lage des Anus. C: Fertiles Zwergmännchen mit hyaliner Cuticula, dorsal, mit dorsal gelegenen Anus. D: Vagiles Männchen mit eng anliegender Cuticula und großer Papilla cephalica (→)

Abkürzungen in den Abbildungen

es = Einstichstelle der Stilette	mc = Cirrus medianus
cA = Cirrus A (Cirrus lateralis)	mu = Muskel
cE = Cirrus E	ov = Ovar
cp = Papilla cephalica	pr = Procuticula
da = Darm	p2 = Dorn auf dem 2. Beinpaar
ep = Epicuticula	te = Hoden
go = Gonoporus	Z = z-Bande
goa = Gonadenanlage	Le = <i>Leptosynapta galliennei</i>
Kr = Krallen	

Stilette vollständig entwickelt waren und deren Gonadenanlagen so groß waren, daß sie mit der Leibeshöhle verwechselt werden konnten (Abb. 2A).

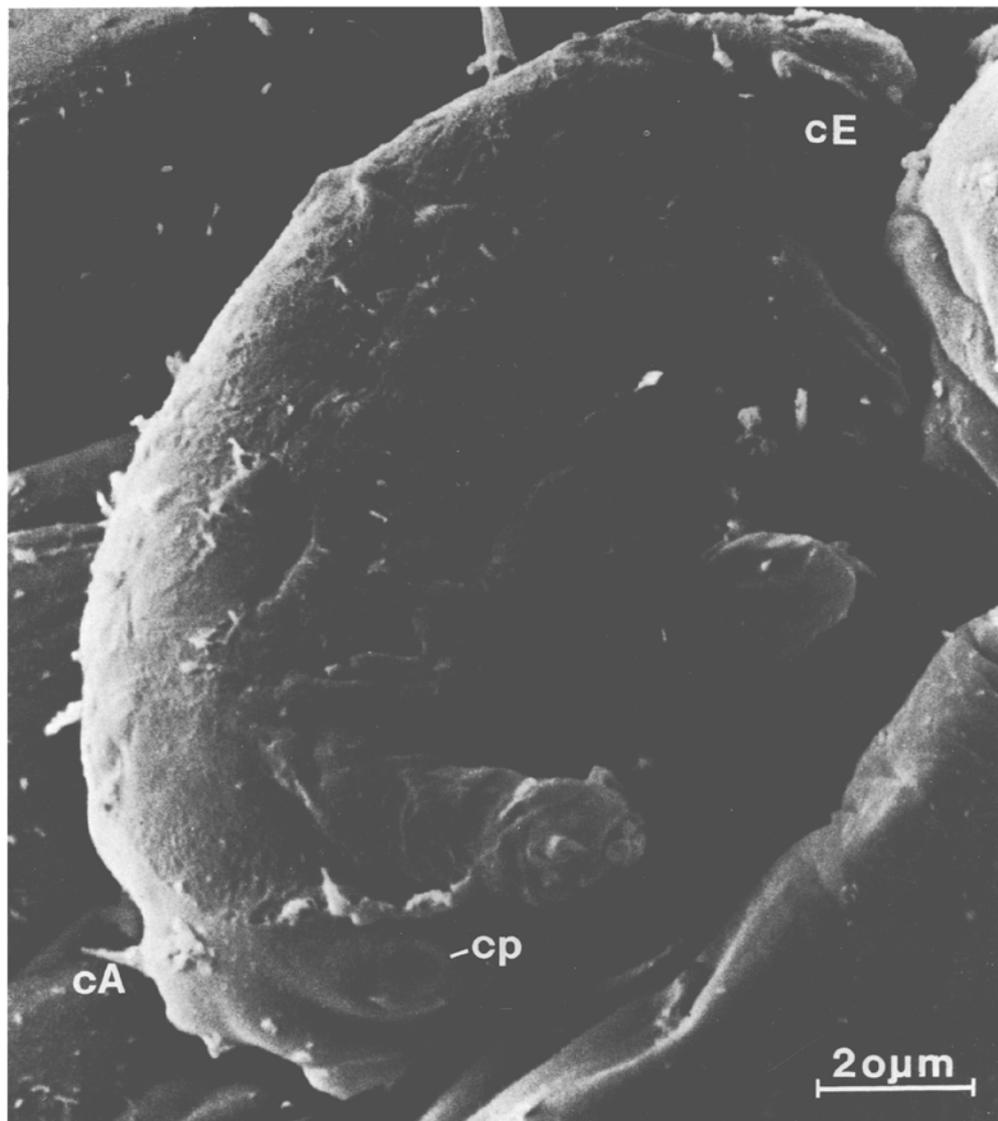


Abb. 3. Fertiles ♀ von *Tetrakentron synaptae* auf *Leptosynapta galliennei*

An einem der Embryonen waren vier Krallen an jedem Fuß erkennbar. Die aus dem Ei geschlüpften Jungtiere müssen also bereits dieselbe Anzahl von Krallen besitzen wie der Adultus. Das ist bisher von keiner Heterotardigradenart bekannt. Hier besitzen die juvenilen Stadien normalerweise eine geringere Anzahl von Krallen als die erwachsenen, meist zwei. Auch die Zahl der Krallenhaken ist bei jungen und adulten *T. synaptae* identisch. Das kleinste Jungtier (Länge 55 μm) hatte mit insgesamt 80 Krallenhaken (pro

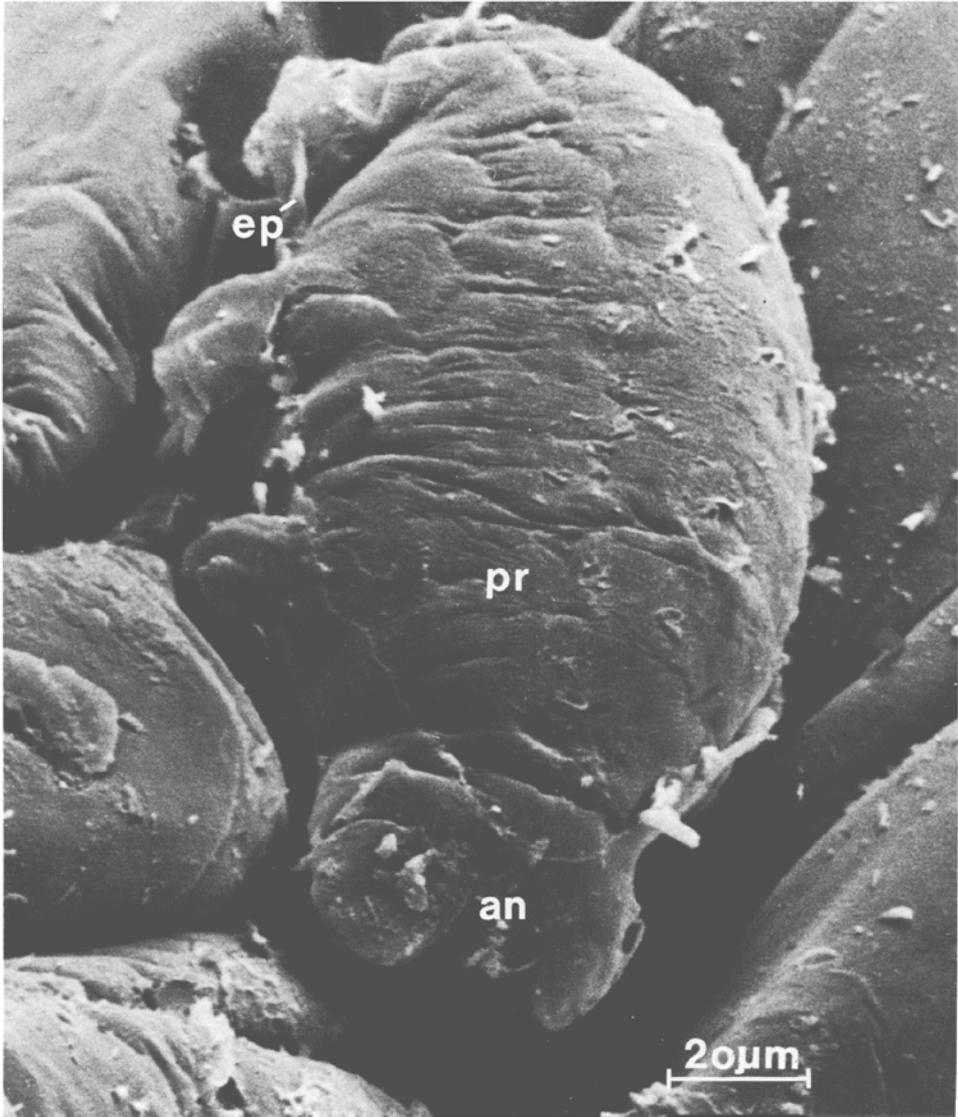


Abb. 4. Dasselbe ♀ wie in Abb. 3 von hinten mit dorsoventral gelegenem Anus. Die Vertiefung in der Seewalze ist deutlich zu sehen. Die Cuticula ist z. T. zerstört

Fuß 10) genauso viel wie das größte Weibchen (vgl. auch van der Land, 1975). 96 Krallenhaken, von denen Marcus (1928) berichtet, konnte ich nie feststellen.

Die Cuticula

Die Weibchen und Zwergmännchen von *T. synaptae* besitzen eine lockere, hyaline Hülle. Diese wurde von Marcus (1927) für ein Fixierungsartefakt oder allenfalls für die

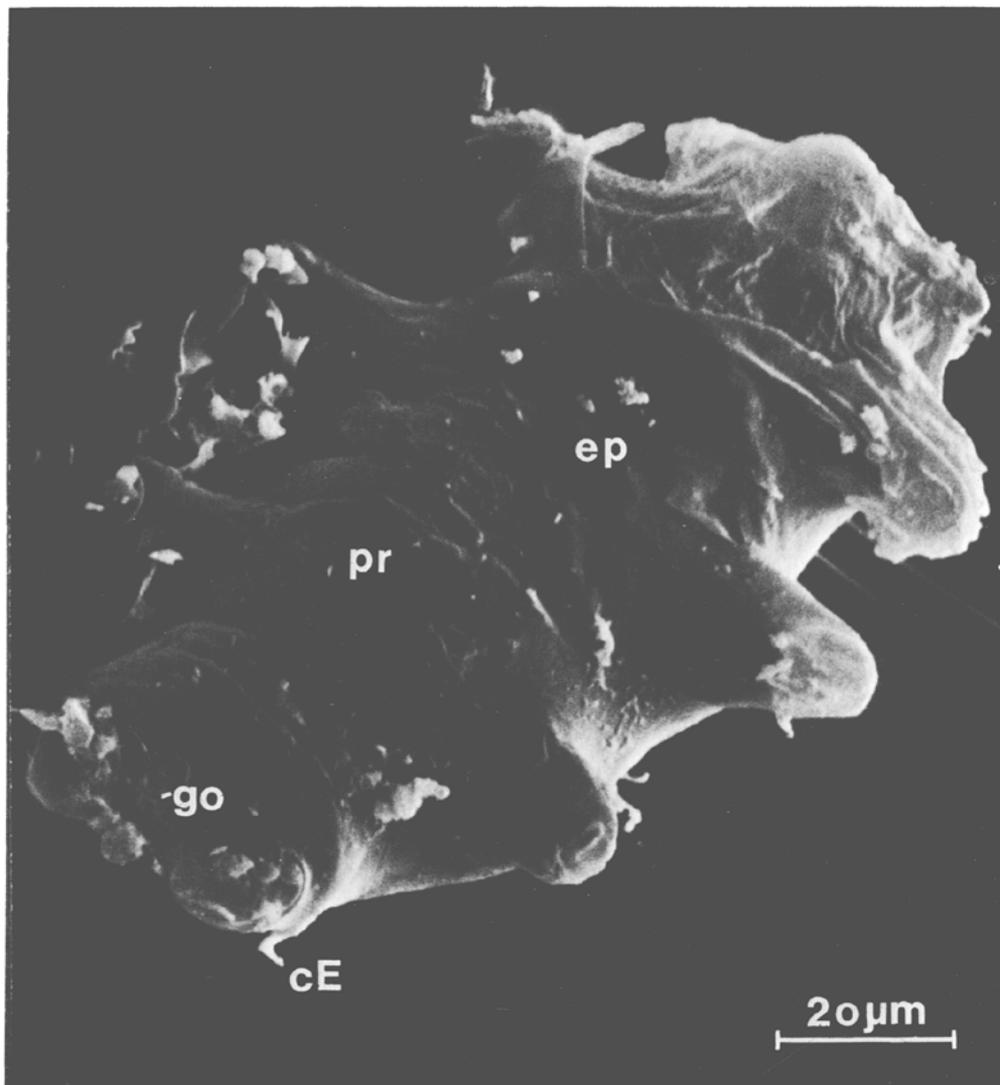


Abb. 5. Vom Wirt losgelöstes *Tetrakentron synaptae*-♀

Folge einer pathologischen Häutung gehalten (Abb. 5). Im elektronenmikroskopischen Bild wird erkennbar, daß diese Hülle auf einer Vergrößerung von Teilen der Epicuticula sensu lato (zur Terminologie vgl. Greven, 1975) beruht, die zudem noch stark gefaltet sein kann.

Der äußeren, kaum weiter aufzulösenden Epicuticula, liegt eine nicht immer deutliche Schleimschicht auf. Ihr schließen sich die für Heterotardigraden so typischen sechseckigen Röhren ("striated layer", "honeycomb layer", Kristensen, 1976) an. Es folgt ein elektronendichter teilweise mit flockigem osmiophilen Material gefüllter

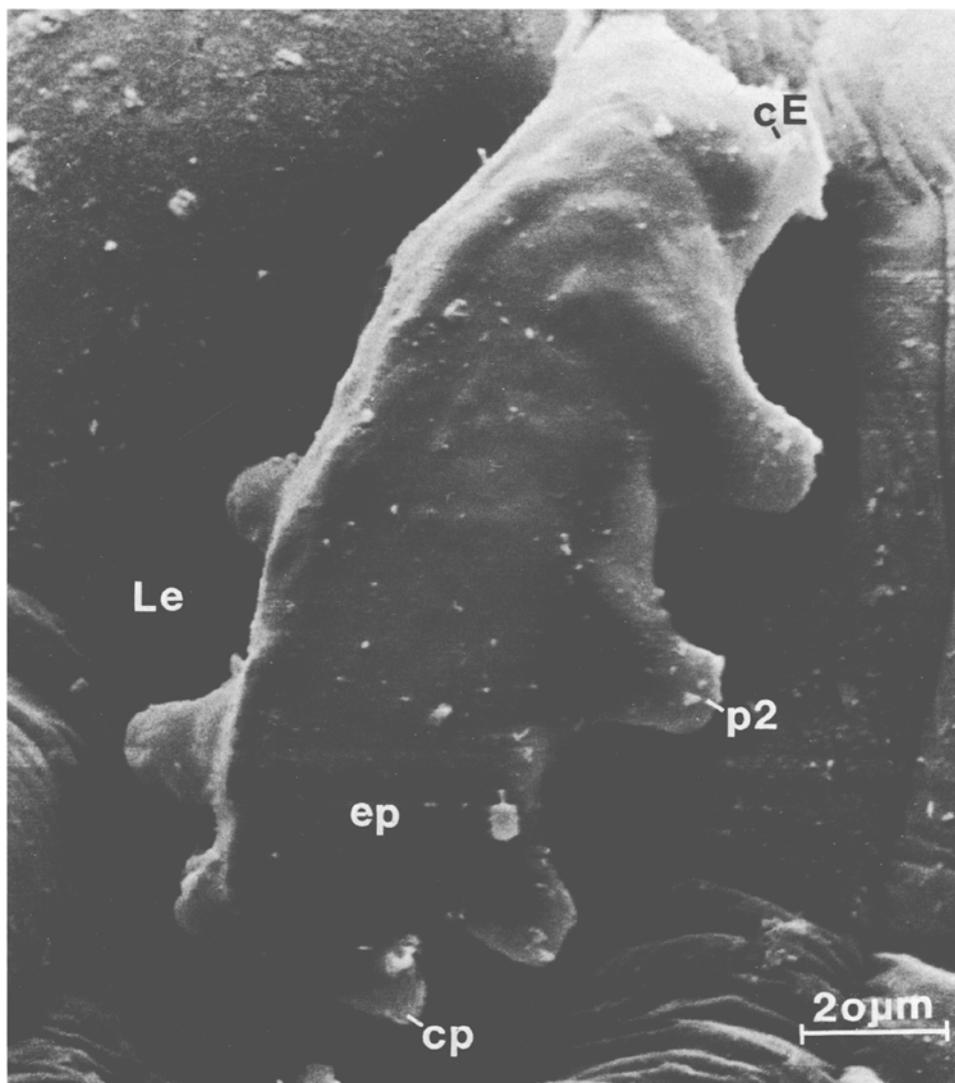


Abb. 6. ♂ von *Tetrakentron synaptae* mit großer Papilla cephalica (cp). Man beachte den geneigten Kopf und die dem Wirt eng angepreßte Mundöffnung

Raum, in welchen Ausläufer der Procuticula hineinragen. Diese wird zum elektronendichten Raum hin von einer nur selten zu identifizierenden Dreifachlage abgegrenzt (Abb. 7b). Als Procuticula wird der gesamte Bereich zwischen Dreifachlage und Epidermis bezeichnet, da sich in ihm keine weitere Schichten mehr identifizieren lassen. Es fehlen also die für viele Heterotardigraden charakteristischen Säulen ("rods"), die den freien elektronendichten Raum durchziehen. Der Kontakt zwischen Epicuticula und Procuticula ist daher äußerst gering.

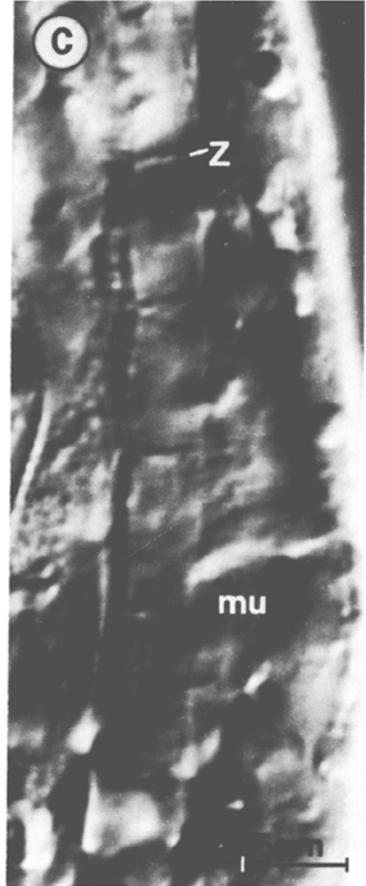
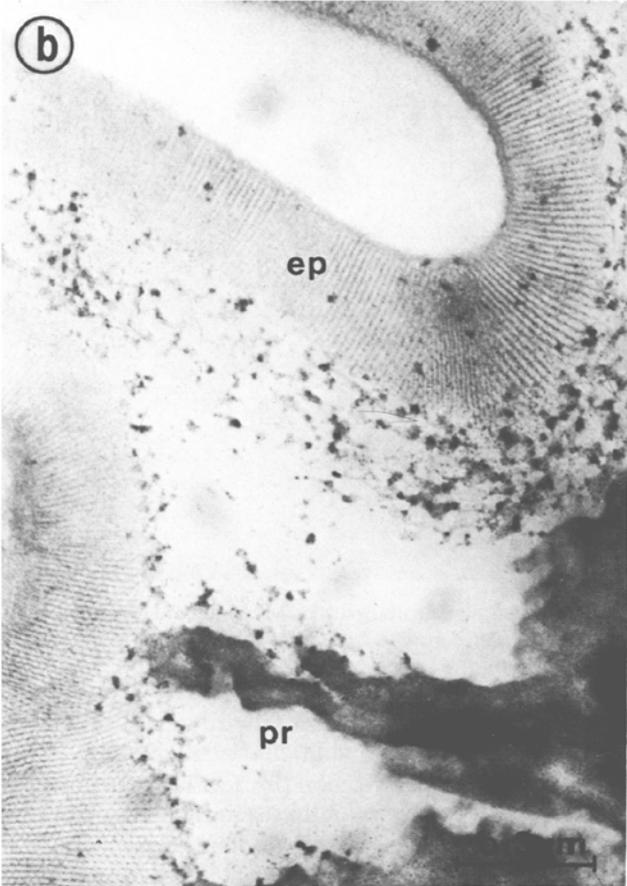
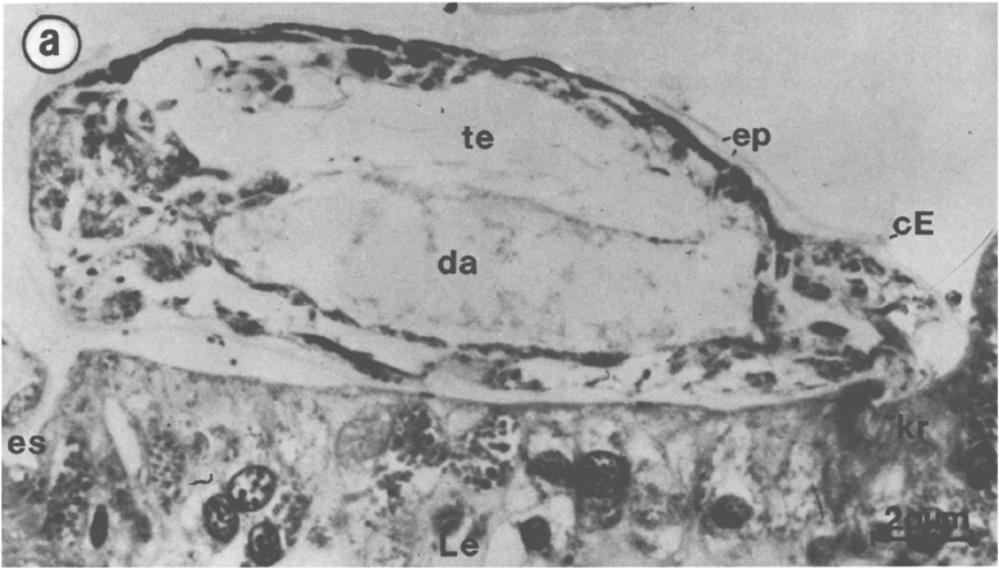


Abb. 7 (a). *Tetrakentron synaptae* auf *Leptosynapta gallienae* (Le). Die Stilette und Krallen sind tief im Wirtsgewebe verankert. (b) Epicuticula (hyaline Hülle) von *T. synaptae*. (c) Rückenmuskulatur von *T. synaptae* mit deutlicher Querstreifung (Interferenzphasenkontrast nach Nomarski)

Die Muskulatur

Bereits Marcus (1928) hat auf die im Vergleich zu anderen Tardigraden kräftige Muskulatur von *T. synaptae* hingewiesen, ohne jedoch eine Querstreifung zu erwähnen. Diese ist jedoch bereits lichtmikroskopisch sehr deutlich in den Längsmuskeln des Rückens – hier zählt man bis zu 15 Sarcomere (Abb. 7c) –, aber auch in der Beinmuskulatur zu erkennen.

Der Buccalapparat

Den Buccalapparat konnte ich leider nur an Tieren untersuchen, deren Stilette durch das Fixierungsgemisch aufgelöst worden waren. Wie bei den Angehörigen der Gattung *Echiniscoides* (vgl. Kristensen & Hallas, 1980) findet sich jederseits der Mundröhre ein zarter, cuticularer Stiletträger. Das Stilett hat eine verbreiterte Basis mit einer dicken (cuticularen?) Scheide, die nach Bouin-Fixierung nicht aufgelöst wird; sie ist U-förmig und nicht mit der Furca zu verwechseln, die nach Bouin-Fixierung verschwindet (Abb. 1). Solche U-förmigen Stilettscheiden sind mir bisher nur noch bei der semiterrestrischen Heterotardigradengattung *Hypechiniscus* begegnet (Kristensen, unpubl.). Die Mundröhre wird von vorn nach hinten allmählich weiter; sie ist jedoch stets enger als das Lumen des muskulösen Bulbus.

Die Verankerung von *Tetrakentron synaptae* auf *Leptosynapta galliennei*

T. synaptae ist auch nach der Fixierung nur schwer von seiner Unterlage zu lösen. Es liegt, begünstigt durch seinen dorsoventral abgeflachten Körper, der Seewalze eng an. Im rasterelektronenmikroskopischen Bild scheint diese dort eine flache Mulde aufzuweisen (Abb. 4). Da jeder Krallenhaken bei *Tetrakentron synaptae* außergewöhnlich lang (ca. 3–4 μm) und einwärtsgerichtet ist, dringen die Krallen tief in das Gewebe der Seewalze ein. Im Schnittpräparat gelang es nachzuweisen, daß *T. synaptae* auch seine sehr langen Stilette tief in das Wirtsgewebe stößt, das dabei stark beschädigt wird (Abb. 7a; vgl. auch Abb. 6).

Es kann davon ausgegangen werden, daß *T. synaptae* die Zellen von *L. galliennei* ansticht und deren Inhalt aussaugt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Darm der Tiere mit einer weißlichroten Masse gefüllt ist, die in keinem Falle dem Darminhalt anderer vorwiegend herbivorer Tardigraden ähnelt.

DISKUSSION

Seit Cuénot (1892) wird *Tetrakentron synaptae* – z. T. jedoch mit Vorbehalten (Marcus, 1927) – für einen Parasiten gehalten. Argumente für diese Annahme waren lediglich die dauernde Assoziation des Tardigraden mit *Leptosynapta galliennei*. Als Anpassung an die epizoische bzw. symphorionte Lebensweise wurden flache Körperform, Reduzierung der Kopfanhänge (Kristensen, in Vorbereitung) und die große Anzahl von Krallenhaken, die einer festen Verankerung des Tieres auf seinem Wirt dienen, gedeutet (Marcus, 1927; van der Land, 1975). Das immer wieder vermutete Anstechen und Aussaugen von Zellen des Wirtes ist niemals eindeutig nachgewiesen worden. Eine mehr oder weniger enge Assoziierung von marinen Tardigraden mit anderen Organismen ist nicht ungewöhnlich, so lebt z. B. *Halechiniscus guteli* (species incerta!) in oder auf *Ostrea edulis* (Bivalvia) (Richters, 1909), *Actinarctus doryphorus* auf *Echinocyamus*

pusillus (Echinoidea) (Schulz, 1935; Grell, 1937), *Pleocola limnoriae* auf *Limnoria lignorum* (Isopoda) (Cantacuzene, 1951), *Echiniscoides sigismundi* auf *Mytilus edulis* (Bivalvia) (Green, 1950) oder auf *Balanus balanoides* (Cirripedia) (Crisp & Hobart, 1954; Pollock, 1975; Kristensen & Hallas, 1980). Alle diese Arten werden jedoch auch freilebend im Sandlückensystem gefunden (Renaud-Mornant & Pollock, 1971; Pollock, 1976) und weisen im Körperbau keine besonderen Merkmale auf, die so deutlich als Anpassung an eine epizoische Lebensweise gedeutet werden könnten wie die bei *T. synaptae*. Erst kürzlich konnte aus Westgrönland eine (vagile) *Echiniscoides*-Art entdeckt werden, die in *Balanus balanoides* lebt und dessen Zellen mit seinen unverhältnismäßig langen Stiletten ansticht und aussaugt (Kristensen & Hallas, 1980).

Der mächtige "Krallenapparat" bei *T. synaptae* ist unter Tardigraden nicht einzigartig. So besitzt beispielsweise auch die Gattung *Styraconyx* bis zu 96 Krallenhaken, mit denen sie sich auf Algen festklammert. Auffallend ist jedoch, daß bereits die Jungtiere von *T. synaptae* die gleich hohe Zahl von Krallenhaken besitzt wie die Erwachsenen. Eine Befestigung an den Wirt erleichtert auch eine äußere Schleimschicht und, sofern vorhanden, die hyaline cuticulare Hülle. Vergleichbare hyaline Hüllen sind auch von anderen Tardigradengenera bekannt, so von *Florarctus* und *Actinarctus* (Ramazzotti, 1972). Hier finden sich aber wie auch sonst bei Heterotardigraden bereits lichtmikroskopisch sichtbare Säulen, die offenbar den Raum zwischen der "honeycomb layer" und Procuticula durchqueren (Greven, 1972, 1975; Kristensen, 1976).

Die feste Verankerung von *T. synaptae* auf dem Wirtstier macht einen Ortswechsel der Tiere wenn nicht unmöglich, so doch schwierig. Nahrungsaufnahme, Paarung mit allerdings z. T. vagilen Männchen, Defäkation und Eiablage finden also an einem mehr oder weniger fest definierten Platz statt. Die bei Heterotardigraden sonst ganz unübliche Verlagerung des Anus und Gonoporus nach caudal ist nur als Anpassung an diese sessile bis semisessile Lebensweise zu verstehen. Ob und wie die für Tardigraden außergewöhnlich gut ausgebildete Querstreifung der Muskulatur im Zusammenhang mit dieser Lebensweise steht, ist schwer zu entscheiden. Querstreifung von Tardigradenmuskulatur findet man in der Stiletmuskulatur (Walz, 1975; Kristensen, 1978b) sowie in der Beinmuskulatur von *Batillipes noerrevangi* (Kristensen, 1978b) – hier bis zu vier wohldefinierte Sarcomere hintereinander – und wird mit der besonderen Beanspruchung bei der Nahrungsaufnahme bzw. den Schreitbewegungen erklärt. Die sessile Lebensweise mag den Parasitismus begünstigt haben. Das Einführen der Stilette in das Wirtsgewebe dient nunmehr der Nahrungsbeschaffung und sekundär einer weiteren Verankerung. Mit den vorgelegten Befunden ist *T. synaptae* als weitgehend sessile auf *L. galliennei* parasitierende Tardigraden-Art gekennzeichnet.

Danksagungen. Herrn PD Dr. H. Greven, Münster, danke ich für anregende Diskussionen, Fräulein J. Tesch und Herrn B. Rasmussen für die Hilfe bei den Illustrationen, und der Station Biologique (Roscoff) für den Aufenthalt in den Jahren 1974 und 1975.

ZITIERTE LITERATUR

- Barel, C. D. N. & Kramers, P. G. N., 1970. Notes on associates of echinoderms from Plymouth and the coast of Brittany. – Proc. K. ned. Akad. Wet. (C) 73, 159–170.
 Barel, C. D. N. & Kramers, P. G. N., 1977. A survey of the echinoderm associates of the north-east Atlantic area. – Zool. Verh. 156, 1–159.

- Cantacuzene, A., 1951. Tardigrade marine nouveau, commensal de *Limnoria lignorum* (Rathke). – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 232, 1699–1700.
- Crisp, D. J. & Hobart, J., 1954. A note on the habitat of the marine tardigrade *Echiniscoides sigismundi* (Schultze). – Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 12) 7, 554–560.
- Cuénot, L., 1892. Commensaux et parasites des Echinodermes (I). – Revue biol. N. Fr. 5, 1–22.
- Cuénot, L., 1912. Contributions a la faune de bassin d' Arcachon (1). V. Echinodermes. – Bull. Stn biol. Arcachon 14, 17–116.
- Green, J., 1950. Habits of the marine tardigrade *Echiniscoides sigismundi*. – Nature, Lond. 166, 153–154.
- Grell, K. G., 1937. Beiträge zur Kenntnis von *Actinartus doryphorus* E. Schulz nebst Bemerkungen zur Tardigradenfauna des Helgoländer Skitt-Gatts. – Zool. Anz. 117, 143–154.
- Greven, H., 1972. Vergleichende Untersuchungen am Integument von Hetero- und Eutardigraden. – Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 135, 517–538.
- Greven, H., 1975. New results and considerations regarding the fine structure of the cuticle in tardigrades. – Memorie Ist. ital. Idrobiol. 32, 113–131.
- Kalt, M. R. & Tandler, B., 1971. A study of fixation of early amphibian embryos for electron microscopy. – J. Ultrastruct. Res. 36, 633–645.
- Kristensen, R. M., 1976. On the fine structure of *Batillipes noerrevangi* Kristensen, 1976. 1. Tegument and moulting cycle. – Zool. Anz. 197, 129–150.
- Kristensen, R. M., 1978a. Notes on marine heterotardigrades. 1. Description of two *Batillipes* species, using the electron microscope. – Zool. Anz. 200, 1–17.
- Kristensen, R. M., 1978b. On the structure of *Batillipes noerrevangi* Kristensen 1978. 2. The muscle-attachments and the true cross-striated muscles. – Zool. Anz. 200, 173–184.
- Kristensen, R. M. & Hallas, T. E., 1980. The tidal genus *Echiniscoides* and its variability, with erection of Echiniscoididae fam. n. (Tardigrada). – Zool. Scr. 9, 113–127.
- Land, J. van der, 1975. The parasitic marine tardigrade *Tetrakentron synaptae*. – Memorie Ist. ital. Idrobiol. 32 (Suppl.), 413–423.
- Marcus, E., 1927. Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. – Zool. Jb. (Anat.) 53, 487–558.
- Marcus, E., 1928. Zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Tardigraden. – Zool. Jb. (Physiol.) 45, 99–158.
- Marcus, E., 1929. Tardigrada. – Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs. 5 (Abt. 4, 3).
- Matthes, D., 1978. Tiersymbiosen und ähnliche Formen der Vergesellschaftung. – Fischer, Stuttgart, 241 pp.
- Mortensen, Th., 1931. Contributions to the development and larval forms of echinoderms I–II. – Biol. Skr. (Ser. 4) 9, 1–39.
- Nørrevang, A. & Wingstrand, K. G., 1970. On the occurrence and structure of choanocyte-like cells in some echinoderms. – Acta zool., Stockh. 51, 249–270.
- Pennak, R. W., 1953. Freshwater invertebrates of the United States. – Ronald Press, New York, 769 pp.
- Pollock, L. W., 1970. Reproductive anatomy of some marine Heterotardigrada. – Trans. Am. microsc. Soc. 89, 308–316.
- Pollock, L. W., 1975. Observations on marine Heterotardigrada, including a new genus from the western Atlantic Ocean. – Cah. Biol. mar. 16, 121–132.
- Pollock, L. W., 1976. Marine flora and fauna of the northeastern United States. Tardigrada. – NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 394, 1–25.
- Ramazzotti, G., 1972. Il Phylum Tardigrada. – Memorie Ist. ital. Idrobiol. 28, 1–732.
- Renaud-Mornant, J. & Pollock, L. W., 1971. A review of the systematics and ecology of marine Tardigrada. – Smithson. Contr. Zool. 76, 109–117.
- Richters, F., 1909. Marine Tardigraden. – Verh. dt. zool. Ges. 19, 84–94.
- Schulz, E., 1935. *Actinartus doryphorus* nov. gen. nov. spec. ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. – Zool. Anz. 111, 285–288.
- Thulin, G., 1942. Ein neuer mariner Tardigrad. – Meddn Göteborgs Mus. Zool. 99, 1–10.
- Walz, B., 1975. Ultrastructure of muscle cells in *Macrobotus hufelandi*. – Memorie Ist. ital. Idrobiol. 32 (Suppl.), 425–443.