

Versuch zur Deutung der Zellkonstanz bei Rotatorien, Gastrotrichen und Tardigraden

Von

KLAUS IMMELMANN (Wiesbaden)

Zwei kleinere Gruppen der Protostomier haben unabhängig voneinander eine sonst im Tierreich in diesem Ausmass unbekannte Eigenschaft entwickelt: Der Körper und auch manche Organe ihres Körpers bestehen bei allen Individuen einer Art aus einer streng festgelegten, stets gleich grossen Anzahl von Zellen. Es sind dies die Klassen der Rotatorien und Gastrotrichen, das heisst Nemathelminthen, einerseits, und der Stamm der Tardigraden, also Arthropoden, andererseits. So besitzt das Rädertier *Epiphanes senta* stets 959 Zellen bzw. Zellkerne, davon unter anderen 183 Gehirnzellen, 91 Kaumagen- und 28 Protonephridialkerne (vgl. KÄSTNER, 1954, S. 185ff.). Frühzeitig hören bei allen Rotatorien in der Embryonalentwicklung die Zellteilungen auf, Wachstum und Weiterentwicklung erfolgen von diesem Zeitpunkt an ausschliesslich durch Streckungswachstum und Zellverschiebung. Dadurch entsteht ein konstantzelliger Organismus, der etwa 900 bis 1000 Zellen umfasst (REMANE, 1950). Obgleich die Tatsache der Zellkonstanz seit langem bekannt ist, fehlt es bislang an einer Deutung dieser auffallenden Erscheinung. Ein solcher Deutungsversuch soll nachfolgend auf Grund der Forschungsergebnisse der modernen Abstammungslehre unternommen werden.¹⁾

Sowohl bei den Rotatorien als auch bei den Tardigraden handelt es sich um weitgehend vereinfachte Reduktionsformen. Dabei sind die Rotatorien an eine pelagische Lebensweise und die Fortbewegung durch Zilienschlag, die Tardigraden aber an das Leben in Kleinstbiotopen und eine kriechende Fortbewegungsweise angepasst. Beide Gruppen umfassen die kleinsten überhaupt bekannten Metazoen, die die Körpergrösse der grössten Einzeller bei weitem unterschreiten. Es ist daher anzunehmen, dass die zweimalige, völlig unabhängige Entwicklung der auffallenden Zellkonstanz in ursächlichem Zusammenhang steht mit der durch Lebensweise und Biotopbindung erforderlich gewordenen Reduktion der Körpergrösse.

RENSCH (1954, S. 180ff.) beschreibt «Gesetzmässigkeiten in der morphologischen und physiologischen Abwandlung des Bauplanes von Tieren bei sukzessiven Körpergrössenänderungen, die durch Wachstumsallometrien und körpergrössenabhängige Selektionswirkungen verursacht werden». Derartige Bauplanänderungen treten bei Zu- und Abnahme der Körpergrösse auf und werden

¹⁾ Fräulein Dr. E. DORN, Mainz, Herrn Dr. D. BACKHAUS, Frankfurt, und Herrn PD Dr. R. BRAUN, Mainz, danke ich für die Durchsicht des Manuskriptes und manchen wertvollen Hinweis.

um so stärker, je mehr diese sich dem möglichen Maximum bzw. Minimum nähert. Dabei ist die untere Grössengrenze bei den Metazoen je nach der Organisationshöhe, das heisst dem Grad der Differenzierung, durch den zellulären Aufbau des Körpers bedingt. So schreibt RENSCH: «Bekanntlich können Zellen nicht beliebig vergrössert oder verkleinert werden, weil Kern und Zytoplasma in einer funktionell durch Stoffwechsel und Genwirkung bestimmten Korrelation stehen und weil der Kern bis zum gewissen Grade durch die Grösse der Chromosomen und daher auch durch die Zahl und die Grösse der Gene bestimmt wird. Diese letztlich molekular bedingte Begrenzung der Zellgrösse bestimmt auch die Grösse einzelner Organe, die ein Minimum an Zellzahl nicht unterschreiten können, und damit die Körpergrösse. Bei der Annäherung an die phylogenetisch erreichbare untere Grössengrenze fallen meist auch mancherlei Sonderstrukturen und Sonderorgane fort, das heisst es findet eine Reduktion auf die unerlässlichen Strukturen statt.»

Zweifellos ist auch bei den hier erwähnten Tiergruppen in Zusammenhang mit ihrer Lebensweise ein starker Selektionsdruck zugunsten einer zunehmenden Verringerung der Körpergrösse wirksam. Besonders stark muss sich dieser Selektionsdruck auf die Rotatorien auswirken, die dementsprechend in der Entwicklung der Zellkonstanz am weitesten fortgeschritten sind. Während nämlich für die Urformen der Rotatorien eine kriechende Lebensweise in der Litoralzone der Gewässer anzunehmen ist (WESENBERG-LUND, 1930, S. 201f.), entwickelten sich von hier aus freischwebende, langsam rotierende Organismen. Die höchstevoluierten Rotatorien leben rein pelagisch. Dieser Übergang erforderte eine Änderung in der Lokomotionsweise. Die ursprüngliche, egelartig kriechende Fortbewegungsweise, die noch heute einigen primitiven, wurmförmigen *Seisonidea* und *Bdelloidea* eignet, wurde aufgegeben zugunsten der schwimmenden Fortbewegung durch Wimpern. Dabei kann der Zilienschlag gleichzeitig der Lokomotion und dem Herbeistrudeln von Nahrungspartikeln dienen.

JENSEN (1893) konnte in überzeugenden Versuchen an Paramecien nachweisen, dass der Zilienschlag in der Regel eine Kraft entwickelt, die ausreichend ist, um einen Körper bis zur Körpergrösse von etwa 2,25 mm im Wasser aktiv fortzubewegen. Je kleiner das betreffende Tier ist, desto wirkungsvoller ist jedoch der Zilienschlag. Für die Körperlänge von Planktontieren mit Zilienfortbewegung stellen somit diese 2,25 mm ungefähr die tragbare obere Grössengrenze dar. Diese Körpergrösse wird von keinem zilientragenden Einzeller überschritten. Sie ist andererseits innerhalb der Metazoen mehrfach unabhängig voneinander wieder unterschritten worden, wodurch den betreffenden Formen erneut die Fortbewegung durch Zilien ermöglicht wurde. Das gilt in besonderem Masse für verschiedene pelagische Larvenformen, insbesondere *Trochophora* und *Miracidium*, deren Körpergrösse die angegebene Grössengrenze erheblich unterschreitet; ferner für einige rhabdocoele Turbellarien (grössere Turbellarien können sich mit Hilfe ihres Wimperkleides nur noch gleitend, nicht aber freischwimmend fortbewegen) sowie für das Männchen des Echiuriden *Bonnellia viridis*.

Auch die Rotatorien mussten vor dem Übergang von der kriechenden zur pelagischen Lebensweise die Körpergrösse von 2,25 mm unterschreiten. In der Tat sind alle freischwebenden Süswasserrotatorien kleiner als 2,25 mm. Für Salzwasserformen ist infolge der grösseren Viskosität des Wassers auch eine etwas grössere Körperlänge noch tragbar (W. OSTWALDTsche Regel). – Es wäre denkbar, dass auch die Zyklomorphose der planktonischen Süswasserrotatorien mit der Erhaltung der Schwimmfähigkeit in Zusammenhang steht. Doch sprechen neuere Befunde im allgemeinen gegen eine nähere Beziehung zwischen der Viskosität des Wassers und der Ausbildung von Schwebfortsätzen bei Rotatorien (KÄSTNER, 1954).

Fassen wir die Rotatorien, wie es allgemein geschieht, als Reduktionsformen wurmartiger Vorfahren auf, so wird die Wirkung der auf eine Verminderung der Körpergrösse hinwirkenden Selektion besonders verdeutlicht. Im Bauplan der rezenten Rotatoria lassen sich folgende Auswirkungen dieser Selektion feststellen:

1. Bei allen Körperorganen findet eine Reduktion auf die unerlässlichen Strukturen statt (vgl. RENSCH, loc. cit.). Der einheitliche Hautmuskelschlauch der übrigen Nematelminthen ist in einzelne Faserzüge aufgelöst. Die Zahl der Protonephridien ist auf eins reduziert. Die Gonaden sind zumeist unpaar, ihre Ausführgänge einfach. Keim- und Nährbezirk liegen im Gegensatz zu den übrigen Nematelminthen nicht in getrennten Organen, sondern innerhalb des Ovars; doch machen hier die primitiven und relativ grossen *Seisonidea* eine Ausnahme. Der Eizelle werden Nährstoffe in Form von Dottermaterial, nicht aber als Dotterzellen – wie bei den übrigen Nematelminthen – beigegeben. Atemorgane und Blutgefäßsystem fehlen völlig. Schon diese Konstruktionsänderungen lassen die erstrebte Verkleinerung des Gesamtorganismus erkennen.

2. Eine weitere Einsparung von Zellen ist vermutlich erreichbar, wenn sich die Ausführöffnungen von Darm, Protonephridien und Gonaden zu einer Kloake vereinigen, wie es bei allen Rotatorien der Fall ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung können Enddarm und After vollständig rückgebildet werden (*Asplanchna*). Die Ausbildung einer echten Kloake bei den Rotatorien stellt innerhalb der Nematelminthen eine Ausnahme dar, lediglich bei den Nematoden sind die Ausführöffnungen von Darm und Gonaden vereinigt.

3. Eine zusätzliche Verkleinerung wird durch das Verschmelzen von Zellen zu Synzytien möglich. Es können hierdurch die Zellwände und randliche Plasmabezirke eingespart werden. Tatsächlich bestehen die meisten Gewebe der Rotatorien aus Synzytien, wobei die Zahl der Zellkerne sowie ihre Lage stets konstant ist.

4. Für die Weibchen sind die Möglichkeiten zur Reduktion der Körpergrösse damit erschöpft. Eine weitere Verkleinerung ist dagegen bei den Männchen möglich. Einzige Aufgabe der Männchen ist die Begattung der Weibchen. Ihre Lebensdauer kann daher auf wenige Tage beschränkt werden. Während für die weiblichen Rotatorien eine durchschnittliche Lebensdauer von zwei bis drei

Monaten angegeben wird, werden die Männchen in der Regel nur 1½ bis 4 Tage alt. Damit entfällt die Notwendigkeit der Nahrungsaufnahme, und der gesamte Darmtraktus kann der Reduktion verfallen. Auch das Räderorgan kann vereinfacht werden, da es nur noch zur Fortbewegung, nicht aber zum Herbeistrudeln von Nahrung dient. Aus diesem Grunde kann die auf möglichste Kleinheit zielende Selektion bei den männlichen Rotatorien eine noch weitere Verminderung der Körpergrösse herbeiführen; es entstehen Zwergmännchen. Diese treten stets bei den hochevoluierten, freischwimmenden *Monogononta* auf, während bei den primitiven, kriechenden *Seisonidea* Männchen und Weibchen gleich gestaltet sind. Ein neuer Beweis, dass gerade die pelagischen Rotatorien auf besondere Kleinheit selektioniert werden. Nach WESENBERG-LUND (1939) sind Zwergmännchen für Parasiten charakteristisch, ihr Auftreten bei den freilebenden Rotatorien ist nicht erklärbar. Durch die Annahme, dass bei den Rotatorien eine geringe Körpergrösse tatsächlich einen Selektionsvorteil bedeutet, ist jedoch auch hier die Ausbildung von Zwergmännchen heute biologisch deutbar.

Selbst diejenigen Männchen jedoch, die keine besonderen Organreduktionen aufweisen und in ihrer Organisation den Weibchen gleichen, also dieselbe Zellenzahl besitzen, erreichen niemals die Grösse der Weibchen (WESENBERG-LUND, 1930). Dieser Grössenunterschied ist wiederum nur möglich, wenn bei den Männchen auch jede einzelne Zelle kleiner ist als bei den Weibchen. Und zwar dürfte es die Kleinheit des y-Chromosoms und die dadurch bedingte geringere Grösse des Zellkerns sein, die es auf Grund der Kern-Plasma-Relation ermöglicht, dass die männlichen Zellen die Grösse der Weibchenzellen geringfügig unterschreiten. Damit wird eine gewisse Verkleinerung des Körpers erreicht, ohne den zellulären Aufbau des Gesamtorganismus zu stören (vgl. RENSCH, loc. cit.). Hierin ist ein neuerlicher Beweis dafür zu erblicken, dass die Selektion bei freischwimmenden Rotatorien tatsächlich an der Kleinheit ansetzt. Nach WESENBERG-LUND (loc. cit.) ist die Reduktion der Männchen um so weiter fortgeschritten, je mehr sich die betreffende Art vom Substrat gelöst hat.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass auf alle freischwimmenden Rotatorien ein starker Selektionsdruck zugunsten einer Verminderung der Körpergrösse einwirkt. Ihr ist jedoch durch den zellulären Aufbau des Körpers und die für jedes Organ erforderliche Mindestzahl von Zellen eine untere Grenze gesetzt. Bei der Unterschreitung dieser unteren Zellenzahl kommt es zu Störungen in der Entwicklung des Organismus und damit zu einer negativen Selektion. Es ist daher anzunehmen, dass in der heutigen Zellenzahl der rezenten Rotatorien schlechthin die kleinstmögliche Zahl erreicht ist und dass sich ihre auffallende Zellkonstanz auf einer streng festgelegten Grenze zwischen dem positiven Selektionswert der Kleinheit und dem negativen Selektionsdruck einer gestörten Harmonie im Gesamtaufbau des Organismus eingeschrieben hat.

Ähnliche Reduktionserscheinungen lassen sich innerhalb der Klasse der Gastrotreichen feststellen, bei denen teilweise ebenfalls Zellkonstanz auf-

tritt. Allerdings haben sich erst wenige Gastrotrichen mehr oder minder vom Substrat gelöst und eine Fortbewegungsweise mit Hilfe des Wimperschlages entwickelt. Dementsprechend sind weder die Reduktionserscheinungen noch die Zellkonstanz so ausgesprochen wie bei den Rotatorien. Es ist daher anzunehmen, dass die Gastrotrichen den primitiven, wurmförmigen Vorfahren der Rotatorien noch relativ nahestehen, dass jedoch die Entwicklungsrichtung und die bei der Ausbildung der Zellkonstanz wirkenden Mechanismen grundsätzlich die gleichen sind. Für eine relativ ursprüngliche und damit zentrale Stellung der Gastrotrichen sprechen auch ihre zahlreichen morphologischen Beziehungen zu allen übrigen Klassen der Nemathelminthen (KÄSTNER, S. 192).

Völlig unabhängig von den Rotatorien ist es in der Verwandtschaft der Artikulaten bei den Tardigraden noch einmal zur Ausbildung einer Zellkonstanz gekommen. Wiederum handelt es sich um ausgesprochene Kleinstformen, deren grösste Art, *Macrobotus hufelandii*, eine maximale Körperlänge von 1,2 mm erreicht. In der Lebensweise freilich besteht ein grundsätzlicher Unterschied zu den Rotatorien: Tardigraden können nicht schwimmen, sondern bewegen sich mit Hilfe ihrer vier «Bein»paare kriechend auf Moos- und Algenteilen fort. Dennoch kann angenommen werden, dass bei den Tardigraden in gleicher Weise die Selektion an einer Verminderung der Körpergrösse ansetzt wie bei den Rotatorien, und zwar aus folgenden Gründen:

Nach KÄSTNER (S. 468) stellt die Strandzone des Meeres den primären Biotop der Tardigraden dar. An diesem Lebensraum halten die primitiven Heterotardigraden bis heute fest. Von hier aus folgte eine Besiedlung zunächst der zeitweilig trockenfallenden Gezeitenbezirke und schliesslich die Spezialisierung auf temporäre Wasseransammlungen, wie Flechten- und Moospolster, Dachrinnen, Polster von Blütenpflanzen usw. Damit handelt es sich bei den höchstevoluier-ten Tardigraden um Bewohner ausgesprochener Kleinstbiotope, für deren Besiedlung die Verminderung der Körpergrösse vorteilhaft sein muss, zumal sie auch die Ernährungsweise der Tardigraden, das Anstechen und Aussaugen von Pflanzenzellen, begünstigt. Damit hat aber die auf möglichste Kleinheit gerichtete Selektionswirkung bei Rotatorien und Tardigraden verschiedene Ursachen. Bei den Rädertieren erleichtert sie die Fortbewegung durch Zilienschlag und verhindert ein Absinken des Körpers, bei den Tardigraden begünstigt sie die Besiedlung und Ausnutzung auch der kleinsten Wasseransammlungen.

Tatsächlich lassen sich bei den Tardigraden in bezug auf ihre Reduktionserscheinungen geradezu erstaunliche Konvergenzen zu den Rotatorien nachweisen. Wiederum ist der einheitliche Hautmuskelschlauch anderer Artikulaten in einzelne Fasern aufgelöst. Der Darmkanal besitzt keine Anhänge. Die beim Embryo angelegten Dissepimente der Leibeshöhle werden frühzeitig wieder abgebaut. Atem- und Zirkulationsorgane sowie Nephridien fehlen. Die Gonaden sind unpaar, die Ausführgänge einfach. Bei den Eutardigraden wird durch Ausbildung einer Kloake wiederum eine Körperöffnung eingespart, während bei den primitiven Heterotardigraden noch eine gesonderte Geschlechtsöffnung besteht. Lediglich die Bildung von Synzytien ist bislang bei den Tardigraden nicht festgestellt worden. Dagegen sind auch bei ihnen die Männchen zumeist

kleiner als die Weibchen, es besteht dementsprechend die gleiche Tendenz zur Ausbildung von Zwergmännchen wie bei den Rotatorien.

Aus den angeführten Tatsachen geht hervor, dass auch bei den Tardigraden die Verminderung der Körpergrösse einen starken positiven Selektionswert besitzen muss. Daraus kann gefolgert werden, dass die Zellkonstanz der Tardigraden wiederum aus dem Kompromiss zwischen einer möglichst weitgehenden Verminderung der Körpergrösse und den Erfordernissen der Harmonie des Gesamtorganismus hervorgegangen ist. Es handelt sich somit um eine echte Konvergenzerscheinung zu den Rotatorien. Während jedoch im Verwandtschaftskreis der Nematelminthen eine allgemeine Neigung zur Zellkonstanz bei bestimmten Organen besteht und die Rotatorien gleichsam nur die extreme Ausbildung und Weiterentwicklung dieser Tendenz zeigen, handelt es sich bei der Zellkonstanz der Tardigraden um eine absolute Ausnahmeerscheinung, die innerhalb der Artikulaten völlig vereinzelt dasteht.

Abschliessend sei bemerkt, dass ein ursächlicher Zusammenhang auch zwischen der ontogenetischen Entwicklung der betreffenden Tiergruppen und ihrer Zellkonstanz bestehen muss. Das eingangs erwähnte frühzeitige Aufhören aller Zellteilungen in der Embryonalentwicklung setzt voraus, dass die Determination aller Organanlagen sehr früh erfolgt, die Art entwicklungsgeschichtlich mithin dem Mosaiktyp zuzurechnen ist. Damit mag der Schluss zulässig sein, dass den namentlich von den Deuterostomiern repräsentierten Regulationstypen der Embryonalentwicklung die Ausbildung derartiger Reduktionsformen grundsätzlich verwehrt sein muss.

Ich möchte betonen, dass die aufgezeigten Zusammenhänge lediglich für eine Deutung der Zellkonstanz von Rotatorien, Gastrotrichen und Tardigraden ausreichen. Auch ausserhalb dieser Tiergruppen tritt gelegentlich in geringerem Umfang Konstanz in der Zellenzahl einzelner Organe oder Organteile auf, so bei den parasitischen Nematoden und im Gehirn der Wirbeltiere.

Diese Zellkonstanz ist der hier versuchten Deutung jedoch nicht zugänglich.

Zusammenfassung

Es wurde versucht, die Zellkonstanz der Rotatorien und Tardigraden vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus zu erklären. Bei beiden Gruppen handelt es sich um ausgesprochene Reduktionsformen, die auf möglichst geringe Körpergrösse selektioniert werden. Dieser Selektion ist durch den zellulären Aufbau des Körpers und die durch Kern-Plasma-Relation bedingte Mindestgrösse jeder Zelle eine untere Grenze gesetzt. Auf der Grenze zwischen positivem Selektionswert der Kleinheit und negativem Selektionsdruck einer gestörten Harmonie der Körperorgane hat sich die Zellkonstanz entwickelt. Die Zellkonstanz von Rotatorien und Tardigraden ist eine echte Konvergenzerscheinung. Bei den Gastrotrichen scheinen ähnliche Mechanismen zur Entwicklung einer Zellkonstanz wirksam zu sein.

Literaturverzeichnis

- KÄSTNER, A. (1954 ff.): Lehrbuch der speziellen Zoologie, Teil 1. G. Fischer, Jena.
- JENSEN, P. (1893): Die absolute Kraft der Flimmerzelle. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, 53. Bd.
- MARCUS (1929): Tardigrada. In: Bronns Klassen und Ordnungen, 5. Bd., 4. Abt.
- REMANE, A. (1929): Rotatoria. In: Grimpe, Tierwelt der Nord- und Ostsee.
- (1929—1933): Rotatoria. In: Bronns Klassen und Ordnungen, 4. Bd., 2. Abt.
- (1932): Gastrotricha. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 2.
- (1935): Gastrotricha. In: Bronns Klassen und Ordnungen, 4. Bd., 2. Abt.
- (1950): Rotatoria und Gastrotricha. In: Handbuch der Biologie, Bd. 6.
- RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Ferd. Enke, Stuttgart.
- RICHTERS, F. (1936): Tardigrada. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 3.
- WESENBERG-LUND, C. (1923—1930): Contributions to the Biology of the Rotifera. Teil 1 und 2. Andr. Ferd. Høst & Sohn, Kopenhagen.
- (1933): Rotatoria. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 2.
- (1939): Tardigrada. In: Biologie der Süßwassertiere.