

## Die Cytologie der Parthenogenese bei dem Tardigraden *Hypsibius dujardini*

DIETER AMMERMANN

Zoologisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 22. September 1967

*Abstract.* *Hypsibius dujardini* DOY. (*Articulata*, *Tardigrada*) shows obligatory parthenogenesis under given cultivating conditions. Males were never found. The first meiotic division reduces the number of chromosomes; the ( $2n=10$ ) chromosomes are divided between a small polar body and the egg nucleus. Prior to the second division the dyads divide, thus restoring the diploid number. A diploid polar body is formed subsequent to the second division. After the egg nucleus has moved toward the center of the egg, the cleavage divisions begin. — During meiosis II and the first cleavage divisions the chromosomes can develop into "large chromosomes" which presumably consist mostly of RNA. No "large chromosomes" are found after the seventh cleavage division. Sometimes a plate of coloured material ("elimination chromatin") can be observed between the anaphase daughter plates of the first cleavage divisions. In this case the chromosomes are always small.

### Einleitung

Schon lange wird vermutet, daß bei einigen Tardigraden-Arten Parthenogenese vorkommen kann. Vor allem bei Formen, die im Moos leben, sind Männchen selten zu finden. Aber auch bei Arten, die im Süßwasser vorkommen, wechselt das Zahlenverhältnis Männchen:Weibchen im Laufe eines Jahres oft erheblich (Zusammenfassung: MARCUS, 1929 a). Da aber lange Zeit alle Versuche, Tardigraden zu kultivieren, fehl-schlagen, blieb diese Frage offen. BAUMANN (1961) gelang es dann, *Hypsibius convergens* in Kultur zu nehmen. Während er für diese Art Parthenogenese ausschließen konnte, ließ sich eine solche bei *Hypsibius dujardini*, dessen Kultivierung ungefähr zur gleichen Zeit gelang, nachweisen (AMMERMANN, 1962). Es konnte festgestellt werden, daß es sich um eine diploide Parthenogenese handelt, jedoch blieben einige cyto-logische Vorgänge unklar. In der vorliegenden Arbeit wird daher die Reifung der unbefruchteten Eier von *Hypsibius dujardini* genauer beschrieben.

Es war beabsichtigt, vergleichend die Reifung und Entwicklung befruchteter Eier bisexueller Formen zu untersuchen. Leider gelang mir ihre Beschaffung nicht. Deshalb werden in diesem Falle Angaben früherer Arbeiten herangezogen. Die meisten Beobachtungen zur Ei-reifung teilt v. WENCK (1914) in ihrer Arbeit über die Oogenese von *Macrobotus lacustris* (nach MARCUS, 1929 a, wahrscheinlich synonym

mit *Hypsibius dujardini*) mit. Einige Angaben zu den Reifeteilungen von *Hypsibius convergens* kann man der Arbeit von MARCUS (1929 b) entnehmen.

Inzwischen wurde bei weiteren Tardigradenarten, bei *Milnesium tardigradum* (BAUMANN, 1964) und *Macrobiotus dispar* (AMMERMANN, unveröffentlicht) ebenfalls Parthenogenese festgestellt. Über die dabei ablaufenden cytologischen Prozesse ist noch nichts bekannt.

### Material und Methoden

Die Tiere der vorliegenden Untersuchung stammen alle von einem Weibchen ab, das im Mai 1961 einer Rohkultur aus dem „Anlagensee“ in Tübingen entnommen wurde<sup>1</sup>. Als Futter und zugleich als Substrat sind verschiedene Algen geeignet. Sie müssen nur fest am Boden des Boverischälchens sitzen und somit den Tieren Gelegenheit zum Laufen geben. Diese Bedingung erfüllten einige chlorococcale Algen, die aus verschiedenen Proben isoliert wurden, am besten. Es handelt sich wahrscheinlich um *Chlorella*-Arten. Als Kulturlösung fand eine verdünnte Erdabkochung (nach Hämmerling, abgewandelt) Verwendung.

Die Kulturen wurden, soweit nichts anderes vermerkt, bei Temperaturen zwischen 21° C und 23° C gehalten. Alle vier Tage erhielten die Tiere frisches Wasser. Nach 14 Tagen wurden die Tardigraden aus ihren Kulturschälchen, in denen sich inzwischen der Algenbelag durch das Herumlaufen der Tiere gelöst hatte, in neue Boverischalen mit einem etwa vier Wochen alten Algenrasen übertragen.

Die Eiablage ist stets mit einer Häutung des Muttertieres verbunden, und die Eier werden in die Exuvie abgelegt. Sie hält die Eier, die innerhalb eines Geleges jeweils gleich weit entwickelt sind, zusammen. Als Fixierungsmittel bewährten sich die Gemische nach Bouin-Allen, Petrunkevitch und Susa am besten. Die Gelege wurden nach Fixierung und anschließender Wässerung in Agar eingebettet. Anschließend wurde der Agarblock in der üblichen Weise mit Paraffin durchtränkt und geschnitten (Schnittdicke 5  $\mu$ ). Zur Färbung bewährte sich Hämatoxylin nach Heidenhain.

Die Darstellung der Chromosomen mit Hilfe der Feulgen-Reaktion ist schwierig. Am besten gelang sie bei 5  $\mu$  dicken Schnitten nach einer Fixierung mit Alkohol-Eisessig 3:1. Die Plasma-Strukturen allerdings bleiben bei dieser Behandlung schlecht erhalten.

### Ergebnisse

*Hypsibius dujardini* besitzt diploid 10 vermutlich telokinetische Chromosomen. Diese Zahl läßt sich feststellen, wenn man die während der Embryonalentwicklung ablaufenden Mitosen, besonders deren Metaphaseplatten, untersucht (Abb. 1). Verwandte Arten haben ähnliche Chromosomenzahlen. So wurden bei *Macrobiotus lacustris* (= *Hypsibius dujardini* ?) 10 (v. WENCK, 1914), bei *Hypsibius convergens* 12 Chromosomen (MARCUS, 1929 b) gefunden.

Etwa eine Stunde vor der Eiablage stellt das Weibchen seine Bewegungen ein. Im lebenden Tier lassen sich die im Ovar liegenden Eier

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. E. MARCUS, São Paulo, bin ich für eine Nachbestimmung der Tiere sehr dankbar.

mit den im Durchmesser etwa  $6\ \mu$  großen Eikernen gut erkennen. Schnitte zeigen, daß der Eikern neben anfärbbaren dünnen Fäden einen im Durchmesser  $3\ \mu$  großen Nucleolus enthält.

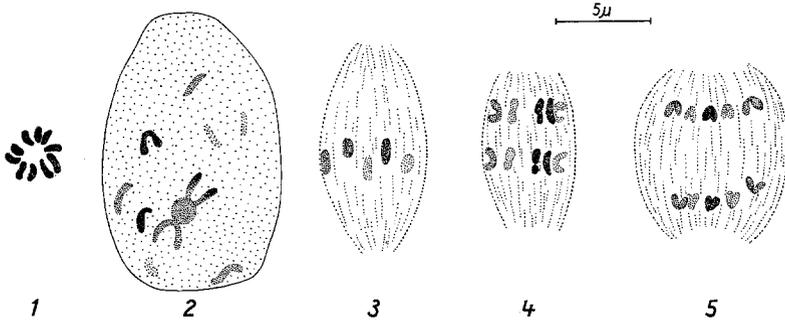


Abb. 1. Metaphaseplatte einer Blastula-Zelle (Petrunkevitch). Abb. 2. Kern einer Oocyte, Prophase I (Susa). Abb. 3. Metaphase I (Susa). Abb. 4. Anaphase I (Bouin-Allen). Abb. 5. Anaphase I (Stieve)

Ein Anschwellen des Eikerns leitet die Prophase I ein. Ungewöhnlich spät, erst kurz vor der Auflösung des Nucleolus und der Kernmembran, werden die 10 Chromosomen deutlich erkennbar. Sie sind in diesem Stadium, das wohl der Diakinese entspricht, noch ungepaart. Manchmal kann man sehen, daß zwei — wahrscheinlich homologe — Chromosomen an dem kleiner werdenden Nucleolus hängen (Abb. 2). Nach seiner Auflösung paaren sich die Chromosomen. Einzelheiten sind nicht erkennbar, da die Chromosomen zu klein (um  $2\ \mu$ ) sind.

Zu Beginn der Metaphase I wird eine kleine Spindel ausgebildet. Ein Centriol ließ sich nicht auffinden. Innerhalb der Spindel ordnen sich die 5 Bivalente zu einem Ring an (Abb. 3, 6). In diesem Stadium wird das Ei abgelegt. Es rundet sich danach sofort ab und hat nun einen Durchmesser von etwa  $40\ \mu$ . Anschließend wandert die Spindel mit der Metaphaseplatte an die Eioberfläche und stellt sich dort senkrecht zu ihr ein. Mit Beginn der Anaphase wird die Spindel breiter und kürzer. Die Abb. 4 und 5 zeigen das Auseinanderrücken von zwei Tochterplatten mit je 5 Dyaden. Auf der Abb. 5 erkennt man besonders deutlich die Dyaden mit den am Kinetochor zusammenhängenden Chromatiden.

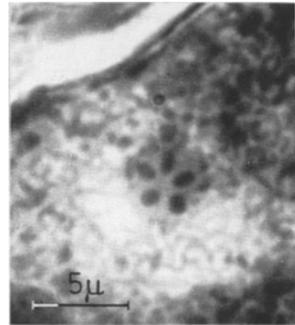


Abb. 6  
Metaphase I (Bouin-Allen)

Der am Eirand gelegene Telophasekern bildet zusammen mit einer kleinen Menge dotterfreien Plasmas den ersten Richtungkörper. Er

wird nicht aus dem Ei ausgestoßen und ist deshalb in weiterentwickelten Eiern schwer zu finden. Lediglich ein Präparat zeigt zwei besonders große Richtungskörper mit je 5 Chromosomen (Abb. 7). Das deutet darauf hin, daß sich der erste Richtungskörper manchmal noch einmal teilt. Bei den bisher untersuchten Arten fanden v. WENCK (1914) und MARCUS (1929 b), daß sich der erste Richtungskörper häufig noch einmal teilt. Allerdings handelte es sich hierbei um befruchtete Eier.

Sehr interessant ist die weitere Entwicklung des im Ei verbliebenen Kerns. Er bildet zunächst eine Kernmembran aus, geht aber dann nicht

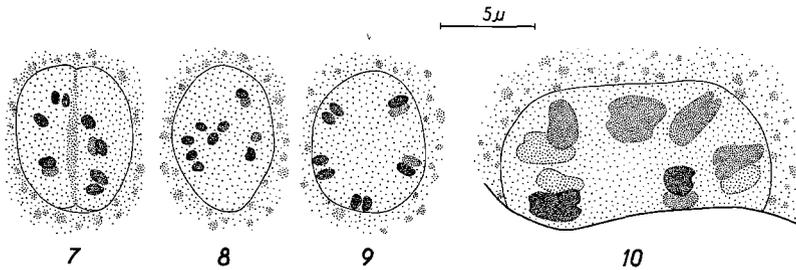


Abb. 7. Zwei Richtungskörper (Susa). Abb. 8—10. Beginn der 2. Reifeteilung, Aufspaltung der Chromosomen (Bouin-Allen)

in ein Interphasestadium über. Vielmehr zerfallen jetzt die 5 Dyaden in die 10 Tochterchromatiden. Damit hat der Kern wieder die diploide Anzahl Chromosomen (Abb. 8—10). Auf den Abbildungen erkennt man, daß die Chromosomen klein (Abb. 9) oder groß (Abb. 10) sein können. Diese Eigentümlichkeit von *Hypsibius dujardini*, die auch in den weiteren 5—6 Teilungen zu beobachten ist, wird später im Zusammenhang dargestellt.

Die 10 Chromosomen bleiben zunächst noch in 5 Paaren beieinander liegen. Schließlich, nach der Auflösung der Kernmembran, ordnen sie sich ringförmig an und bilden eine Metaphaseplatte (Abb. 11, 12). In der sich anschließenden Anaphase wandern zwei aus je 10 Chromosomen bestehende Tochterplatten an die beiden Spindelpole (Abb. 13—15). Der am Eirand gelegene Telophasekern wird zusammen mit etwas Plasma als zweiter Richtungskörper ausgestoßen. Seine Bildung zeigt, daß es sich bei der eben beschriebenen Teilung um die zweite Reifeteilung gehandelt hat. Der im Ei verbliebene Kern wandert in das Ei-innere. Anschließend beginnen die Furchungsteilungen, die genau so verlaufen, wie es v. WENCK (1914) für befruchtete Eier beschrieben hat.

Die Größe der Chromosomen ist in den Eiern eines Geleges stets etwa gleich. In verschiedenen Gelegen aber zeigen die Chromosomen in Kernteilungsfiguren von der zweiten Reifungsteilung ab bis hin zu der

5. bis 7. Furchungsteilung häufig bemerkenswerte Größenunterschiede von Gelege zu Gelege. Einige Abbildungen verdeutlichen dies: Die Abb. 9 und 10 zeigen zwei Eikerne von Eiern verschiedener Gelege am Ende der Endomitose vor der zweiten Reifeteilung, die Abb. 11 und 12 zeigen zwei Metaphaseplatten der zweiten Reifeteilung, die Abb. 13—15 schließlich lassen dieselben Verhältnisse bei der Ana- und Telophase II erkennen. In Abb. 16 sind Größenunterschiede in den beiden Tochterkernen der zweiten Reifeteilung erkennbar. In diesem Fall sind die Chromosomen des Eikerns wohl erst während der Anaphase angeschwollen, während die des Richtungskörpers ihre ursprüngliche Größe beibehalten haben. Dafür spricht, daß die Eikern-Chromosomen nach der Abschnürung des Richtungskörpers häufig noch ein zweites Mal stark an Volumen zunehmen (Abb. 17) und dann auch im lebenden Ei leicht zu erkennen sind.

In der Zeit von der Endomitose bis zur 5. bis 7. Furchungsteilung kann man also stets Eier mit großen oder mit kleinen Chromosomen finden. Von der 7. Furchungsteilung an kommen in den Eiern nur noch die in Abb. 1 dargestellten kleinen Chromosomen vor. v. WENCK beobachtete bei befruchteten Eiern nur in den ersten Furchungsteilungen große Chromosomen (von ihr Karyomeren genannt). Das Auftreten großer Chromosomen schon in der zweiten Reifeteilung ist also vielleicht eine Eigentümlichkeit, die bei *Hypsibius dujardini* nur während der Parthenogenese auftritt.

Eine offene Frage ist, ob das Anschwellen der Chromosomen irgendwann während der erwähnten 6—8 Teilungen funktionell bedeutsam ist oder ob sich die Eier auch ohne ein vorübergehendes Anschwellen der Chromosomen entwickeln können. Da bei *Hypsibius dujardini* diese Chromosomenvergrößerung nicht synchron verläuft, vielmehr in jedem Stadium der 6—8 Teilungen große und kleine Chromosomen gefunden werden können, ist diese Frage nur zu beantworten, wenn man das Verhalten der Chromosomen einzelner Eier während der ganzen Entwicklung verfolgt. Das war bisher aus methodischen Gründen nicht möglich, denn

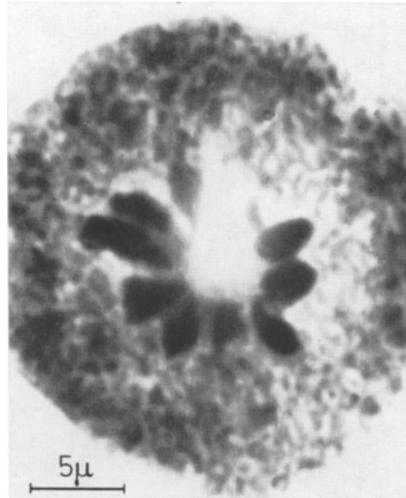


Abb. 11. Metaphase II. 2 Chromosomen liegen außerhalb des Schärfebereiches (Alkohol-Eisessig 3:1)

durch Druck abgeflachte Eier entwickeln sich nicht weiter, in ungequetschten Eiern sind aber die Chromosomen nur selten zu erkennen.

Es muß festgehalten werden, daß die großen Chromosomen im Teilungsverhalten keinen auffallenden Unterschied zu den kleinen Chromosomen erkennen lassen. Sie können sich also — anders als die ihnen in gewisser Weise ähnlichen Karyomeren — teilen.

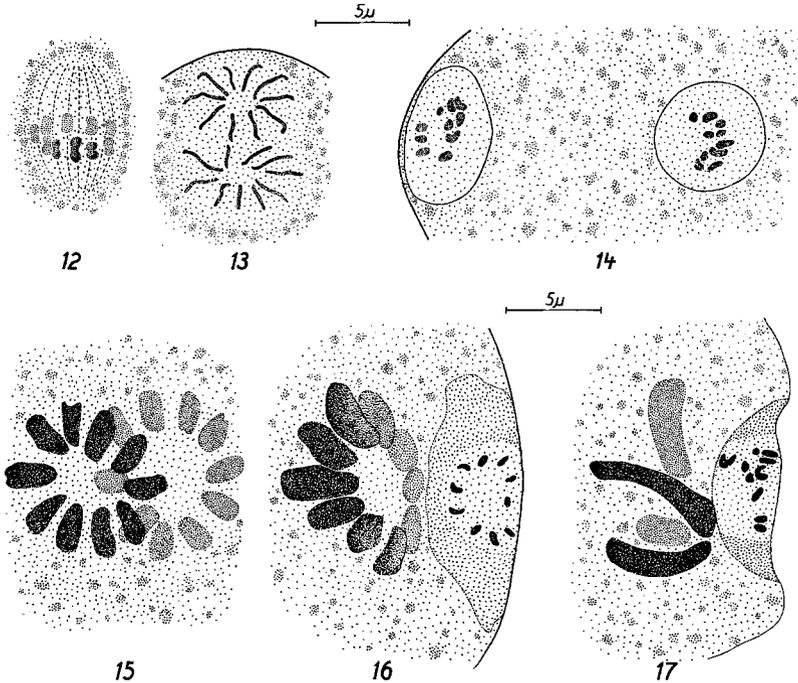


Abb. 12. Metaphase II (Bouin-Allen). Abb. 13. Anaphase II (Susa). Abb. 14. Telophase II (Petrunkevitch). Abb. 15. Anaphase II (Bouin-Allen). Abb. 16. Abschnürung des Richtungkörpers nach der Anaphase II (Bouin-Allen). Abb. 17. Anschwellen der im Ei verbleibenden Chromosomen (nur 4 gezeichnet, 10 vorhanden) im Anschluß an die Telophase II (Susa)

Die großen Chromosomen sind nicht, wie man vielleicht vermuten könnte, bei der Fixierung und der weiteren Behandlung entstandene Artefakte. Häufig fanden sich auf dem gleichen Objektträger nebeneinanderliegende Gelege mit unterschiedlich großen Chromosomen. Die Vorbehandlung spielt also keine Rolle. Die großen Chromosomen lassen sich nach jeder der erwähnten Fixierungen darstellen.

Etwas Licht auf die stoffliche Zusammensetzung der großen Chromosomen werfen noch einige weitere Versuche. Wenn man die Schnitte nach Feulgen anfärbt, sind die kleinen Chromosomen der ersten Reife-

teilung und auch die anderer Teilungen deutlich rot gefärbt. Die großen Chromosomen hingegen sind ungefärbt und nur mit dem Phasenkontrastmikroskop erkennbar. Sie bestehen also nicht vorwiegend aus DNS. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die in ihnen enthaltene DNS fein verteilt ist und die entsprechend schwache Farbreaktion nicht erkannt werden kann. Eine Färbung mit Methylgrün-Pyronin kann die stoffliche Zusammensetzung der großen Chromosomen nicht klären, da das Plasma des Eies sich zu stark rot färbt. Um aber wenigstens einen Anhaltspunkt zu haben, aus welcher Substanz die großen Chromosomen vorwiegend bestehen, wurde folgender Versuch ausgeführt: Zahlreiche Eier wurden mit Alkohol-Eisessig fixiert, geschnitten (Schnittdicke  $5\ \mu$ ) und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Wie stets färbten sich sowohl die großen als auch die kleinen Chromosomen schwarz. Das übrige Plasma blieb — wie immer nach dieser Fixierung — fast ungefärbt. Anschließend wurde das Deckglas wieder abgelöst, und die Schnitte wurden — nach Entfernung aller Farbstoffspuren — mit Ribonuclease (1 mg/ml bei  $37^\circ\text{C}$ , 2 Std) behandelt. Eine erneute Färbung nach Heidenhain ergab, daß die kleinen Chromosomen wie vorher Farbstoff anlagerten, die großen Chromosomen aber nur noch ganz schwach färbbar waren. Man kann danach vermuten, daß sie zum großen Teil aus RNS bestehen.



Abb. 18. Anaphase der zweiten Furchungsteilung (Stieve)

In Anaphasefiguren der zweiten Reifeteilung und besonders der ersten Furchungsteilungen findet man bei einem Teil von ihnen in der Mitte zwischen den beiden Anaphaseplatten eine Region mit anfärbbaren Partikeln. Diese „dritte Platte“ kann nach verschiedenen Fixierungen beobachtet werden. Abb. 18 zeigt eine Anaphase der zweiten Furchungsteilung mit einer derartigen „Platte“. Ihr anfärbares Material scheint aus dünnen, „gekörnten“ Fäden zu bestehen. Sie sind in der Richtung der Spindelfasern geordnet. Für eine genaue Analyse sind die Strukturen zu klein. Es fällt auf, daß stets, wenn eine solche „dritte Platte“ in einer Anaphase-Teilungsfigur zu beobachten ist, die dazugehörigen Anaphase-Chromosomen klein sind. Eine Spindel mit großen Chromosomen konnte nie zusammen mit einer derartigen Platte anfärbbaren Materials gefunden werden.

Die Tardigradenkulturen stehen jetzt seit fast sechs Jahren unter laufender Kontrolle. Niemals konnten während dieser Zeit Kopulationen beobachtet oder Männchen gefunden werden. Um dem Einwand zu begegnen, daß Männchen lediglich übersehen wurden, sind in regelmäßigen Abständen eben geschlüpfte Tiere isoliert worden. Aus ihnen entwickelten sich stets eierlegende Weibchen. Dasselbe gilt für Kulturen, die — zum Teil monatelang — bei 13° C und 4° C gehalten wurden. Für die von mir kultivierten Tiere, die ja einem Klon angehören, ist damit eine obligatorische Parthenogenese aufgezeigt.

Zum Vergleich isolierte ich im März 1963 aus einem Aquarium des Zoologischen Instituts und im Februar 1965 aus einer Rohkultur des Federsees jeweils einige Tiere dieser Art. Auch in diesen Kulturen konnten bis jetzt keine Männchen festgestellt werden.

ERLANDER (1895) und HENNEKE (1911) fanden reichlich Männchen und Weibchen von zwei Tardigradenarten, bei denen es sich vielleicht (s. MARCUS, 1929a) um *Hypsibius dujardini* gehandelt hat. An den Fundorten bei Ludwigshafen, die diese Autoren angeben, konnte ich keine Tardigraden finden. Das mag an den Veränderungen (Abwasserzuleitung) liegen, die diese Biotope inzwischen erfahren haben.

### Diskussion

Alle Autoren, die *Hypsibius dujardini* bisher beobachteten, stimmen darin überein, daß Männchen manchmal häufig, manchmal selten sind, nie aber ganz fehlen. Deshalb war das Auffinden der obligatorischen Parthenogenese bei dieser Art überraschend. Die cytologischen Untersuchungen haben nun gezeigt, daß sich die von mir in Kultur genommenen Tiere offenbar ganz auf diese Art der Fortpflanzung „spezialisiert“ haben. v. WENCK (1914) stellte bei der bisexuellen Form fest, daß nach der Kopulation der Spermakern im Ei liegen bleibt, bis der Eikern die beiden Reifeteilungen durchgeführt hat; dann kommt es zur Karyogamie. Bei den von mir untersuchten Tieren wird aber zwischen den beiden Reifeteilungen bereits die Chromosomenzahl verdoppelt. Der Eikern ist nach der zweiten Reifeteilung also diploid. Es ist schwer vorstellbar, wie bei diesen Verhältnissen eine normale Karyogamie mit anschließender Furchung stattfinden soll. Es müßte dann wohl durch das Eindringen des Spermiums die Aufspaltung der Dyaden zu Beginn der zweiten Reifeteilung unterdrückt werden. Deshalb wäre es interessant, Männchen mit Weibchen meines Klons zur Kopulation zu bringen. Leider gelang es mir bisher nicht, Männchen dieser Art zu finden.

Der cytologische Ablauf der Parthenogenese ist schon bei zahlreichen Tieren untersucht worden (Zusammenfassung: SUOMALAINEN, 1950; NARBEL-HOFSTETTER, 1964). Dabei zeigte sich, daß es verschiedene Möglichkeiten gibt, eine Reduktionsteilung wieder rückgängig — d. h.

einen haploiden Eikern wieder diploid — zu machen. Mit den Verhältnissen, wie ich sie bei *Hypsibius dujardini* beschrieb, lassen sich am ehesten die bei einigen Nematoden der Gattung *Rhabditis* (BĚLAŘ, 1923, 1924; NIGON, 1947, 1949) und die bei einigen Oligochaeten, z. B. bei *Cognettia* (CHRISTENSEN, 1961), vergleichen. Für beide Tiergruppen ist charakteristisch, daß sich am Ende der ersten Reifeteilung die Dyaden in Chromatiden aufspalten. Der Kern enthält dann einen diploiden Chromosomensatz, und da die zweite Reifeteilung unterbleibt, liegt zu Beginn der Furchungsteilung ein diploider Eikern vor. Mit Recht deuten die Autoren diese Aufregulierung der Chromosomenzahl als einen Teil der ansonsten unterdrückten zweiten Reifeteilung.

Die Eireifung von *Hypsibius dujardini* unterscheidet sich von dieser Art der Parthenogenese nun dadurch, daß nach der Aufregulierung zum diploiden Chromosomensatz in der Interkinese der darauf folgende Teilungsschritt noch nicht die erste Furchungsteilung ist, sondern zur Bildung eines zweiten Richtungkörpers führt. Die Chromosomenteilung in der Interkinese kann deshalb nicht als „Überrest“ der zweiten Reifeteilung gedeutet werden. Allerdings wirkt die zweite Reifeteilung bei *Hypsibius dujardini*, da sie den Charakter einer echten Mitose trägt und zwei völlig gleiche Chromosomensätze trennt, sinnlos und reliktiertig.

Zwei Beobachtungen, die oben für die zweite Reifeteilung und die ersten Furchungsteilungen beschrieben wurden, können bisher noch nicht befriedigend erklärt werden. Zum einen handelt es sich um das häufige Auftreten großer Chromosomen. Weiterhin kann man bei manchen Anaphase-Teilungsfiguren zwischen den zwei aus kleinen Chromosomen bestehenden Tochterplatten eine dritte „Platte“ anfärbbaren Materials beobachten.

Diese beiden Befunde können vielleicht folgendermaßen interpretiert werden: Die Chromosomen lagern in einem nicht genau festgelegten Stadium nach der ersten Reifeteilung anfärbbares Material (wahrscheinlich vorwiegend RNS) an und erscheinen dann als große Chromosomen. In einer späteren Teilung geben sie dieses Material wieder ab, und zwar bleibt es ganz oder zum Teil in der Mitte zwischen zwei Anaphaseplatten liegen. Bei anderen Tierarten gewonnene Ergebnisse unterstützen diese Hypothese. So fand SEILER (1914) bei Schmetterlingen, daß während der Anaphase II stets in der Mitte eine dritte „Platte“ aus „Eliminationschromatin“ zurückbleibt. BAUER (1933) stellte für *Ephesia kühniella* fest, daß dieses Eliminationschromatin feulgennegativ ist. RIS und KLEINFELD (1953) bestätigten das und fanden weiterhin, daß dieses Eliminationsmaterial vorwiegend aus Ribonukleoproteiden besteht. Bei der Milbe *Pediculus* fand COOPER (1939), daß das Eliminationschromatin nicht nur während der ersten Reifeteilung, sondern

auch während der zweiten Reifeteilung und während der ersten zehn Furchungsteilungen gebildet wird. Jedes Chromosom formt zu Beginn jeder Teilung ein Karyomer, das sich während der Teilung wieder auflöst. Die Anaphasechromosomen sind klein, und im Äquator zwischen ihnen bleibt als Karyomeren-Rest ein Feulgen-negativer Körper zurück. Die Ähnlichkeit dieser Befunde mit den Beobachtungen bei *Hypsibius dujardini* ist nicht zu übersehen. Während aber bei *Pediculopsis* diese Vorgänge regelmäßig und synchron in allen Eiern ablaufen, kann davon bei *Hypsibius dujardini* keine Rede sein. Offenbar ist die Ausbildung von „großen Chromosomen“ nicht streng an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden, sondern findet irgendwann zwischen der zweiten Reifeteilung und den ersten fünf Furchungsteilungen statt. Diese Tatsache erschwert eine genaue Analyse der Verhältnisse bei *Hypsibius dujardini*. Es bleibt abzuwarten, ob bei der Untersuchung anderer Arten mehr Einzelheiten geklärt werden können.

### Zusammenfassung

1. *Hypsibius dujardini* (*Articulata*, *Tardigrada*) führt eine diploide, unter den gegebenen Kulturbedingungen obligatorische Parthenogenese durch. Männchen wurden nicht gefunden.

2. Die erste Reifeteilung führt zur Reduktion der Chromosomenzahl. Die 5 Bivalente werden geteilt und anschließend auf einen kleinen Richtungskörper und den Eikern verteilt. Anschließend, ohne ein Interphasestadium, spalten sich die 5 im Eikern verbliebenen Dyaden in 10 Elemente auf, wodurch die diploide Chromosomenzahl wiederhergestellt wird.

3. Die zweite Reifeteilung ist eine normale Mitose. Nach der Abschnürung des relativ großen Richtungskörpers mit 10 Chromosomen rückt der ebenfalls die diploide Zahl Chromosomen enthaltende Eikern ins Eiinnere, und die Furchungsteilungen beginnen.

4. Während der zweiten Reifeteilung und während der ersten Furchungsteilungen sind die daran beteiligten Chromosomen häufig besonders groß. Diese „großen Chromosomen“ können einige Teilungen überdauern. Sie werden aber spätestens nach der 5. Furchung wieder klein. Ihre Größe wird offenbar vorwiegend durch angelagerte RNS verursacht.

5. Zwischen den Tochterplatten der Anaphasen der ersten Furchungen kann manchmal eine Schicht anfärbbaren Materials beobachtet werden. Die Chromosomen sind in diesem Fall stets klein. Vielleicht handelt es sich hierbei um nicht-DNS-haltiges „Eliminationschromatin“, das bei der Verkleinerung der „großen Chromosomen“ frei wird.

## Literatur

- AMMERMANN, D.: Parthenogenese bei dem Tardigraden *Hypsibius dujardini* (DOY.). Naturwissenschaften **49**, 115 (1962).
- BAUER, H.: Die wachsenden Oocytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuklealfärbung. Z. Zellforsch. **18**, 254—298 (1933).
- BAUMANN, H.: Der Lebensablauf von *Hypsibius* (H.) *convergens* URBANOWICZ (*Tardigrada*). Zool. Anz. **167**, 362—381 (1961); — Über den Lebensablauf und die Lebensweise von *Milnesium tardigradum* DOYÈRE (*Tardigrada*). Veröff. Überseemus. Bremen A **3**, 161—171 (1964).
- BĚLAŘ, K.: Über den Chromosomenzyklus von parthenogenetischen Erdnematoden. Biol. Zbl. **43**, 513—518 (1923); — Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden *Rhabditis*-Arten. Z. Zellenlehre **1**, 1—21 (1924).
- CHRISTENSEN, B.: Studies on cyto-taxonomy and reproduction in the *Enchytraeidae*. Hereditas (Lund) **47**, 387—450 (1961).
- COOPER, K. W.: The nuclear cytology of the grass mite, *Pediculopsis graminum* (REUT.), with special reference to the karyomerokinesis. Chromosoma (Berl.) **1**, 51—103 (1939).
- ERLANDER, R. v.: Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. Biol. Zbl. **15**, 772—777 (1895).
- HENNEKE, J.: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden (*Macrobiotus macronyx* DUJ.). Z. Zool. **97**, 721—752 (1911).
- MARCUS, E.: *Tardigrada*, in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5 Abt. IV, 3. Buch. Leipzig 1929a; — Zur Embryologie der Tardigraden. Zool. Jb. (II) **50**, 333—383 (1929b).
- NARBEL-HOFSTETTER, M.: Les altérations de la méiose chez les animaux parthénogénétiques. In: Protoplasmatologia, Bd. VI/F/2, Wien: Springer 1964.
- NGON, V.: La détermination du sexe et la pseudospermie chez un Nématode parth., *Rhabditis monohystera* BÜTSCHLI. Bull. biol. France Belg. **81**, 33—37 (1947); — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. Ann. Sci. nat., 11. Ser., **11**, 1—132 (1949).
- RIS, H., and R. KLEINFELD: Cytochemical studies on the chromatin elimination in *Solenobia* (*Lepidoptera*). Chromosoma (Berl.) **5**, 363—371 (1952).
- SEILER, J.: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. Zellforsch. **13**, 159—269 (1914).
- SUOMALAINEN, E.: Parthenogenesis in Animals. Advanc. Genet. **3**, 193—253 (1950).
- WENCK, W. v.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (*Macrobiotus lacustris* DUJ.). Zool. Jb. (II) **37**, 365—514 (1914).

Dr. DIETER AMMERMANN  
Zoologisches Institut der Universität  
74 Tübingen, Hölderlinstraße 12