

Alain CANARD*

mit der technischen Assistenz von

J. LE LANNIC** und G. CANARD

* Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie, Université de Rennes I, Av. du Général Leclerc 35042 RENNES Cédex

** Centre de Microscopie à Balayage, Université Rennes I

Der Anfang der postembryonalen Entwicklung bei *Dysdera*. Sollen wir die Eizähne berücksichtigen, um die Entwicklungsstadien zu zählen ?

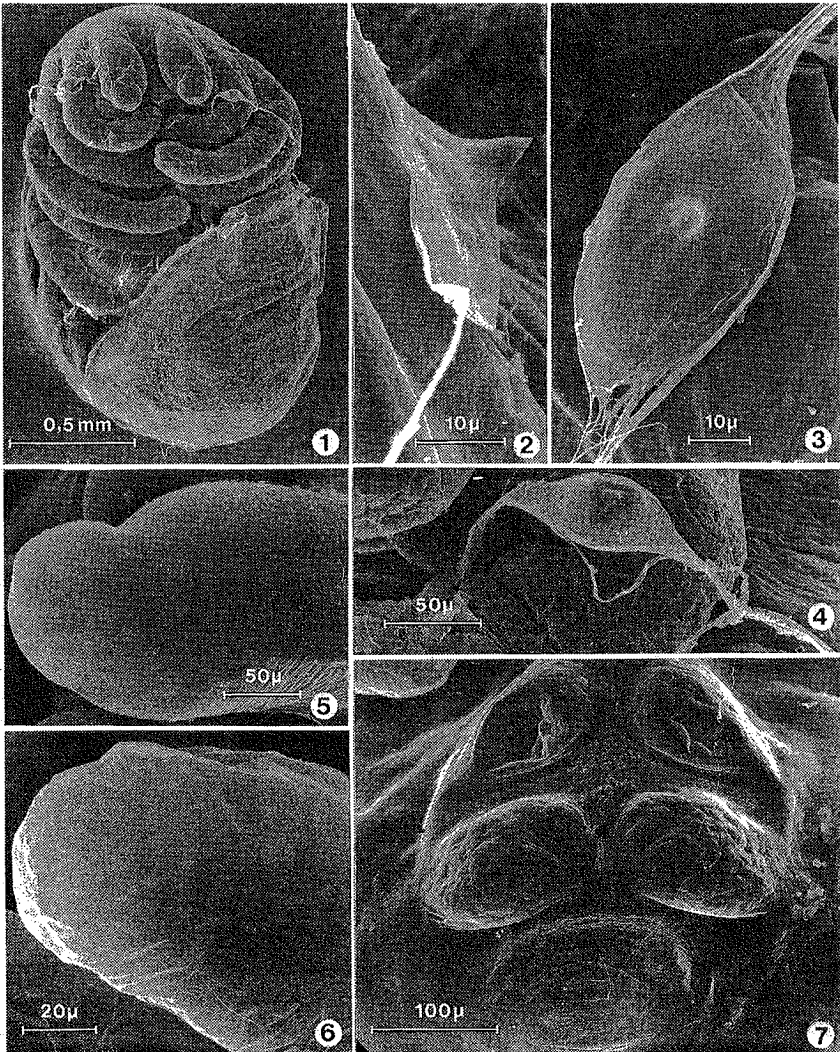
RESUME : Nous décrivons le début du développement de *Dysdera* caractérisé par la présence de deux stades foetaux suivis d'un stade juvénile incomplet . Le premier stade et à un degré moindre le second sont en partie prisonniers des enveloppes de l'oeuf . La présence de dents d'éclosions, libres du tégument sous-jacent, portées par une bandelette cuticulaire nous permet de discuter de l'emploi des dents d'éclosion pour identifier le premier stade apparaissant à l'éclosion . A notre avis cet emploi n'est pas souhaitable, le premier tégument apparaissant à ce moment est toujours celui du premier stade .La difficulté à déceler l'état incomplet du troisième stade de *Dysdera* nous confirme l'intérêt d'une séparation en périodes foetale et juvénile et l'inconvénient d'une séparation entre stades incomplets (ou larvaires) et complets (ou nympho-imaginaires) .

ZUSAMMENFASSUNG: Wir beschreiben den Anfang der Entwicklung bei *Dysdera* . Sie ist dadurch charakterisiert, daß auf zwei Fötalstadien ein inkomplettes Juvenilstadium folgt . Das erste Stadium, und bis zu einem gewissen Grad das zweite, sind zum Teil von den Eihäuten umhüllt . Das Vorhandensein von Eizähnen, die frei auf der Cuticula liegen, von einem Bändchen gehalten, ist der Anlaß zu einer Diskussion über diese Verwendung der Eizähne zur Identifikation des ersten Stadiums, das beim Ausschlüpfen erscheint . Unserer Meinung nach ist diese Interpretation nicht angebracht; die erste Cuticula, die beim Ausschlüpfen erscheint, ist immer die des ersten Stadiums . Die Schwierigkeit, bei *Dysdera* den inkompletten Zustand des dritten Stadiums zu entdecken, bestätigt den Vorteil einer Trennung zwischen Fötal- und Juvenilperioden und den Nachteil einer Trennung zwischen inkompletten und kompletten Stadien beziehungsweise zwischen Larval- und Nympho-imaginalperioden .

EINLEITUNG

Der Anfang der postembryonalen Entwicklung bei *Dysdera* ist bisher wenig untersucht worden . Deswegen ist es auch interessant ihn neu zu beschreiben . Außerdem befördert seine Interpretation eine generelle Diskussion , insbesondere was die Identität des ersten postembryonalen Stadiums betrifft . HOLM (1940) untersuchte die *Dysderidae Harpactea hombergi* und die *Segestriidae Segestria senoculata* und *S. bavarica*, die damals alle drei als Glieder einer einzigen Familie *Dysderidae* galten . Bei diesen drei Arten beobachtete er, daß alle Stadien von den Eihäuten frei sind . Unserer Meinung nach (CANARD, 1987) handelt es sich nach den Zeichnungen und Beschreibungen von HOLM um zwei Fötalstadien . MEIER (1967) studiert seinerseits *Dysdera crocata* aber er unterscheidet nur ein einziges Fötalstadium, auf das anschließend ein gruppenweise lebendes Juvenilstadium - vielleicht inkomplett - folgt .

MATERIAL UND METHODE



Taf. I - Fötalstadium 1, Abb. 1, 2, 5, 6, 7 : *Dysdera erythrina*, Abb. 3, 4 : *D. crocata* .

Abb. 1 : Überblick - Abb. 2, 3, 4 : Details des Eizahns - Abb. 5 : Chelicere - Abb. 6 :
Distalende des Beines - Abb. 7 : Spinnwarzen und Anahügel .

Unsere Beobachtungen sind an den beiden Hauptarten der Gattung *Dysdera* gemacht worden: *D. erythrina* (Walckenaer, 1802) und *D. crocata* Koch C.L., 1939. Sie haben sich als identisch für die beiden Arten gezeigt, deshalb haben wir für die Bearbeitung der Tafeln die besten Aufnahmen gewählt, ohne auf die jeweilige Art zu achten.

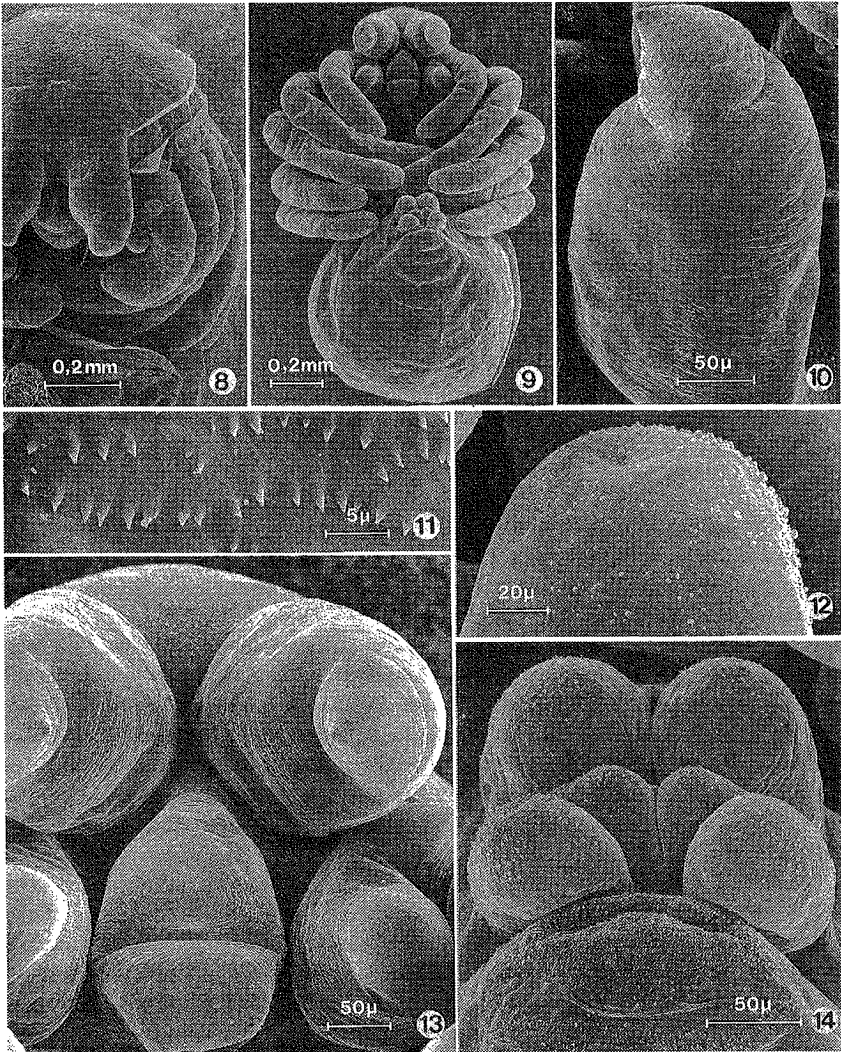
Die Kokons werden den Weibchen abgenommen. Der Eiersack wird geöffnet. Die Eier werden dann in Behälter aus Glas gelegt, die dann in Plastikdosen bei gesättigter Feuchtigkeit bleiben. Die Beobachtungen werden dann ununterbrochen mit Hilfe einer binokularen Lupe bei Kaltlicht gemacht. Die Stadien, die dargestellt werden sollen, werden mit dem Rasterelektronenmikroskop fotografiert. Zu diesem Zweck werden sie manchmal nach der Fixierung in Alkohol kurz mit Ultraschall gereinigt. Dann werden sie nach der critical point Methode gefriergetrocknet, damit die Cuticula sich nicht zusammenzieht.

ERGEBNISSE

Das Ausschlüpfen - Das Chorion reißt zuerst an der Basis der Cheliceren und der Pedipalpen auf. Dieser waagerechte Spalt wird größer und läßt das erste postembryonale Stadium zum Teil erscheinen.

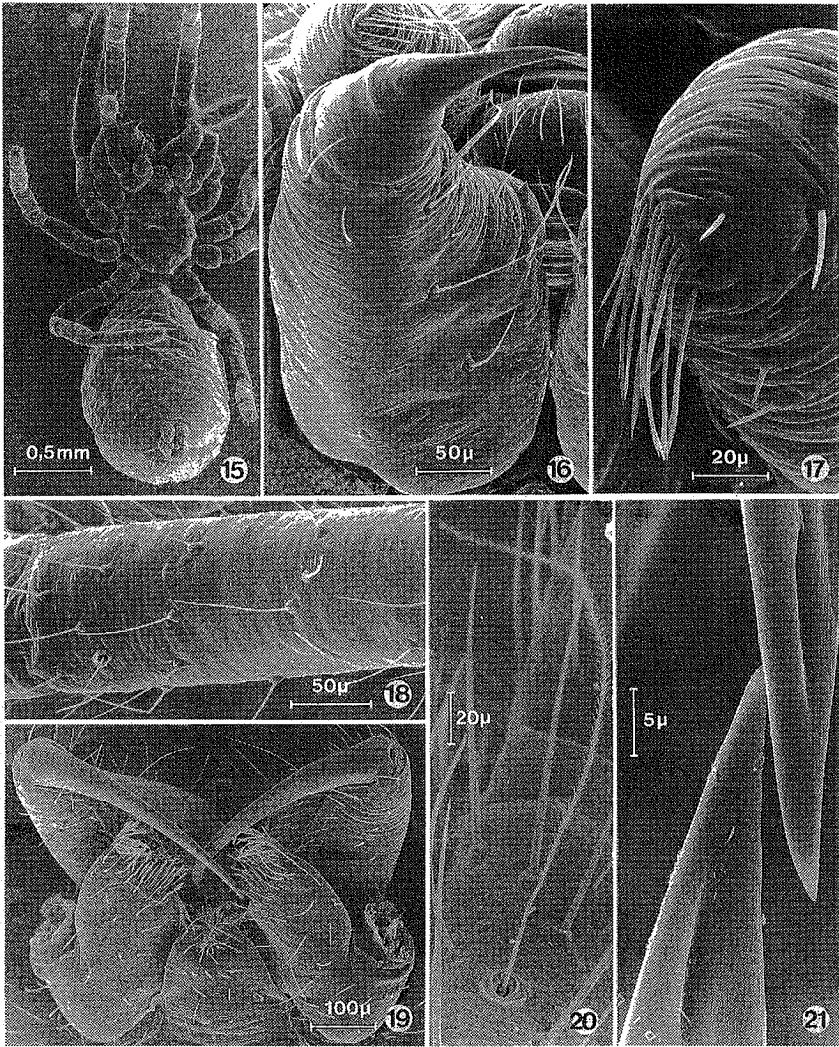
Das erste postembryonale Stadium (Taf. I) hat Eizähne. Mit der binokularen Lupe kann man deutlich die Eizähne (Abb. 1) erkennen, denn sie sind pigmentiert, schwarz. Bei unseren Züchtungen stellen wir fest, daß die Zähne nicht unbedingt beide auf den äußeren Pedipalpenbasen sitzen. Manchmal befindet sich der eine auf der Innenseite der Kaulade oder sogar auf der Endhälfte eines Pedipalpus. Die Untersuchung der Eizähne mit dem Rasterelektronenmikroskop zeigt uns, daß sie sich seitlich in einen mehr oder weniger breiten Streifen fortsetzen (Abb. 2-3). Dieser Streifen umgibt alle Beine, jedoch nicht die Cheliceren (Abb. 1). Er verlängert sich auf der Ventralseite der Beine und kann sich vielleicht dazwischen jeweils verzweigen. Diese Zweige können sich dann vielleicht verbinden (Abb. 4). Die Eizähne sind bei diesem ersten Stadium mit fötalem Aussehen von der Haut völlig unabhängig. Die Beine bleiben längs des Körpers, der Vorderkörper ist auf dem Hinterleib geklappt. Die Cuticula ist glatt, besitzt keine Setae und keine Exterorezeptoren. Die Klaue der Cheliceren ist undifferenziert (Abb. 5). Die Gliederung der Beine ist nicht sichtbar, sie besitzen keine Klauen am Ende (Abb. 6). Die Spinnwarzen sind kaum differenziert (Abb. 7). Die Dauer dieses Stadiums ist auf einige Minuten begrenzt. Nach einer kurzen Pause fangen die peristaltischen Bewegungen wieder an und das folgende Stadium zieht sich allmählich aus der Exuvie des ersten Stadiums und zugleich aus den Eihäuten heraus. Diese Häuten rutschen und schrumpfen, werden bald zu einem faltenreichen Häufchen, das an den Spinnwarzen klebt.

Das zweite postembryonale Stadium (Taf. II) ist das erste Stadium, das wirklich frei ist. Es behält ein fötales Aussehen (Abb. 9). Seine unpigmentierte Cuticula ist nicht mehr glatt und zeigt fleckenweise kleine Zähne (Abb. 11). Es besitzt weder Setae noch Exterorezeptoren. Die Chelicerenklauen sind differenziert und kegelförmig (Abb. 10, 13). Die Beine sind gegliedert aber an deren Extremitäten sind noch keine Klauen vorhanden (Abb. 12). Die Pedipalpen sind einfach (Abb. 13). Die Spinnwarzen sind differenziert aber ohne



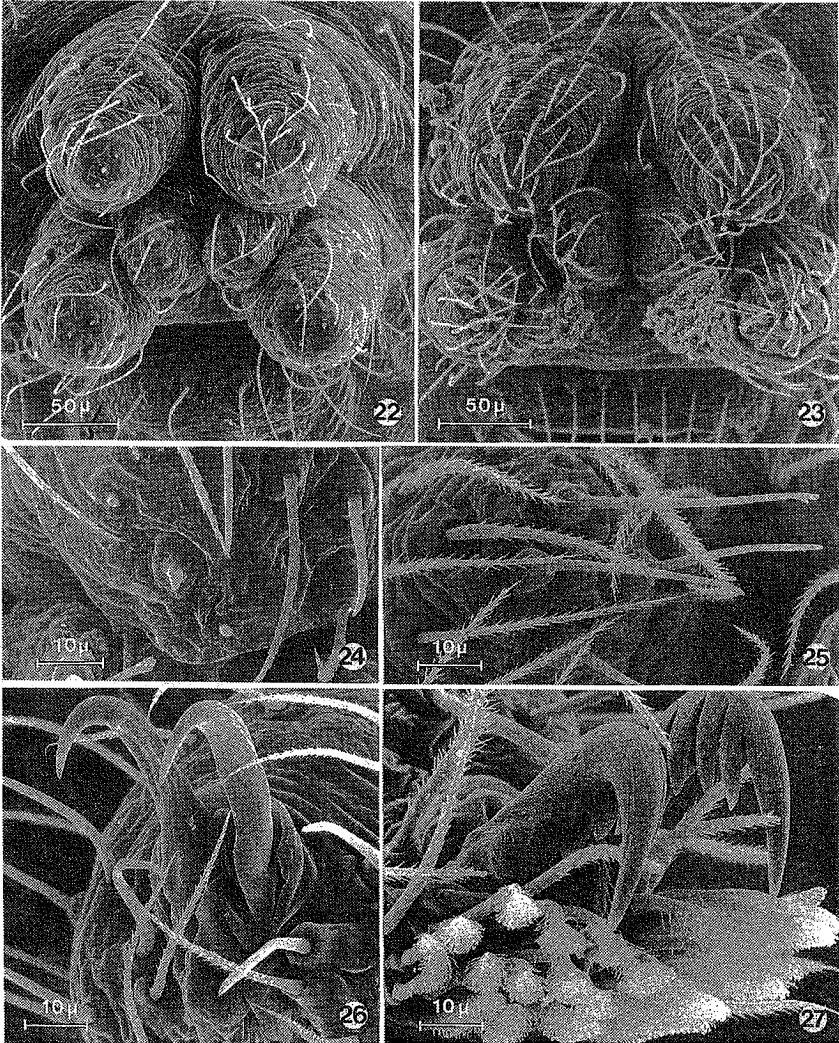
Taf. II - Fötalstadium 2, Abb. 8 : *Dysdera erythrina* , Abb. 9 bis 14 : *Dysdera crocata* .

Abb. 8 : Anfang der Häutung zum zweiten Fötalstadium, Abb. 9 : Überblick (Ventralseite), Abb. 10 : Chelicere, Abb. 11 : Cuticula des Hinterleibs, Abb. 12 : Distalende eines Beins, Abb. 13 : Region der Cheliceren, Abb. 14 : Spinnwarzen und Anahügel .



Taf. III - Präjuvenil- und Juvenilstadien, Abb. 15 : *Dysdera erythrina* , Abb. 16 bis 21 : *Dysdera crocata* ,

Abb. 15 : J11, Überblick (Ventralseite), Abb. 16 : J11, Chelicere (Vorderseite), Abb. 17 : J11, Kaulade des Pedipalpus, Abb. 18 : J11, Basitarsus I, Abb. 19 : J2, Region der Cheliceren (Ventralseite), Abb. 20 : J2, Distalende des Basitarsus I, Abb. 21 : J11, Distalende der Chelicerenklauen .



Taf. IV - Präjuvenil- und Juvenilstadien, Abb. 23 : *Dysdera erythrina* , Abb. 22, 24 bis 27 : *Dysdera crocata* ,

Abb. 22 : J11, Überblick über die Spinnwarzen, Abb. 23 : J11, Vordere Spinnwarze und Region der Spinnspulen, Abb. 24 : J11, Klauen an einem Bein, Abb. 25 : J2, Überblick über die Spinnwarzen, Abb. 26 : J2, Hintere Spinnwarzen und Spinnspulen, Abb. 27 : J2, Klauen an einem Bein und Haarbüschel .

Spinnspulen (Abb. 14) . Dieses Stadium dauert ein bis zwei Tage . Die Häutung findet im Kokon statt .

Das dritte postembryonale Stadium (Taf. III-IV) hat das Aussehen einer jungen Spinne (Abb. 15) . Es ist beweglich, aber noch ungeschickt, und es spinnt keine Seide . Die unpigmentierte Cuticula zeigt vielfältige Setae . Die Trichobothrien sind vorhanden (Abb. 18) . Die Formel der Trichobothrien (bei *Dysdera erythrina* und *D. crocata*) ist : Pp (0)-(0), BI-IV (0)(1)(0) . Die gut differenzierten Chelicerenklauen (Abb. 16) haben eine Öffnung an ihrer Spitze . Diese Öffnung ist einfach bei *D. erythrina* und verlängert sich durch eine Rille bei *D. crocata* (Abb. 21). Die Kauladen der Pedipalpen sind von einem Haarsaum besetzt (Abb. 17) und mit kleinen Zähnen versehen, die als Säge gelten . Die Beine besitzen meist einfache, manchmal doch mit ein bis drei Zähnen versehene Klauen; es gibt keine Haarbüschel (Abb. 24) . Die Spinnwarzen sind gut differenziert und besitzen zahlreiche Setae (Abb. 22), aber die Spinnspulen sind noch nicht vollständig differenziert (Abb. 23) . In diesem Stadium ernähren sich einzelne Tiere mit unentwickelten Eiern . Sie durchbohren das Chorion dieser Eier mit ihren Cheliceren; rythmische Bewegungen, die man auf der Cuticula des Rückenschilds bemerken kann, entsprechen wahrscheinlich denen des Saugmagens . Nach einigen Tagen findet eine Häutung im Kokon statt .

Das vierte postembryonale Stadium (Taf. III-IV) ist eine kleine Spinne, die sehr beweglich ist . Die Klaue ihrer Cheliceren ist sehr lang und der der Adulten ähnlich (Abb. 19) . Die Beine besitzen zahlreiche lange Trichobothrien, (Abb. 20) während sie beim vorigen Stadium kurz waren . Die Formel der Trichobothrien ändert sich : Pp (0) - (2), BI-II (0) (1) (1), BIII-IV (0) (1) (2) . Die Klauen der Beine sind deutlich gezähnt . Am Ende der Beine bilden jetzt die Haare Haarbüschel (Abb. 27) . Die Spinnwarzen haben Spinnspulen (Abb. 25, 26) und sind funktionsfähig . In diesem Stadium findet anscheinend die Dispersion statt .

DISKUSSION

Interpretation der Entwicklungsperioden und -stadien

Die beiden ersten Entwicklungsstadien werden vor allem durch folgende Merkmale charakterisiert :

- der Vorderkörper ist auf dem Hinterleib mehr oder weniger geklappt ,
- die fast unbeweglichen Extremitäten bleiben längs des Körpers ,
- die Cuticula hat keine Setae und Stacheln ,
- keine Klauen an den Beinen ,
- keine Exterorezeptoren,
- Spinnwarzen sind vorhanden aber ohne Spinnspulen .

Diese Stadien gehören also zur Fötalperiode (CANARD, 1987) (= Prälarve *sensu* VACHON 1958, = Pullus *sensu* CANARD 1984 ,nach ihren Merkmalen handelt es sich um "calyptostases" *sensu* ANDRE und JOCQUE 1986) .

Die folgenden Stadien werden vor allem durch folgende Merkmale charakterisiert :

- der Vorderkörper bildet jetzt eine gerade Linie mit dem Hinterleib ,
- bewegliche Extremitäten ,

- Haare, Klauen an den Beinen, Verbindungssinnesorgane, Spinnspulen sind vorhanden . Sie gehören zur Juvenilperiode (CANARD, 1987) . Das erste dieser Stadien (chronologisch betrachtet, das dritte), dessen Spinnspulen nicht entwickelt sind, und das infolgedessen keine Seide spinnt, ist noch ein inkomplettes Juvenilstadium . Bei der Gattung *Dysdera* ist es das einzige, das zur Präjuvenilperiode gehört (Prälarve *sensu* VACHON, 1958) . Die folgenden Stadien sind komplett (Juvenilperiode) .

Diese Beobachtungen unterscheiden sich von denen, die MEIER (1967) gemacht hat - er erkannte nur ein einziges Fötalstadium - stimmen aber, was diesen Punkt betrifft, mit denen von HOLM (1940) bei *Harpactea hombergi* und *Segestria* überein, der schon zwei Fötalstadien erkannte . Aber im Gegensatz zu den Beobachtungen von HOLM bei nahe verwandten Arten von *Dysdera* ist das erste Fötalstadium bei den beiden untersuchten Arten dieser Gattung nicht frei . Die Angabe, daß das erste Fötalstadium sich mit unentwickelten Eiern ernähren könnte (CANARD, 1987 S.110), ist ein Irrtum : diese Fähigkeit besitzt erst das erste Juvenilstadium . Im Gegensatz zu den Beobachtungen von HOLM (1940) bei den Arten Dysderidae und Segestridae, wo alle inkompletten Stadien Fötalstadien sind, gibt es bei *Dysdera* ein "Präjuvenilstadium" .

Die Identität des ersten Stadiums: Über die Bedeutung der abfallenden Eizähne

Die Tatsache, daß Eizähne an der Basis der Pedipalpen vorhanden sind, ist für HOLM (1940) und VACHON (1958) ein Merkmal, das ausreicht, um das erste Fötalstadium von den anderen zu unterscheiden (F1) . Außerdem hat HOLM (1940) bemerkt, daß der Eizahn bei den Argiopiformen abfällt und er schließt daraus, daß das erste Stadium, das beim Ausschlüpfen erscheint, eigentlich das zweite ist . Die Eizähne sind "ein letzter Rest der ersten Exuvie, mit der sie ursprünglich zusammenhängen" (HOLM, 1940, S. 166) . Diese Analyse von HOLM ist vielleicht richtig; auf jeden Fall gibt sie ihm die Möglichkeit, Verbindungen zwischen den Entwicklungsstadien der verschiedenen Arten herzustellen . Unserer Meinung nach muß es doch zu Verwechslungen führen . Sobald man feststellt, daß der Eizahn abgefallen ist, folgt daraus, daß die Cuticula, an der er hing, die zweite war . Es ist jedoch nicht so einfach festzustellen, ob dieser Zahn abfallen kann oder nicht, ob er von der Cuticula getrennt ist oder nicht . Trotz der äußerst guten Beobachtungen von HOLM - mit Lupe und Lichtmikroskop - ist es nicht ausgeschlossen, daß es bei *Harpactea* - so wie wir es bei *Dysdera* bewiesen haben - einen Eizahn gibt, der auf einem Bändchen sitzt . Wenn wir die Interpretation und die Terminologie von HOLM gebrauchen, sollten wir die ersten Stadien als "B, C" (F2, F3) bezeichnen und nicht mehr als "A, B" (F1, F2) wie dieser Autor es glaubte . Der Rasterelektronenmikroskop ermöglicht natürlich viel genauere Beobachtungen (ohne besondere Begabung des Beobachters) . Wir dürfen aber nicht daraus schließen, daß diese Technik uns die Möglichkeit geben wird zu wissen, ob diese Zähne abfallen können oder nicht - auch wenn sie einmal für das Studium zahlreicher Spinnenarten gebraucht werden sollte . Bei *Dysdera* war es klar, aber es ist nicht immer der Fall . Bei anderen Arten (CANARD, 1984), bei *Micrommata virescens* zum Beispiel, haben wir Eizähne beobachtet, die auf der Cuticula saßen, aber ohne Bändchen, und die eventuell abfielen . Es kommt nicht in Frage, die Individuen dieser Art beim

Ausschlüpfen als F1 oder F2 zu betrachten, je nachdem ob der Zahn abgefallen ist oder nicht . Wir könnten zwischen den Eizähnen unterscheiden, die direkt auf der Cuticula sitzen und denen, die an einem Bändchen hängen, aber es ist nicht ausgeschlossen, daß eines Tages Arten entdeckt werden, bei denen die Eizähne ein Zwischentyp wären . Es wäre dann unmöglich, eine solche Unterscheidung zu machen . Um diese Verwechslungsmöglichkeiten zu vermeiden, die schon Mißverständnisse zwischen Autoren (Cf. GALIANO, 1987 . EMERIT, 1984) erregt haben, scheint es notwendig zu sein, nicht darauf zu achten, ob der Eizahn abgefallen ist oder nicht, sondern davon auszugehen, daß **die erste komplette Cuticula , die beim Ausschlüpfen erscheint, die des ersten Fötalstadiums ist .**

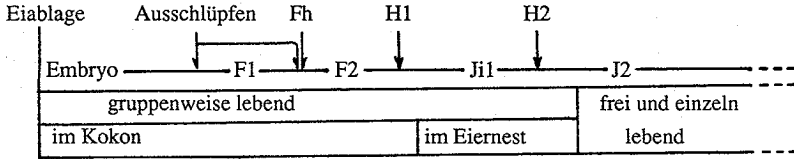
Die Identität des dritten Stadiums : Über die Wichtigkeit der Unterscheidung zwischen den Entwicklungsperioden

Wenn es keine Unterscheidung zwischen den Entwicklungsperioden gibt und wenn die Stadien vom Ausschlüpfen bis zum Adultstadium ohne Unterbrechung gezählt werden, wirken die Interpretationenschwankungen über das erste Stadium auf die ganze Entwicklung zurück . Dies würde die Gründung von künstlichen Entwicklungsperioden nicht berechtigen, aber der morphologische Unterschied zwischen den ersten Stadien und den folgenden hat doch oft Autoren dazu gebracht, die Existenz von verschiedenen Perioden zu beobachten .

HOLM (1940) unterscheidet zwischen kompletten und inkompletten Stadien, die VACHON (1958) jeweils Larval- und Nympho-imaginalperiode nennt . Wir haben beobachtet (CANARD, 1987), daß die Trennung zwischen Fötalstadien (Prälarven bei VACHON) und Juvenilstadien (Larven und Nymphen bei VACHON) deutlicher war . Außerdem gilt sie bei fast allen studierten Arten . *Dysdera* gibt uns da ein typisches Beispiel: es gibt nämlich keine Schwierigkeiten die beiden ersten Stadien zu interpretieren . Es handelt sich ja um Fötalperioden (F1 und F2) . Das dritte Stadium dagegen ist nur insofern inkomplett, weil es keine Seide spinnt und weil seine Spinnspulen nicht vollständig ausgebildet sind, ein Detail, das mit einem einfachen Lichtmikroskop sehr schwer zu beurteilen ist . Dies erklärt vielleicht den Unterschied mit *Harpactea*, den HOLM beobachtet hat . Vielleicht gibt es tatsächlich bei dieser Gattung ein drittes inkomplettes Stadium wie bei *Dysdera* . Es scheint uns also notwendig, **die Juvenilstadien in einer einzigen Serie zu zählen, ob komplett oder inkomplett** . Ein Buchstabe deutet nur auf den inkompletten Zustand, wenn es der Fall ist . Bei *Dysdera* haben wir zum Beispiel: J1, J2, ... Das Problem der Mygalomorphen ist vielleicht anders: bei einigen Arten gibt es eine Kontinuität zwischen Fötal- und Juvenilstadien . Dabei gibt es sogar mehrere Fälle mit einer Zwischenmorphologie, was bei den Araneomorphen fast nie zu bemerken ist . Unserer Meinung nach wären die Probleme über die Verwechslung zwischen den Stadien (Eizahn als Stadium gezählt oder nicht) jedoch beschränkt gewesen, wenn Entwicklungsperioden unterschieden worden wären, sei es bei den Mygalomorphen oder bei den Araneomorphen .

SCHLUßBETRACHTUNG

Der Anfang der postembryonalen Entwicklung kann bei *Dysdera* folgenderweise schematisch dargestellt werden:



Die Tatsache, daß ein Eizahn sich über der Cuticula des ersten Stadiums auf einem Bändchen befindet, hat uns dazu gebracht, über die Wichtigkeit dieses Zahns zu diskutieren. Es scheint uns nicht wünschenswert, ihn zu beachten, um die Stadien zu unterscheiden. Die erste komplette Cuticula, die beim Ausschlüpfen erscheint, ist diejenige des ersten Fötalstadiums. Die Schwierigkeit, auf die manchmal wie bei *Dysdera* gestoßen werden kann, um zu wissen, ob ein Stadium - hier das dritte - komplett oder inkomplett ist, bestätigt uns in der Idee, daß es wünschenswert ist, die Juvenilstadien in einer einzigen Serie zu zählen, ob komplett oder inkomplett. Diese beiden Punkte sind Argumente, um die Verwechslungen in der Interpretation der freien Stadien zu vermeiden.

Dank: Für Dr. J. HAUPT, der angenommen hat, die deutsche Fassung dieses Textes zu verbessern.

LITERATUR

- ANDRE, H. M. und JOCQUE, R. : The definition of stases in spiders and other arachnids. *In* C.R. Coll. Arachnol., Bruxelles - *Mém. Soc. r. belge Ent.*, **33**, 1-14 (1986).
- CANARD, A. : Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie, et de l'écophysiologie des Aranéides de landes armoricaines. *Thèse Doct. Etat Rennes*, 1-38 (1984).
- CANARD, A. : Analyse nouvelle du développement postembryonnaire des Araignées. *Rev. Arachnol.* **7** (3), 91-128 (1987).
- EMERIT, M. : Quelques réflexions sur le développement post-embryonnaire des araignées et la nomenclature des stades. *Rev. Arachnol.*, **5** (3), 77-84 (1984).
- GALIANO, M.E. : Remarques sur la nomenclature et les caractères des stades postembryonnaires incomplets des Araignées. *Rev. Arachnol.*, **7** (2), 65-69 (1987).
- HOLM, A. : Studien über die Entwicklung und die Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. bid. Uppsala*, **19**, 1-214 (1940).
- MEIER, F. : Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Spinnen Araneida Labidognatha. Unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese des Zentralnervensystems. *Rev. Suisse Zool.*, **74** (1), 1-127 (1967).

Muñoz-Cuevas: Quelle est la valeur d'une nomenclature anatomique du développement qui ne tient pas compte de la physiologie du développement?

Canard: Le but est de comprendre le développement, il s'agit donc d'intégrer à la fois physiologie et structures. Malheureusement nos connaissances physiologiques sont en retard, il faut donc prendre le problème par un autre bout, à savoir la structure. On voit beaucoup d'espèces, où on essaye d'en tirer des idées générales, cela sert de base pour les biologistes, écologistes, physiologistes et l'on espère que les physiologistes compléteront ou remettront les problèmes en question.