

<p>Zeszyty Naukowe Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy STUDIA PRZYRODNICZE Scientific Papers of Pedagogical University in Bydgoszcz NATURAL STUDIES (Zeszyty Nauk. WSP, Stud. Przyr.)</p>	13	181 –203	1997
---	----	----------	------

**WPLYW TEMPERATURY NA CZAS TRWANIA STADIÓW
EMBRIONALNYCH *TEGENARIA ATRICA* C.L. KOCH
(*AGELENIDAE*)**

**THE INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE
DURATION OF EMBRYONIC STAGES
OF *TEGENARIA ATRICA* C.L. KOCH
(*AGELENIDAE*)**

Lech Jacuński, Henryk Wiśniewski

Katedra Biologii i Ochrony Środowiska WSP, ul. Chodkiewicza 30, 85-064 Bydgoszcz

ABSTRACT: The examinations were carried out on embryos obtained from eggs laid by females in the first four lays. Embryos were incubated in three temperatures 18°C, 23°C and 28°C. Embryonic stages of *Tegenaria atrica* C. L. Koch were diagnosed and three developmental phases were distinguished. Then, the course of embryogenesis and the duration of particular stages and developmental phases in three temperature variants were examined.

It was shown that temperature had a decisive influence on the duration of the embryonic development, which amounted to 562 hours at 18°C, 335 hours at 23°C (optimal temperature) and 216 hours at 28°C. It was found out that the efficiency of the acceleration of the embryonic development in a range from the temperature of 18°C to the optimal temperature (23°C) was higher than that in temperatures over the optimum. Along with a rise in temperature, consecutive stages were shortened, noticeable deviations being found in the case of a late blastoderm and a reversible stage. It seems that stages, especially a blastoderm, are submitted to the activity of defence mechanisms which stop the disturbance from occurring in the course of embryogenesis. The average acceleration of three phases of an embryonic period determined at 23°C and 28°C and expressed as a percentage in relation to the temperature of 18°C, allows us to state that the acceleration of embryogenesis proceeds inharmoniously and is related to the incubation temperature.

Wstęp

Wstępne badania wpływu temperatury na rozwój embrionalny i postembrionalny pająków wykazały, że czynnik ten, działający permanentnie w środowisku naturalnym, może w znacznej mierze regulować wszystkie etapy morfogenezy. Przede wszystkim skraca on lub wydłuża czas trwania rozwoju embrionalnego, co stwierdzono u *Zila x-notata* Cl. (Le Geulte 1963), różnych gatunków z rodzaju *Trochoza* C. L. Koch (Engelhardt 1964), kilku przedstawicieli rodziny *Linyphidae* (Buche 1966), a także u *Tegenaria atrica* C. L. Koch (Jacuński 1970).

Podobnie, ale bardziej destrukcyjnie na przebieg embriogenezy może działać temperatura supraoptymalna, szokowa, zbliżona do maksimum termicznego dla danego gatunku. Skraca ona bardzo znacznie czas rozwoju embrionalnego, a w niektórych przypadkach prowadzi do poważnych zaburzeń w mechanice rozwoju zarodkowego, zakłócając przebieg poszczególnych etapów morfogenezy. W wyniku takiego oddziaływania powstają u *Tegenaria atrica* C. L. Koch i u *Argyroneta aquatica* Clerk różne typy anomalii rozwojowych w budowie zewnętrznej i wewnętrznej większej części prosoma, a w tym oligomelia, polimelia, heterosymelia, symelia, schistomelia, bicefalia oraz podwojenie embriona (Jacuński 1969, 1971, 1981, 1983; Mikulska, Jacuński 1970, 1971, Mikulska 1973).

Najbardziej drastycznie na przebieg embriogenezy u pająków mogą wpływać, działające na przemian, temperatury zmieniane, których granice dolna i górna są zbliżone do minimum i maksimum termicznego dla danego gatunku. Przyspieszając i opóźniając kolejne etapy rozwoju zarodkowego *Tegenaria atrica* C. L. Koch powodują one powstanie anomalii we wszystkich metamerach ciała, w tym także na *opisthosoma* (Jacuński 1984, 1992a, 1992b, Jacuński, Mróz-Wołosowicz 1991; Jacuński, Templin 1991, 1992). Autorzy cytowanych publikacji zajmowali się temperaturą jako czynnikiem teratogennym, upośledzającym procesy embriogenezy, morfogenezy oraz skracającym globalny czas trwania rozwoju zarodkowego. Nie podjęli natomiast badań szczegółowych nad wpływem temperatury na poszczególne stadia tego procesu, to znaczy na dynamikę embriogenezy. Nie wiadomo, czy skróceniu ulegają wszystkie, czy też tylko niektóre stadia rozwoju zarodkowego. Opracowanie tego zagadnienia może przybliżyć rozwiązanie jednego z najbardziej interesujących problemów morfogenezy, a mianowicie przyczyn powstania zmian teratologicznych u pająków.

Materiał i metoda

Badania prowadzono na embrionach *Tegenaria atrica* C. L. Koch. Samice, z których pozyskiwano jaja, przetrzymywano od sierpnia do końca cyklu rozrodczego w hodowli laboratoryjnej prowadzonej w pojemnikach szklanych o objętości 250 cm³. Były one umieszczone w pomieszczeniu zaciemnionym o temperaturze stałej 23°C, zgodnie z wymaganiami termicznymi tego gatunku pająka. Odpowiednią wilgotność zapewniono umieszczając w słojach co drugi dzień zwilżony wodą kłębek waty. Samice były karmione w nadmiarze na przemian larwami świerszcza domowego *Acheta domesticus* L. i mącznika młynarka *Tenebrio molitor* L. Każda samica, w celu zapewnienia dużej efektywności rozrodczej przejawiającej się wysokim procentem zapłodnionych jaj była przetrzymywana parokrotnie z różnymi samcami. Do doświadczeń wzięto jaja z czterech pierwszych złóż. Badania prowadzono w trzech temperaturach: 18°C, 23°C, 28°C. W każdej z wymienionych temperatur część jaj umieszczono w oleju parafinowym, który prześwietlając chorion umożliwia obserwację przebiegu embriogenezy. Drugą część jaj natomiast przetrzymywano w szalkach Petriego i obserwowano ich rozwój. Doświadczenie w każdej temperaturze przeprowadzono w 3 powtórzeniach, w sumie na 300 embrionach.

Krótką diagnoza stadiów embrionalnych *Tegenaria atrica* C.L. Koch wziętych pod uwagę w obserwacjach

W przebiegu embriogenezy zachodzącej w warunkach optymalnych wyróżniono trzynaście stadiów rozwojowych. Aby lepiej zobrazować tempo rozwoju zarodkowego badanego pająka, całą embriogenezę podzielono na trzy części: fazę A – obejmującą stadia przedblastodermalne, fazę B – łączącą stadia od dysku zarodkowego do utworzenia się metamerii w obrębie smugi zarodkowej, fazę C – obejmującą pozostałą część rozwoju, od powstania zawiązków odnóży do opuszczenia osłon jajowych.

A. Pierwsza faza embriogenezy

1. Stadium przedblastodermalne – stadium trwające od zniesienia jaja do momentu powstania na powierzchni pierwszych rozet, tj. jąder komórkowych otoczonych cytoplazmą.
2. Stadium wczesnej blastodermy – od ujawnienia się pierwszych rozet do powstania ścisłej blastodermy.
3. Stadium blastodermalne – od powstania ścisłej blastodermy do jej zwarcia.

4. Stadium blastodermy późnej – od zwarcia blastodermy do powstania dysku zarodkowego.
- B. Druga faza embriogenezy
5. Stadium dysku zarodkowego – od powstania dysku zarodkowego do ukształtowania się płytki pierwotnej.
 6. Stadium płytki pierwotnej – od powstania płytki pierwotnej do ukształtowania *cumulus primitivus*.
 7. Stadium *cumulus primitivus* – od powstania do zniknięcia charakterystycznego wzgórka.
 8. Stadium smugi zarodkowej – od zniknięcia *cumulus primitivus* – do powstania wyraźnej smugi nie wykazującej metamerii.
 9. Stadium metamerii smugi zarodkowej – od pojawienia się pierwszych metamerów – do powstania pierwszych zawiązków odnóży.
- C. Trzecia faza embriogenezy
10. Stadium powstawania i wstępnego rozwoju zawiązków odnóży – od powstania pierwszych zawiązków odnóży do rozpoczęcia rewersji zarodka.
 11. Stadium rewersji zarodka – do ukończenia tej fazy polegającej na zmianie pierwotnego ułożenia embriona.
 12. Stadium wydłużania się odnóży – do rozpoczęcia regularnego bicia serca.
 13. Stadium wylęgowe – od rozpoczęcia regularnej akcji serca – do rozpoczęcia zrzucania osłon jajowych.

Wyniki

1. Przebieg embriogenezy w temperaturze 18°C
1. The process of embryogenesis at the temperature 18°C.

Rozwój embrionalny *Tegenaria atrica* C. L. Koch trwał w tej temperaturze średnio 562 godziny, to znaczy 23,42 doby (tab. 1, 2, 7). Z tego 12,8 % czasu przypadało na stadia fazy A – stadia blastodermalne. Stadium wczesnej blastodermy, w którym jądra potomne wraz z częścią cytoplazmy układają się w tzw. rozety rozpoczęło się po 25 godzinach bruzdkowania i utrzymywało się przez 12 godzin (tab. 1). Dalsze zagęszczanie blastodermy (stadium wczesnej blastodermy i blastodermy), które w konsekwencji prowadziło do zwarcia zarodka, trwało 35 godzin (tab. 2).

Druga faza rozwoju (faza B), którą wyznaczono od powstania wyraźnego dysku zarodkowego do stadium metamerii smugi zarodkowej, w którym powstają

zawiązki odnóży zajęła 25,09 % czasu stałego rozwoju, a więc prawie dwukrotnie więcej niż stadia blastodermalne (tab. 7). Poszczególne etapy tej fazy trwały od 21 do 34 godzin (tab. 2). Główny etap tej fazy – stadium metamerii smugi zarodkowej rozpoczął się po 183 godzinach rozwoju i trwał 30 godzin (tab. 1).

Największe różnice czasowe stwierdzono w trzeciej fazie rozwoju (faza C), w której powstawały i wydłużały się odnóży, zachodziła rewersja i następnie wylęg. Faza ta rozpoczynała się w 213. godzinie rozwoju zarodka i trwała 349 godzin, tj. 14,54 dób (tab. 1). Faza ta zajmowała 62,10 % czasu trwania embriogenezy (tab. 7). Najdłużej, bo 161 godzin trwało stadium powstawania zawiązków odnóży (tab. 2). Stadium wydłużania się odnóży rozpoczynało się w 401 godzinie rozwoju. W 46 godzin po rozpoczęciu tego stadium zaczynało regularnie bić serce. Był to okres rozpoczęcia stadium wylęgowego (tab. 1). Rewersja trwała 27 godzin (tab. 2). Stadium to, tak istotne dla ostatecznego ułożenia zarodka, przebiegało w tej temperaturze według typu charakterystycznego do grupy *Entelegynae*, co jest typowe dla badanego pająka. W tej fazie rozwoju stadium wylęgowe trwało 115 godzin, tj. 4,79 dób (tab. 1, 2). U embrionów inkubowanych w temperaturze 18°C nie zauważono zmian typu teratologicznego.

Tabela 1. Czas rozpoczynania się poszczególnych faz embrjonalnych u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 18° C

Table 1. The time of beginning of *Tegenaria artica* C. L. Koch's each embryonic phase at the temperature 18°C.

Lp.	Faza	Stadium embrjonalne	Początek po	
			godzinach	dobach
1	A	wczesna blastoderma	25	1,04
2		blastoderma	37	1,54
3		późna (zwarta) blastoderma	60	2,50
4	B	dysk zarodkowy	72	3,00
5		plytka pierwotna	93	3,87
6		<i>culumus primitivus</i>	127	5,29
7		smuga zarodkowa	158	6,58
8		początek metamerii smugi zarodkowej	183	7,62
9	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	213	8,87
10		rewersja	374	15,58
11		wydłużanie się odnóży	401	16,71
12		wylęgowe	447	18,62

Tabela 2. Czas trwania stadiów embrjonalnych u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 18°C

Table 2. Lasting time of embryonic stadia of *Tegenaria artica* C. L. Koch at the temperature 18°C.

Lp.	Faza	Stadium embrjonalne	godziny	doby
1	A	bez widocznej blastodermy	25	1,04
2		wczesna blastoderma	12	0,50
3		blastoderma	23	0,96
4		późna (zwarta) blastoderma	12	0,50
5	B	dysk zarodkowy	21	0,87
6		plytka pierwotna	34	1,42
7		<i>cumulus primitivus</i>	31	1,29
8		smuga zarodkowa	25	1,04
9		metameria smugi zarodkowej	30	1,25
10	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	161	6,71
11		rewersja	27	1,12
12		wydłużanie się odnóży	46	1,92
13		wylęgowe	115	4,79

2. Przebieg embriogenezy w temperaturze 23°C

2. The process of embryogenesis at the temperature 23°C.

Rozwój badanego pająka w tej temperaturze trwał średnio 335 godzin, a więc prawie 14 dób (tab. 4, 7). Pierwsze stadium rozwojowe – wczesna blastoderma, w którym jądra potomne wraz z częścią plazmy układają się w tak zwane rozety, rozpoczęło się po 18 godzinach inkubacji. Przez kolejnych 8 godzin następowało dalsze zagęszczenie komórek na powierzchni żółtka, doprowadzając po 26 godzinach od momentu zniesienia jaj do utworzenia się ściślej blastodermy. Końcowy moment tej fazy prowadzący do zwarcia zarodka (późna blastoderma) rozpoczął się po 44 godzinach rozwoju i trwał 5 godzin (tab. 3, 4). Ogólnie, na stadia blastodermalne (Faza A) w tej temperaturze przypadało średnio 14,63 % czasu całego rozwoju, tj. 49 godzin. Najdłużej w tej fazie trwało stadium blastodermy, bo aż 18 godzin (tab. 4).

Druga faza rozwoju embrionalnego (faza B), wyznaczona od czasu powstania dysku zarodkowego do metamerii smugi zarodkowej trwała w porównaniu z pierwszą ponad 2 razy dłużej – 111 godzin, co stanowiło 33,13 % całego czasu rozwoju. Poszczególne stadia tej fazy następowały dość regularnie, średnio raz na dobę (co 19 – 25 godzin). Główny etap tej fazy, to znaczy metameria smugi zarodkowej stwierdzono po 137 godzinach inkubacji.

Na trzecią, końcową fazę przypadło 52,24 % całej embriogenezy – to jest 175 godzin. Rewersja, podobnie jak w temperaturze 18°C, przebiegała według typu *Entelegynae* i trwała 29 godzin, a stadium wylęgowe 59 godzin, to jest 2,46 doby (tab. 3, 4, 7). Zmian teratologicznych u badanych embrionów nie stwierdzono.

Tabela 3. Czas rozpoczynania się poszczególnych faz i stadiów

embrionalnych u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 23°C

Table 3. The time of beginning of *Tegenaria atrica* C. L. Koch's each embryonic phase and stadium at the temperature 23°C.

Lp.	Faza	Stadium embrionalne	Początek po	
			godzinach	dobach
1	A	wczesna blastoderma	18	0,75
2		blastoderma	26	1,08
3		późna (zwarta) blastoderma	44	0,83
4	B	dysk zarodkowy	49	2,04
5		płytką pierwotną	68	0,83
6		<i>culumus primitivus</i>	93	3,87
7		smuga zarodkowa	117	4,87
8		początek metamerii smugi zarodkowej	137	5,71
9	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	160	6,67
10		rewersja	230	9,58
11		wydłużanie się odnóży	259	10,79
12		wylęgowe	276	11,50

Tabela 4. Czas trwania stadiów embrjonalnych u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 23°C

Table 4. Lasting time of embryonic stadia of *Tegenaria artica* C. L. Koch at the temperature 23°C

Lp.	Faza	Stadium embrjonalne	godziny	doby
1	A	bez widocznej blastodermy	18	0,75
2		wczesna blastoderma	8	0,33
3		blastoderma	18	0,75
4		późna (zwarta) blastoderma	5	0,21
5	B	dysk zarodkowy	19	0,79
6		płytką pierwotną	25	1,04
7		<i>cumulus primitivus</i>	24	1,00
8		smuga zarodkowa	20	0,83
9		metameria smugi zarodkowej	23	0,96
10	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	70	2,92
11		rewersja	29	1,21
12		wydłużanie się odnóży	17	0,71
13		wylęgowe	59	2,46

3. Przebieg embriogenezy w temperaturze 28°C

3. The process of embryogenesis at the temperature 28°C.

Rozwój embrjonalny w tej temperaturze trwał średnio 216 godzin – 9 dób (tab. 6, 7). Stadia blastodermalne skończyły się po 32 godzinach, co stanowiło 14,81 % czasu całkowitego embriogenezy. Wczesna blastoderma pojawiła się po 12 godzinach i utrzymywała się przez około 6 godzin. Stadium następne – właściwa blastoderma, trwało przez dalsze 9 godzin, po których nastąpiło zwarcie zarodka.

Poszczególne stadia następnego etapu rozwoju – fazy B zmieniały się średnio co 16 – 17 godzin, za wyjątkiem stadium smugi zarodkowej, którą obserwowano tylko przez 7 godzin. Druga faza (faza B) rozwoju utrzymywała się przez 33,80 % całości czasu embriogenezy (tab. 7).

Trzecia faza (C) rozpoczynająca się pojawieniem się pierwszych zawiązków odnóży głowotułowia, następowała po 105 godzinach inkubacji i trwała 41 godzin. Rewersja, podobnie jak i w poprzednich wariantach temperaturowych była typu *Enteleginae* i wystąpiła po 146 godzinach rozwoju, a trwała 15 godzin. Ostatnie stadium embriogenezy – wylęg – trwało 32 godziny. Także stadium rewersyjne rozpoczynało się w 146 godzinie rozwoju i trwało 16 godzin (tab. 5, 6, 7). W tej temperaturze nie odnotowano u badanych embrionów zmian teratologicznych.

Tabela 5. Czas rozpoczynania się poszczególnych faz i stadiów embriogenezy u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 28° C

Table 5. The time of beginning of each embryogenesis phase and stadium at *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the temperature 28°C.

Lp.	Faza	Stadium embrionalne	Początek po	
			godzinach	dobach
1	A	wczesna blastoderma	12	0,50
2		blastoderma	18	0,75
3		późna (zwarta) blastoderma	27	1,12
4	B	dysk zarodkowy	32	1,33
5		płytką pierwotną	48	2,00
6		<i>culumus primitivus</i>	65	2,71
7		smuga zarodkowa	82	3,42
8		początek metamerii smugi zarodkowej	89	3,71
9	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	105	4,37
10		rewersja	146	6,08
11		wydłużanie się odnóży	161	6,71
12		wylęgowe	184	7,67

Tabela 6. Czas trwania stadiów embrjonalnych u *Tegenaria atrica*

C. L. Koch w temperaturze 28°C

Table 6. Lasting time of embryonic stadia of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the temperature 28°C

Lp.	Faza	Stadium embrjonalne	godziny	doby
1	A	bez widocznej blastodermy	12	0,50
2		wczesna blastoderma	6	0,25
3		blastoderma	9	0,37
4		późna (zwarta) blastoderma	5	0,21
5	B	dysk zarodkowy	16	0,67
6		płytki pierwotna	17	0,71
7		<i>cumulus primitivus</i>	17	0,71
8		smuga zarodkowa	7	0,29
9		metameria smugi zarodkowej	16	0,67
10	C	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	41	1,71
11		rewersja	15	0,62
12		wydłużanie się odnóży	23	0,96
13		wylęgowe	32	1,33

Tabela 7. Czas trwania faz rozwoju embrjonalnego u *Tegenaria atrica*

C.L. Koch w różnych temperaturach

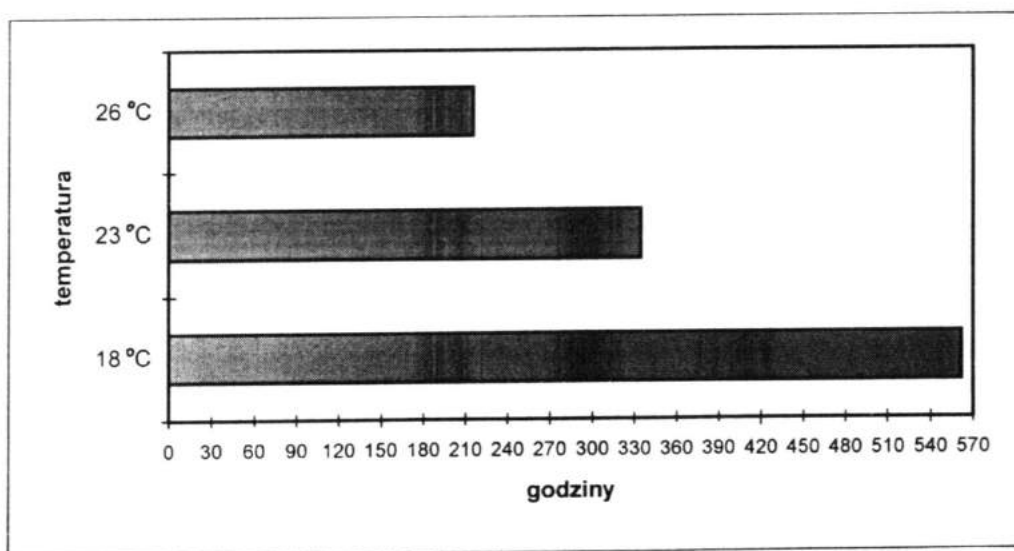
Table 7. Lasting time of embryonic development phases of *Tegenaria atrica*

C. L. Koch at different temperatures

Tempera- tura	Faza A		Faza B		Faza C		Ogółem godzin
	liczba godzin	% czasu	liczba godzin	% czasu	liczba czasu	% czasu	
18°C	72	12,81	141	25,09	349	62,10	562
23°C	49	14,63	111	33,13	175	52,24	335
28°C	32	14,81	73	33,80	111	51,39	216

Omówienie wyników i dyskusja

Jak wynika z obserwacji temperatura ma zasadniczy wpływ na przebieg i czas trwania procesu embriogenezy u pająka *Tegenaria atrica* C. L. Koch. Najdłużej, zgodnie z wcześniejszymi przypuszczeniami, rozwijały się embriony inkubowane w temperaturze najniższej, to znaczy 18°C. Średni czas embriogenezy wyznaczono na 562 godziny (23,4 dób). Podwyższenie temperatury do 23°C skróciło ten proces prawie o połowę, bo do 335 godzin (13,9 dób.). Dalsze podwyższenie temperatury inkubacji do 28°C skróciło rozwój do 216 godzin (9 dób) (tab. 7, ryc. 1). Tak więc inkubowanie zarodków w temperaturze niższej o 5°C w stosunku do optimum (23°C) wydłuża rozwój o 227 dni, tj. o 40,39 %. Jeśli inkubacja zachodzi w temperaturze o 5°C wyższej od optymalnej, to rozwój ulega skróceniu o 119 dni, tj. 35,52 %.



Ryc. 1. Średni czas rozwoju embrionalnego u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturach 18°C, 23°C i 28°C

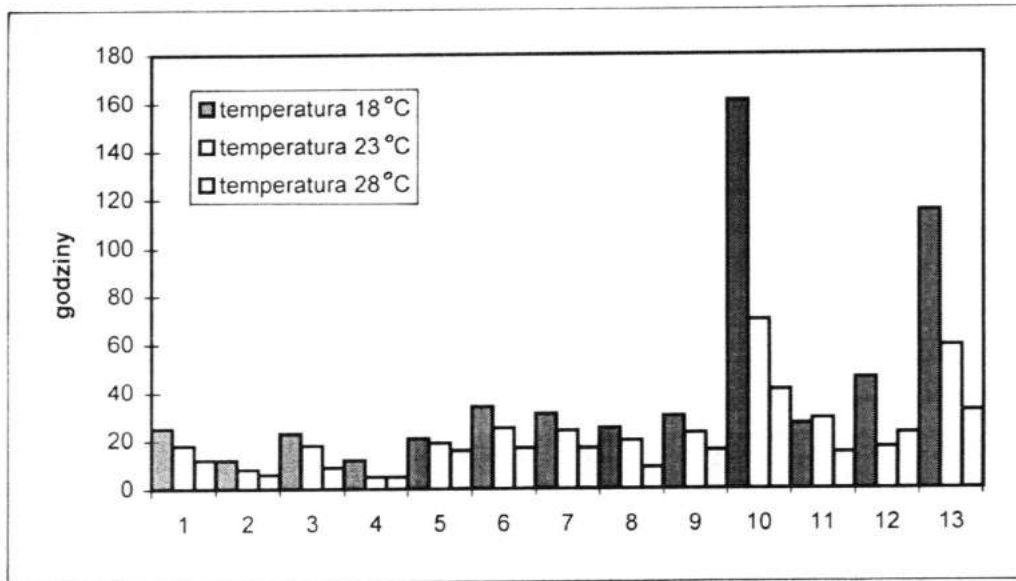
Fig. 1. The average time of embryonic development of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the temperature – 18°C, 23°C and 28°C

Podobnie jak cały okres rozwoju embrionalnego, wraz ze wzrostem temperatury skracały się także jego kolejne stadia. Ta reguła dotyczyła większej części embriogenezy. Odchylenia od niej dotyczyły jedynie stadium późnej blastodermy i stadium rewersyjnego. Odchylenia w tych przypadkach polegały na tym, że pierwsze z podanych stadiów w temperaturze 23°C i 28°C utrzymywało się przez taką samą liczbę godzin (5 godzin), a więc nie stwierdzono tutaj przyśpieszenia. Należy przypuszczać, że w tym przypadku zadziałały mechanizmy obronne, nie dopuszczając do groźnego dla dalszego przebiegu embriogenezy skrócenia tego okresu. Drugie natomiast stadium, tj. rewersja, najdłużej zachodziło w temperaturze 23°C (29 godzin). To samo stadium w temperaturze 28°C uległo już skróceniu zgodnie z ogólną tendencją do przyśpieszania rozwoju (tab. 8, ryc. 2).

Tabela 8. Czas rozpoczynania się i trwania poszczególnych stadiów embriogenezy u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w poszczególnych temperaturach inkubacji zarodków

Table 8. The time of beginning and lasting time of *Tegenaria atrica* C. L. Koch's each embryogenesis stadium at the temperatures of embryo incubation

Lp.	Stadium	Czas rozpoczęcia w godz.			Czas trwania w godz.		
		18°C	23°C	28°C	18°C	23°C	28°C
1	bez widocznej blastodermy	–	–	–	25	18	12
2	wczesna blastoderma	25	18	12	12	8	6
3	blastoderma	37	26	18	23	18	9
4	późna (zwarta) blastoderma	60	44	27	12	5	5
5	dysk zarodkowy	72	49	32	21	19	16
6	płytką pierwotną	93	68	48	34	25	17
7	<i>cumulus primitivus</i>	127	93	65	31	24	17
8	smuga zarodkowa	158	117	82	25	20	7
9	metameria smugi zarodkowej	183	137	89	30	23	16
10	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	213	160	105	161	70	41
11	rewersja	374	230	146	27	29	15
12	wydłużanie się odnóży	401	259	161	46	17	23
13	wylęgowe	407	276	184	115	59	32



Ryc. 2. Średni czas trwania stadiów embrjonalnych u *Tegenaria atrica* C. L. Koch w poszczególnych temperaturach inkubacji (faza A: stadia 1-4, faza B: stadia 5-9, faza C: stadia 10-13)
Fig. 2. The average lasting time of embryonic stadia of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the incubation temperatures (Phase A: stadia 1 – 4, Phase B: stadia 5 – 9, Phase C: stadia 10 – 13)

Powstaje pytanie – czy przyspieszenie rozwoju w poszczególnych stadiach embriogenezy jest proporcjonalne do czasu trwania całego rozwoju embrjonalnego, czy też nie. Z graficznego zestawienia wyników można wnioskować, że niektóre stadia skracają się dość równomiernie, harmonijnie (ryc. 2). Dotyczy to stadiów: embriona bez widocznej blastodermy (faza A, stadium 1), wczesnej blastodermy (A, 2), blastodermy (A, 3), dysku zarodkowego (B, 5), płytki pierwotnej (B, 6), *cumulus primitivus* (B, 7) i metamerii smugi zarodkowej (B, 9). We wszystkich pozostałych stadiach rozwojowych tej tendencji nie stwierdzono. Przyspieszenie rozwoju cechowała tutaj dość duża różnorodność, co szczególnie jaskrawo wystąpiło od momentu powstania zawiązków odnóży. Kolejne stadia tego etapu rozwoju w temperaturze 18°C trwały nieporównywalnie dłużej niż w temperaturach wyższych. Największą różnicę w czasie zaobserwowano w ostatnim stadium – wylęgowym.

Porównując czas trwania poszczególnych faz rozwoju można zauważyć, że największe dysproporcje zachodzą w fazie C, mniejsze – w fazie B (ryc. 3, tab. 7). Najbardziej harmonijnie przebiegał rozwój w fazie A.

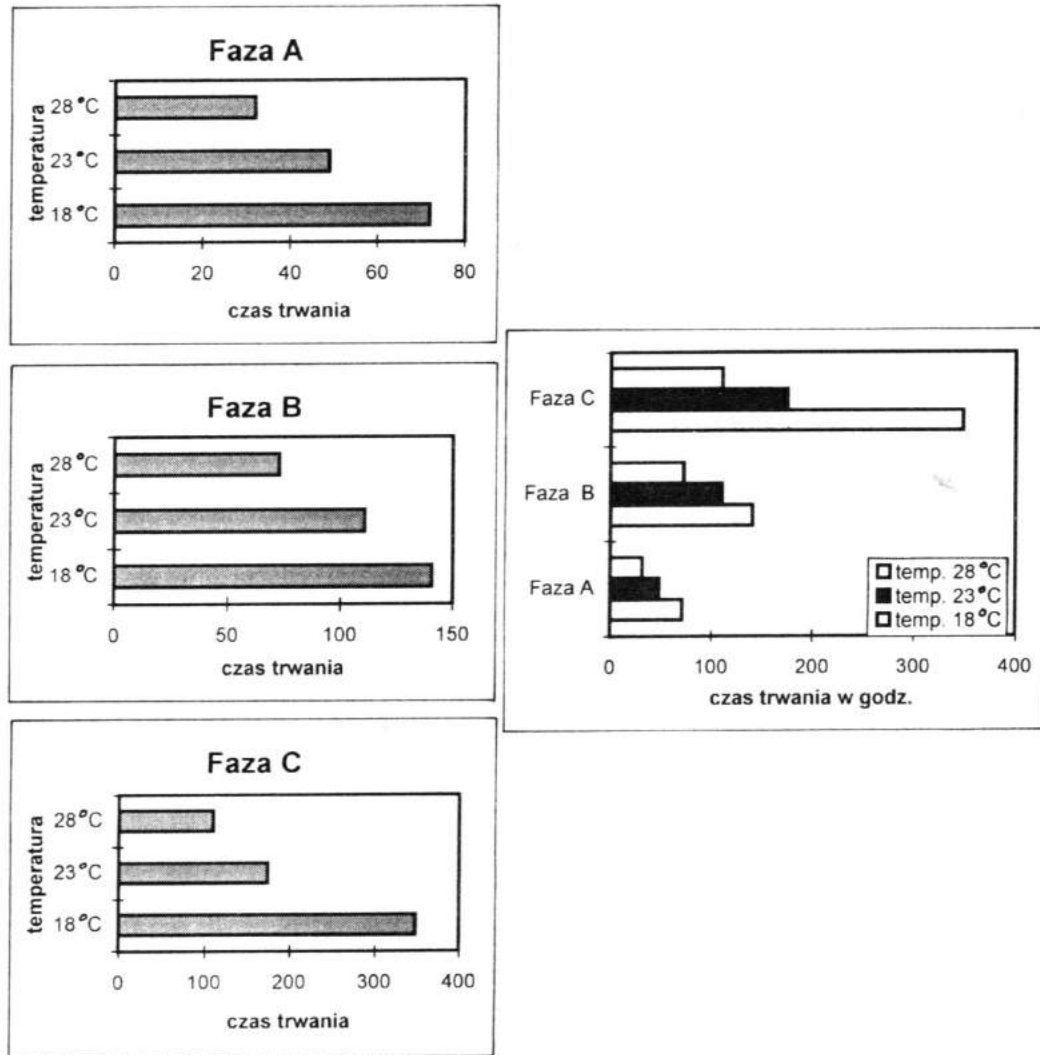
Prowadząc te badania stwierdzono wyraźną zależność między temperaturą inkubacji a czasem trwania okresu opuszczania osłon jajowych. Stadia postembrionalne cechuje dość wyraźna leniwość w opuszczaniu osłon. Jeśli zmierzyć czas upływający od momentu pojawienia się pierwszej larwy do końca tego okresu u pozostałych osobników, to okazuje się, że w temperaturze 18°C wynosi on aż 192 godziny, w temperaturze 23°C – 72 godziny, zaś w 28°C – tylko 12 godzin.

Aby lepiej zobrazować dynamikę zmian porównano czas trwania embriogenezy w temperaturach 23°C i 28°C w stosunku do czasu trwania tego procesu w temperaturze 18°C (tab. 9, ryc. 4). Gdyby przyjąć czas rozwoju w temperaturze 18°C jako wartość 100 %, to w 23°C nastąpiło przyspieszenie rozwoju o 40,39 %, a w temperaturze 28°C aż o 61,50 %, to jest o ponad połowę pierwszej wartości. Pierwsza faza, grupująca stadia przedblastodermalne i blastodermalne, została przyspieszona w temperaturze 23°C w stosunku do temperatury najniższej, tj. 18°C średnio o 31,94 % czasu. Druga część rozwoju, łącząca stadia od dysku zarodkowego do metamerii smugi zarodkowej, została w tej samej temperaturze przyspieszona o 21,28 % czasu. Pozostała część rozwoju aż do stadium wylęgowego, obliczona w ten sam sposób, wykazała przyspieszenie o 49,86 %. Zupełnie inaczej przedstawiają się podobne obliczenia dla temperatury 28°C. Pierwsza część rozwoju została przyspieszona w porównaniu z temperaturą 18°C o 55,56 %. Nieco niższą wartość przyspieszenia osiągnęła druga część rozwoju, która została przyspieszona o 48,23 % czasu. Natomiast ostatnia faza rozwojowa cechowała się bardzo dużym przyspieszeniem i trwała krócej o 68,19 % (tab. 10, ryc. 5). Ogólnie należy stwierdzić, że proces przyspieszania rozwoju embrionalnego w temperaturze 23°C był stosunkowo umiarkowany, co szczególnie dotyczy okresów do metamerii smugi zarodkowej włącznie, to znaczy dwóch pierwszych części embriogenezy. Ostatnia część rozwoju embrionalnego wykazywała przyspieszenie prawie dwukrotnie większe. Nieco inaczej przebiegało to zjawisko w temperaturze 28°C. Tutaj znacznie krócej trwały także dwie pierwsze fazy rozwoju. Natomiast końcowy etap embriogenezy wykazywał przyspieszenie znacznie większe niż w temperaturze 23°C.

Tabela 9. Czas trwania i przyspieszenie stadiów embriogenezy u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 23°C i 28°C wyrażone w procentach (w stosunku do danych z temperatury 18°C)

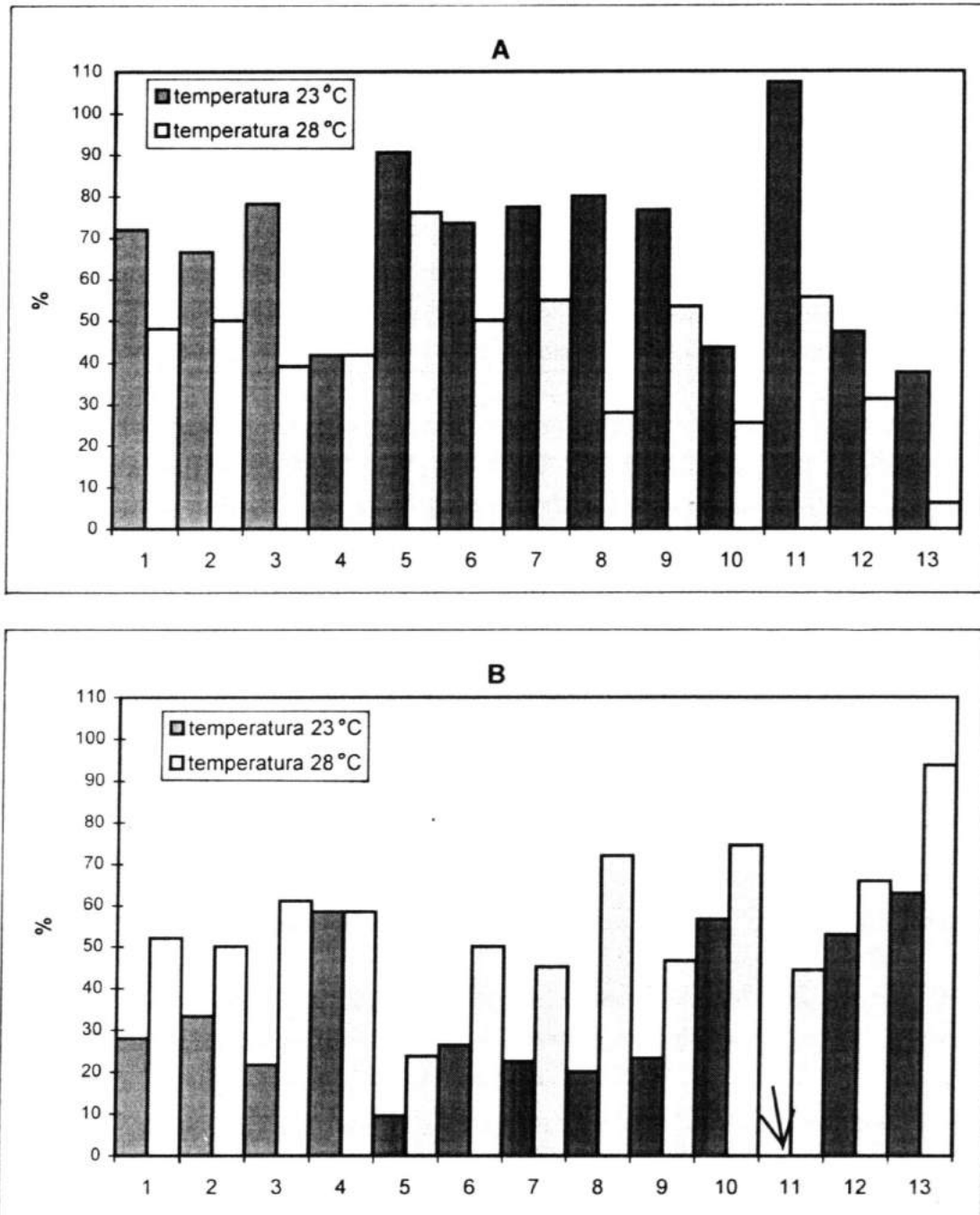
Table 9. Lasting time and acceleration of embryogenesis stadia of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the temperature 23°C and 28°C expressed in per centage (in proportion to the data of the temperature 18°C)

Lp	Stadium embrionalne	temperatura 23°C		temperatura 28°C	
		czas trwania w % czasu	przyspieszenie w % czasu	czas trwania w % czasu	przyspieszenie w % czasu
1	bez widocznej blastodermy	72,00	28,00	48,00	52,00
2	wczesna blastoderma	66,67	33,33	50,00	50,00
3	blastoderma	78,26	21,74	39,13	60,87
4	późna (zwarta) blastoderma	41,67	58,33	41,67	58,33
5	dysk zarodkowy	90,48	9,52	76,19	23,81
6	płytki pierwotna	73,53	26,47	50,00	50,00
7	<i>cumulus primitivus</i>	77,42	22,58	54,84	45,16
8	smuga zarodkowa	80,00	20,00	28,00	72,00
9	metameria smugi zarodkowej	76,67	23,33	53,33	46,67
10	powstanie i wstępny rozwój zawiązków odnóży	43,48	56,52	25,46	74,54
11	rewersja	107,40	opóźnienie o 7,40%	55,55	44,45
12	wydłużanie się odnóży	36,96	63,04	50,00	50,00
13	wylęgowe	51,30	48,70	27,83	72,17



Ryc. 3. Średni czas trwania poszczególnych faz rozwoju embrionalnego u *Tegenaria atrica* C. L. Koch w poszczególnych temperaturach inkubacji

Fig. 3. The average lasting time of each embryonic development phase of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the incubation temperatures



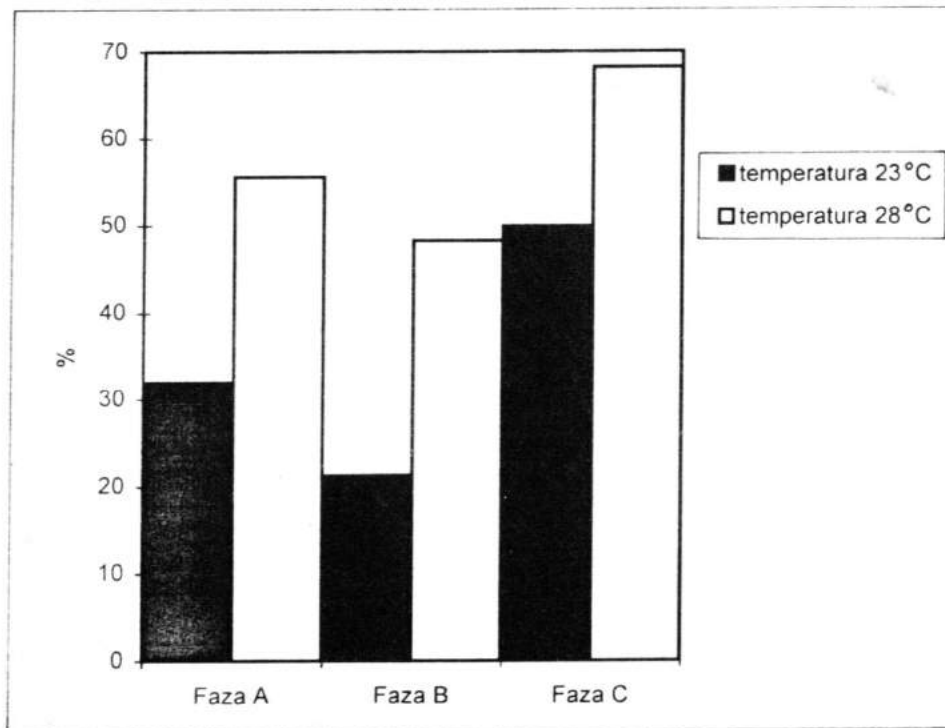
Ryc. 4. Czas trwania (A) i przyspieszenie stadiów embrjonalnych (B) u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 23°C i 28°C wyrażone w procentach (w stosunku do danych z temperatury 18°C)

Fig. 4. Lasting time (A) and acceleration of embryonic stadia (B) of *Tegenaria atrica* C. L. Koch at the temperature 23°C and 28°C expressed in percentage (in proportion to the data of the temperature 18°C)

Tabela 10. Średni czas przyśpieszenia w 3 fazach rozwoju embrionalnego u *Tegenaria atrica* C.L. Koch wyrażony w procentach (w stosunku do danych z temperatury 18°C)

Table 10. The average time of acceleration in 3 embryonic development phases of *Tegenaria atrica* C. L. Koch expressed in percentage (in proportion to the data of the temperature 18°C)

Temperatura	Faza A	Faza B	Faza C
23°C	31,94	21,28	49,86
28°C	55,56	48,23	68,19



Ryc. 5. Średnie przyśpieszenia trzech faz okresu embrionalnego u *Tegenaria atrica* C.L. Koch w temperaturze 23°C i 28°C wyrażone w procentach (w stosunku do danych z temperatury 18°C)

Fig. 5. The average of acceleration of *Tegenaria atrica* C. L. Koch's 3 phases of embryonic stage at the temperature 23°C and 28°C expressed in percentage (in proportion to the data of the temperature 18°C)

Podane wyżej informacje na temat różnic w czasie trwania poszczególnych stadiów rozwojowych określają przyśpieszenia kolejnych stadiów embriogenezy

u *Tegenaria atrica* C. L. Koch. Pozwalają one wysunąć twierdzenie, że przyspieszenie embriogenezy przebiega nieharmonijnie i jest ściśle związane z temperaturą inkubacji.

Analiza wszystkich danych liczbowych pozwala wnioskować, że podwyższenie temperatury do momentu wystąpienia tego czynnika w granicy optimum skraca rozwój embrionalny bardzo znacznie. Dalsze natomiast podwyższanie temperatury także może skracać ten proces, ale przyspieszenie jest już znacznie mniejsze. Ten fakt pozwala przypuszczać, że tempo rozwoju embrionalnego jest bezpośrednio związane z temperaturą inkubacji, ale efektywność przyspieszenia podlega fizjologicznej kontroli. Stąd przebieg embriogenezy i czas jej trwania są cechami stałymi u badanego pająka.

Nieco inaczej przedstawia się natomiast proces embriogenezy w temperaturach znacznie wyższych od optimum, które mogą wywoływać efekty teratogenne. Tam fizjologiczna kontrola zabezpieczająca ten proces zawodzi – jak to dowiedli Jacuński, Jubertie, Mikulska (op.cit.). Przedstawione wyniki potwierdzają tezę, że czynniki środowiska działają najbardziej ograniczająco w okresie rozrodu, a granice tolerancji dla osobników w czasie rozwoju embrionalnego są znacznie mniejsze niż w innych okresach życia (Ruszkowska, Oprychałowa 1969).

Wnioski

1. Temperatura jest czynnikiem abiotycznym środowiska, mającym zasadniczy wpływ na przebieg i czas trwania procesu embriogenezy u pająka *Tegenaria atrica* C. L. Koch.
2. Zmieniając temperaturę z 18°C do 28°C można skrócić czas rozwoju embrionalnego o ponad połowę (562 godziny – 216 godzin).
3. Efektywność przyspieszenia rozwoju embrionalnego w temperaturach od 18°C do optimum (23°C) jest większa niż w temperaturach powyżej optimum.
4. Przyspieszenie w kolejnych stadiach rozwoju embrionalnego aż do momentu powstania metamerii smugi zarodkowej było w badanych temperaturach prawie harmonijne. W pozostałej zaś części embriogenezy wykazano znaczne różnice w czasie ich trwania.
5. W stosunku do wyników uzyskanych w temperaturze 18°C, rozwój embrionalny w temperaturze 23°C charakteryzował się do momentu metamerii smugi zarodkowej stosunkowo niewielkim przyspieszeniem (31,94 % i 21,28 % czasu). Pozostała część embriogenezy została przyspieszona o 49,86 % czasu.

6. Przyspieszenie w temperaturze 28°C było znaczne do momentu powstania metamerów na smudze zarodkowej (55,5 % i 48,23 % czasu). Ostatnia zaś faza miała przyspieszenie podobne jak w temperaturze 23°C.
7. Stadium późnej blastodermy trwa tak samo długo (5 godzin) w temperaturze 23°C i 28°C. Należy sądzić, że pięć godzin to minimalny czas trwania tego stadium rozwojowego. Można przypuszczać, że jest związane z istnieniem mechanizmów ochronnych, które nie dopuszczają do zmian w tej ważnej fazie rozwoju embrionalnego.
8. Z punktów 5 i 6 należy wnioskować, że przyspieszenie rozwoju embrionalnego badanego pająka w temperaturze zbliżonej do optimum zachodzi głównie w ostatniej fazie embriogenezy. W temperaturze powyżej optimum przyspieszeniu ulegają głównie 2 pierwsze fazy rozwoju (do momentu metamerii smugi zarodkowej).
9. Powtarzalność wyników dotyczących przyspieszenia rozwoju embrionalnego w poszczególnych temperaturach inkubacji świadczy o silnym mechanizmie fizjologicznej kontroli tego procesu.

Bibliografia

- Buche W., 1966: *Beiträge zur Ökologie und Biologie Winterreifer Kleinspinnen mit besonderer Berücksichtigung der Linyphiiden Macrargus rufus rufus* (Wider), *Macrargus rufus carpenteri* (Cambridge) und *Centromerus silvaticus* (Blackwall). Z. Morph. Ökol. Tiere 57: 529-448.
- Engelhardt W., 1964: *Die mitteleuropäischen Arten der Gattung Trochosa C. L. Koch, 1948 (Araneae, Lycosidae)*. Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autokologie. Z. Morph. Ökol. Tiere, 54: 219-392.
- Jacuński L., 1969: *The effect of temperature treatment at various stages of embryonic development on the formation of monstrosities in the spider Tegenaria atrica C. L. Koch*, Bull. Ac. Pol. Sci. Cl. II.17, No 9: 555-556.
- Jacuński L., 1970: *Zależność okresu rozwoju embrionalnego pająka Tegenaria atrica C. L. Koch od temperatury*. Zesz. Nauk. UMK w Toruniu; Nauki Mat. Przynr. 22, Biologia 12: 13-25.
- Jacuński L., 1971: *Temperature induced developmental monstrosities in Tegenaria atrica C. L. Koch (Araneae, Agelenidae)*. Zool. Polon. 21: 285-316.
- Jacuński L., 1981: *Anomalia nogogłaszczka wywołana działaniem podwyższonej temperatury na embriony Tegenaria atrica C. L. Koch*. Przegl. Zool., 1: 149-150.

- Jacuński L., 1983: *Nowe dane o zaburzeniach wewnętrznej metamerii wywołanej eksperymentalnie u Tegenaria atrica C. L. Koch*. Przegl. Zool., 2: 219-223.
- Jacuński L., 1984: *Studia nad teretogenezą eksperymentalną u pająka Tegenaria atrica C. L. Koch*, Wydawnictwo Naukowe UMK Toruń.
- Jacuński L., Templin J., 1992: *Anatomical Examination of the Anterior Prosoma in Bicephalous Monsters of Tegenaria atrica C. L. Koch*. Bull. Ac. Pal. Sci. Vol 40, No 2: 155-158.
- Jacuński L., 1992a: *Anomalia złożone odnóży u Tegenaria atrica C. L. Koch*. Przegl. Zool. 1-4: 255-257.
- Jacuński L., 1992b: *Pająk trójgłowy Tegenaria atrica C. L. Koch*. Przegl. Zool. 1-4: 269-272.
- Juberthie C. 1962: *Etude des symétries provoquées par la température chez un Opilion (Arachnides)*. C.R. Acad. Sci. 254: 1674-2676.
- Juberthie C., 1963a: *Production expérimentale de l'hétérostomie chez un Opilion*. C.R. Acad. Sci., 256: 3363-3365.
- Juberthie C., 1963b: *Monstruosités observées chez les Opilions*. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2 ser., 35, 2: 167-171.
- Juberthie C., 1964: *Recherches sur la biologie des Opilions* (Théses Fac. Sci. Un. Toulouse, 215: 1-237), Ann Spéléologie, 19: 1-238.
- Juberthie C., 1968: *Tératologie expérimentale chez un Opilion (Arachnidae)*. J. Embryol. Exp. Morp., 19, 1: 49-82.
- Le Guelte L., 1963: *Développement accéléré de l'araignée Zilla x-notata Cl. (Argiopidae)*. Bull. Mus. Nat. D'Hist. Nat (France) 2 Ser., 35: 273-274.
- Mikulska I., 1973: *Experimentally induced developmental monstrosities in the water spider Argyroneta aquatic (Clerck)*. Zool. Polon., 22: 127-134.
- Mikulska I., Jacuński L., 1968: *Fecundity and reproduction activity of the spider Tegenaria atrica C. L. Koch*. Zool. Polon., 18: 97-106.
- Mikulska I., Jacuński L., 1970: *A two-headed monster of the spider Tegenaria atrica C. L. Koch*. Acta Arachnologica, Japan, Osaka, 23, No 1: 17-19.
- Mikulska I., Jacuński L., 1971: *Dichotomy in embryos the spider Tegenaria atrica C. L. Koch induced by supraoptimal temperature treatment in early embryogeny*. Zool. Polon., 21: 281-284.
- Ruszkowska I., Oprychałowa I., 1969: *Wybrane działy ekologii owadów – czynniki abiotyczne*. Skrypty W.S.R. Wrocław Nr 54.
- Seitz K. A., 1967: *Untersuchungen über dynamische Vorgänge im Ei der Spinne Cupiennius salei (Ctenidae) mittels Röntgen-Barrieren*. Zoll. Jb. Anat., 84: 343-374.

- Seitz K. A. 1970: *Embryonale Defekt und Doppelbildungen im Ei der Spinne Cupiennius salei* (Ctenidae). Zool. Jb. Amnat., 87: 588:639.
- Sekiguchi K., 1952: *The occurrence of double embryos in spider eggs after centrifugation*. Arachnol. News., 1: 1-4.
- Sekiguchi K., 1957: *Reduplication in spider eggs produced by centrifugation*. Sci. rep. Tokyo Kyoiku Daigaku. Sect. B. 8: 227-280.
- Yoshikura M., 1969: *Effects of ultraviolet irradiation on the embryonic development of a Liphistiid spider, Heptathela Kimurai*. Kumamoto J. Sci. B. 9, No 2: 57-108.

**THE INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE DURATION
OF EMBRYONIC STAGES OF *TEGENARIA ATRICA* C. L. KOCH
(*AGELENIDAE*)**

Summary

The influence of temperature on the duration of embryonic stages of *Tegenaria atrica* C. L. Koch has been examined. Initial examinations of the influence of temperature on the embryonic and postembryonic development of certain species have shown that this ecological factor may regulate all phases of morphogenesis (Le Guelte 1963; Engelhardt 1964; Buche 1966; Jacuński 1970).

In order to show the influence of temperature on the course of embryogenesis, embryos were incubated at 18°C, 23°C (thermal optimum), and 28°C. The eggs of which embryos were developing were obtained from females kept at 23°C in the blacked out room. The eggs came from the first four lays.

First embryonic stages, which one distinguished 13, were diagnosed. 3 developmental phases were determined. The phase A covered stages from a preblastoderm to a late blastoderm, the phase B – from an embryonic disk to the metamorphism of an embryonic trail, the phase C – from the formation of limb nuclei to the hatch whose completion was the moment of leaving egg covers by larvae.

The analysis allows us to state that temperature has a decisive influence on the course and duration of the embryogenesis process in a spider *Tegenaria atrica* C. L. Koch. The development of embryos took most time (562 hours) at 18°C, least (216 hours) at 28°C. The temperature lower by 5°C than the optimal temperature lengthens the duration of development by 40,39 % while higher by 5°C shortens

by 35.52 %. It was also – found out that the duration of particular stages and developmental phases shortens along with the growth of temperature.

Such a rule concerned most parts of embryogenesis. Deviations from it were found in two stages – a late blastoderm and a reversible stage. Regarding the first, it took the same number of hours (5) at 23° C and 28° C. This testifies to the existence of defence mechanisms that stop the disturbance with dangerous consequences from occurring in the embryonic development.

The acceleration of particular stages in relation to the duration of the whole embryonic development is quite steady. This harmony is specially noticeable for most stages of the first (A) and the second (B) developmental phase. In the remaining stages and phases this tendency was not found. The researches also showed that temperature has a marked influence on the duration of the period of leaving egg covers by all larvae. At 18°C it took up to 192 hours, at 23°C – only 72 hours, at 28°C – only 12 hours.

The dynamics of changes was also represented by comparing the duration of particular phases of the postembryonic development at 23°C and 28°C in relation to the incubation temperature of 18°C being taken for 100 %. At 23°C the phase A was accelerated by 31,94 %, the phase B by 21,28 %, and the phase C by 49,86 %. In the case of incubation at 28° C these data are as follows: the phase A – 55,56 %, the phase B – 48,23 % and the phase C – 68,19 %. What results from it is that the acceleration of embryogenesis proceeds inharmoniously and is strictly related to the incubation temperature.

One can come to the conclusion that a rise in temperature till this factor approaches the optimum considerably shortens the embryonic development. A further rise in temperature shortens this process, too, however, it does in a considerably lesser degree. Thus the rate of the embryonic development is directly related to the incubation temperature, but the efficiency of acceleration is submitted to physiological control. Therefore, the course of embryogenesis and its duration are features constant for a given spider.