Scheren und Cheliceren : natürliche Werkzeuge bei Krebsen und Spinnentieren

Autor(en): **Foelix, Rainer / Erb, Bruno / Wullschleger, Benno**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **36 (2005)**

PDF erstellt am: **26.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-173111

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

RAINER FOELIX, BRUNO ERB & BENNO WULLSCHLEGER

Scheren und Cheliceren – natürliche Werkzeuge bei Krebsen und Spinnentieren

Claws and chelicerae – natural tools in crabs and arachnids
Crab claws and scorpion pincers are well-known ‚tools' in arthropods. It seems obvious that they can grab and hold objects at a safe distance from the body, and thus can be used for prey capture or in defense. From a biomechanical view point these ‚natural tools' are less studied and much less understood. This is even more true for the various arachnid orders such as spiders, whip spiders, scorpions, opilionids and mites. Their main ‚tools' are the so-called chelicerae, pincerlike appendages with a movable fang and in some cases a poison canal. A closer inspection of their functional morphology reveals many ingenious technical solutions with regard to joint construction, muscle control and movability of various joints, grabbing or cutting action of the pincers and so forth. A cross comparison of claws and chelicerae between crabs, scorpions, spiders and whip spiders shows that crabs have relatively large, powerful claws with a strong closer and a weak opener muscle; scorpions have similar large pincers on their pedipalps (which lack an opener muscle) and small scissorlike chelicerae; spider chelicerae are subchelate grasping devices with additional poison glands; whip spiders' chelicerae lack poison glands but mechanically resemble scorpion chelicerae. In summary, each arachnid order shows different variations of one basic model, and even within the same order different biomechanical solutions have evolved.

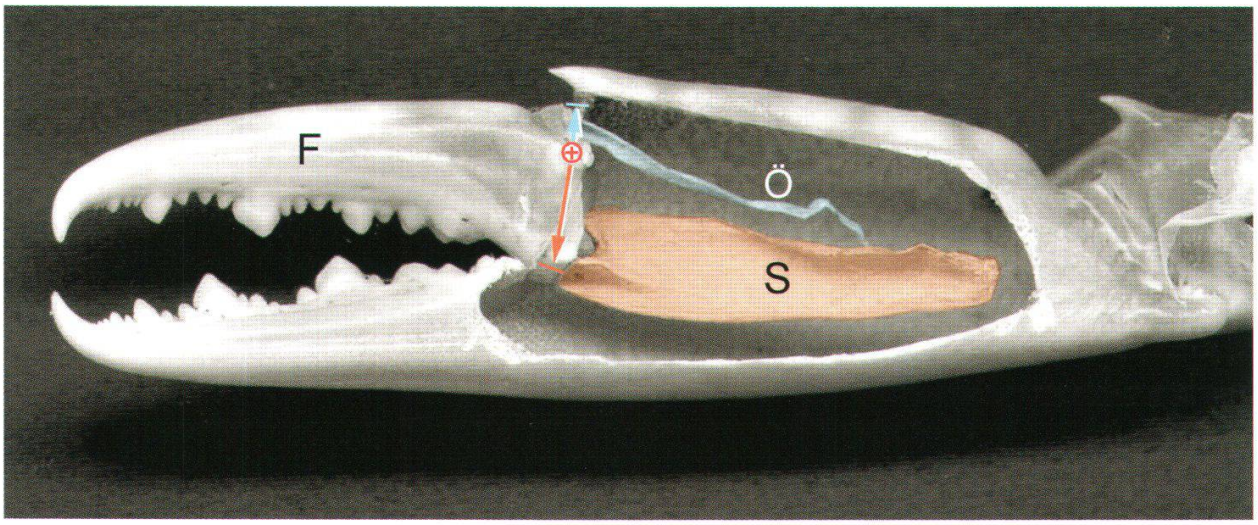
1. Einleitung

Zu den bekanntesten ‚Scheren' im Tierreich zählen sicher die grossen Greiforgane von Krebsen und Skorpionen. Technisch gesehen müsste man sie eher als Zangen bezeichnen, denn eine echte Scherbewegung mit aneinander vorbei gleitenden Scherenblättern liegt eigentlich nicht vor. Richtige Scheren kommen zwar auch vor, sie sind aber meist klein und unauffällig; hierher gehören z.B. die Cheliceren von Skorpionen und Geisselspinnen. Zur Begriffsklärung: Cheliceren nennt man das vorderste Gliedmassenpaar bei Spinnentieren, welches dicht vor der Mundöffnung steht und vor allem zum Ergreifen der Nahrung dient. Dabei wird das gut bewegliche Endglied (Klaue) einfach gegen das vorletzte Glied eingeschlagen und funktioniert dadurch als Greiforgan. Einen solchen Zustand bezeichnen die Zoologen als subchelat. Ist dagegen das vorletzte Glied seitlich verlängert und bildet damit einen ‚fixen' Finger als Widerlager zum beweglichen Endglied, so spricht man von chelat. Die grossen Zangen der Krebse und Skorpione sind demnach chelat, während die Beisswerkzeuge (Cheliceren) der Spinnen als subchelat gelten. Auch bei vielen Insekten sind solche subchelate Greifwerkzeuge anzutreffen, etwa bei den Raubbeinen von Gottesanbeterinnen oder bei der ‚Fangmaske' von Libellenlarven. Ziel

der vorliegenden Untersuchung war es, die Scheren und Cheliceren bei verschiedenen Gliederfüssern vergleichend zu betrachten, vor allem innerhalb der Spinnentiere (Arachnida). Dabei zeigte sich eine enorme Variationsbreite, sowohl hinsichtlich der Form als auch der Funktion der verschiedenen Greifwerkzeuge.

2. Krebszangen

Wir wollen mit dem Bau einer typischen Krebszange beginnen, weil dort die Verhältnisse am übersichtlichsten und schon mit blossem Auge gut erkennbar sind (Abb. 1). Krebszangen sind typisch chelat, denn das vorletzte Glied (Propodus) ist seitlich ver-



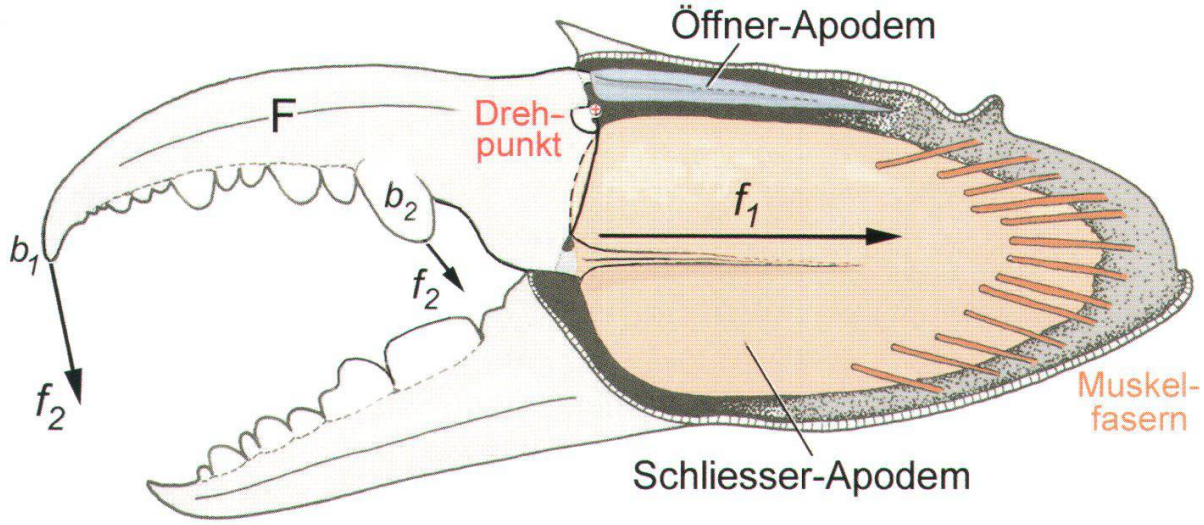


Abb. 1: Schwimmkrabbe (*Callinectes sapidus*), Zange, seitlich geöffnet. Der bewegliche Finger (F) kann scharnierartig um den Drehpunkt (+) geschwenkt werden. Am langen Hebelarm (roter Pfeil) setzt die grossflächige Sehne (Apodem) des Schliessmuskels (S) an, am kurzen Hebelarm (blauer Pfeil) das dünne Apodem des Öffnermuskels (Ö). 2x.

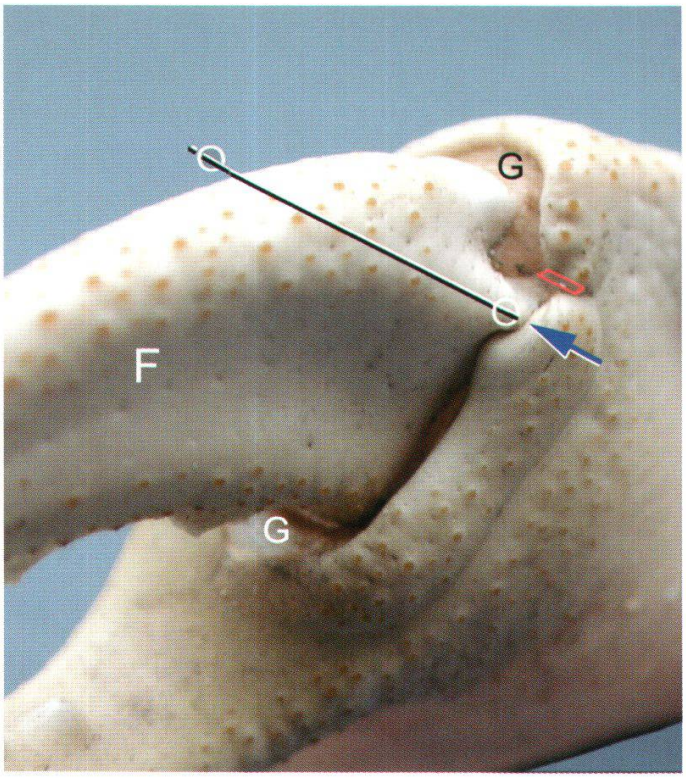
Abb. 2: Schematische Darstellung einer Krabbenzange. Die Kontraktionskraft f_1 des Schliessmuskels bewirkt verschieden große Kräfte f_2 an verschiedenen Orten (b_1, b_2) des beweglichen Fingers. Nach WARNER 1977, verändert.

längert und bildet das fixe Gegenstück zum beweglichen Endglied (Dactylus). Die Innenseiten der Zange sind meist deutlich gezähnt, doch überlappen sich diese Zähnchen beim Schliessen kaum, so dass es sich in erster Linie um ein Greiforgan handelt. Der bewegliche Finger kann scharnierartig um einen relativ weit aussen gelegenen Drehpunkt ausgeschwenkt werden. Die beiden zuständigen Muskeln – Öffner und Schliesser – sind recht unterschiedlich ausgebildet: Der Schliessmuskel nimmt fast den gesamten Innenraum des Propodus ein, während der randlich gelegene Öffner nur ein dünnes Muskelbündel bildet. Dies spiegelt sich auch in ihren Ansatzstellen, den sog. Apodemen, wider. Diese verkalkten Cuticula-Plättchen bleiben selbst nach dem Abbau der Muskulatur erhalten und sind auch bei einer längst gestorbenen Krabbe noch gut im Inneren zu sehen. Vor allem das Apodem des Schliessmuskels bildet eine ausgedehnte, blattartige Fläche in der Mitte des Propodus (Abb. 1, 2). Sie ist an der Innenseite der Fingerbasis (Dactylus) angeheftet und überträgt die Kontraktion des Schliessmuskels über einen relativ langen Hebelarm. Dadurch kommt es zu recht hohen Druckkräften an der Basis der Zange, bzw. zu geringeren Kräften an der Zangenspitze. Dies bedeutet für ein Krabbe, dass sie an verschiedenen Stellen ihrer Zange unterschiedlich fest zupacken kann (MITCHELL et al. 2003). Die Schliessmuskeln von Krabbenzangen zählen übrigens zu den stärksten Muskelfasern im ganzen Tierreich (TAYLOR 2000). Da zum Öffnen der Zange nur wenig Kraft aufgewendet werden muss, ist der Öffnermuskel nur schwach ausgebildet und der Hebelarm ist entsprechend kürzer.

„Sehr mannigfaltig ist der Aufbau der Gelenke, so dass ihre Untersuchung technisch begabten Menschen ein Fülle von Anregungen vermittelt" umschrieb RIETSCHEL (1971: 398) recht allgemein die Gelenkstruktur bei Gliederfüssern. Bei genauer Betrachtung einer Krebszange lassen sich tatsächlich zwei nebeneinander liegende Gelenke unterscheiden: halbkugelige Führungslager ganz aussen auf Höhe des Drehpunktes, und dahinter innen gelegene walzenförmige Gelenkflächen (Abb. 3, 4). Während die beiden äusseren Gelenke die Drehachse definieren und die Führung des beweglichen Fingers bestimmen, fungieren die breiten Innengelenke als Drucklager. Die Gelenkflächen sind spiegelglatt, bedingt durch eine relative dicke Lage von Epicuticula (WARNER 1977). Technisch gesehen sind diese Gelenke sehr stabil und arbeiten äusserst präzise, d.h. praktisch ohne Lagerspiel.

Oberhalb und unterhalb der Drehachse erstreckt sich an der Fingerbasis ein schmaler freier Raum, der von einer weichen Gelenkhaut aus Endocuticula eingenommen wird. Praktisch das gesamte Grundglied (Podomer) einer Krebszange wird von Muskulatur ausgefüllt, vor allem durch den grossen Schliessmuskel. Die einzelnen Muskelfasern verlaufen fächerartig zwischen den blattförmigen Apodemen und der Innenwand des Grundgliedes. Im Vergleich zu parallel verlaufenden Muskelfasern bietet eine fächerförmige Ausrichtung einer grösseren Anzahl von Muskelfasern Platz. Dies führt – bei gleichen Raumverhältnissen – zu einer Verdoppelung der Kontraktionskraft. Für die Muskulatur der grossen Hummerzangen wurden dabei enorme Kräfte gemessen, nämlich bis zu 4500 g/cm^2 (JAHROMI & ATWOOD 1969).

Es wäre allerdings falsch zu glauben, dass alle Krebszangen auf maximale Kraftentfaltung ausgelegt seien. Bei den schlanken Schwimmkrabben (z.B. *Callinectes*, Abb. 1) geht es eher um rasches Zugreifen als um grosse Kraftentwicklung. Zudem



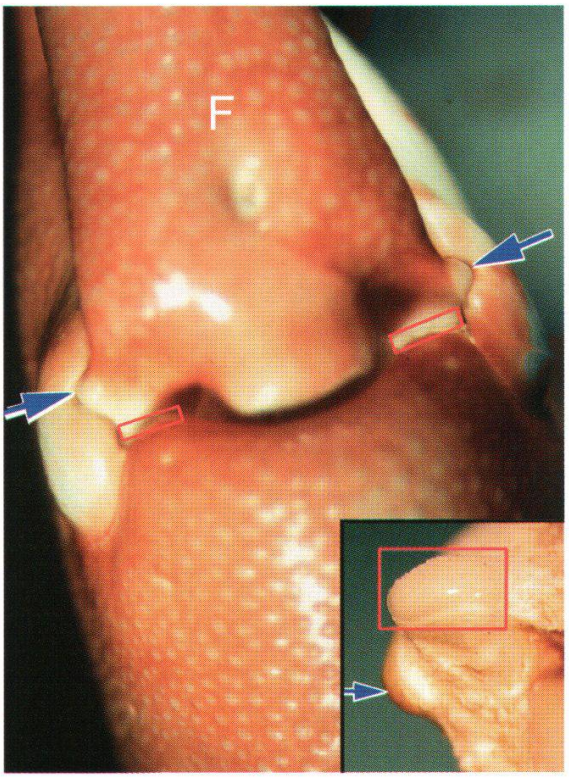


Abb. 3: Landkrabbe (*Cardiosoma guanhumi*), Einlenkung des beweglichen Scherenfingers (F) , Seitenansicht. Der blaue Pfeil zeigt die seitliche Führung der Drehachse, das rote Viereck das eigentliche Gelenk mit dem Grundglied. Über und unter der Drehachse erstreckt sich eine weiche Gelenkmembran (G). 2x.
Abb. 4: Seespinne (*Maja* sp.), Einlenkung des Scherenfingers (F), von oben gesehen. Bezeichnungen wie in Abb. 3. Das Inset zeigt die eiförmige Gelenkfläche (roter Rahmen) eines isolierten Scherenfingers von hinten; der Pfeil markiert ein halbkugeliges Drehlager als seitliche Führung. 10x.

sind bei vielen Krebsen die beiden Zangen unterschiedlich ausgebildet, eine kräftige für die Grobarbeit, die andere, kleinere, für die Feinmotorik, z.B. für das Zuführen von Nahrung zum Mund (WARNER 1977).

3. Skorpionszangen und -scheren

Bei den Skorpionen sind die grossen Greifzangen allgemein bekannt, weniger dagegen die kleinen Chelicerenscheren, die als Mundwerkzeuge eingesetzt werden (Abb. 5, 6). Die Cheliceren gelten als 1. Gliedmassenpaar und liegen ganz vorne medial am Kopf; die grossen Zangen dagegen zählen zum 2. Gliedmassenpaar (Pedipalpen) und sind vorne lateral gelegen. Obwohl die Cheliceren wie auch die Pedipalpenzangen typisch chelat sind, unterscheiden sie sich in einigen wesentlichen Merkmalen.

3.1. Pedipalpenzangen.

Auf den ersten Blick gleichen die Pedipalpenzangen den oben beschriebenen Krebszangen. Der Hauptunterschied liegt darin, dass die Pedipalpenzange beim Skorpion zwar einen kräftigen Schliessmuskel besitzt, aber keinen Öffner (SNODGRASS 1948, MATHEW 1965, ALEXANDER 1967). Isoliert man den beweglichen Finger, so findet man

zwar auf der Innenseite den Sehnenansatz für einen kräftigen Schliessmuskel, aber auf der Aussenseite fehlt der Antagonist (Öffner). Der Schliessmuskel entspringt aus dem vorletzten Segment (Tibia) und inseriert über ein cuticuläres Plättchen (Plagula-Sklerit) an der Fingerbasis (Tarsus) (Abb. 7, 8).

Wie kann nun ein Skorpion seine Zangen überhaupt öffnen? Mechanisch kommt erschwerend hinzu, dass die Drehachse des Scharniergelenks wie bei einer Türe extrem randlich liegt, so dass selbst für einen kurzen Hebelarm gar kein Platz vorhanden ist (Abb. 9). Es muss folglich alternative Mechanismen zu einer Muskelaktion geben. Von Spinnenbeinen ist bekannt, dass gewisse Gelenke zwar Beugemuskeln aber keine Strecker besitzen und dass dort eine Gelenkstreckung hydraulisch erfolgt, nämlich durch Erhöhung des Blutdruckes. Entsprechend hat man auch für die Skorpions-Pedipalpen einen hydraulischen Mechanismus postuliert. Eine Öffnung könnte aber auch durch elastische Elemente bewirkt werden, z.B. durch die Gelenkmembran zwischen beweglichem Finger und Tibia, oder auch durch eine Verformung von Skleriten im Gelenkbereich (ALEXANDER 1967, MATHEW 1965). Vermutlich betrifft eine solche passive Verformung nur die seitlich gelegenen Sklerite der Gelenkmembran, nicht aber den medialen Plagula-Sklerit, der aus massiver Cuticula besteht. Wahrscheinlich wirken beide Mechanismen zusammen, also Hydraulik und elastische Verformung von Skleriten, um eine Öffnung des Scherenfingers zu gewährleisten (SENSENIG & SHULTZ 2003, 2004, SHULTZ 1989,1991).

Im Vergleich zur Krebszange ist bei der Skorpionsschere bemerkenswert, dass es sich hier nur um ein einfaches Scharniergelenk handelt: Halbkugeligen Gelenkpfannen

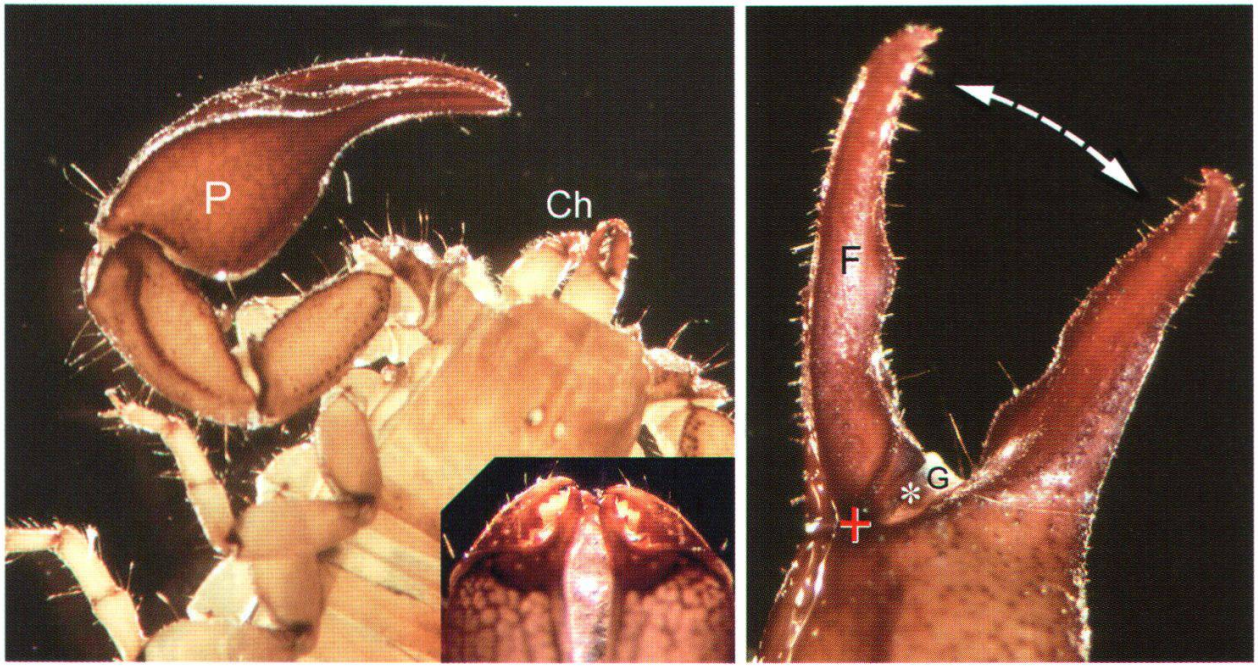
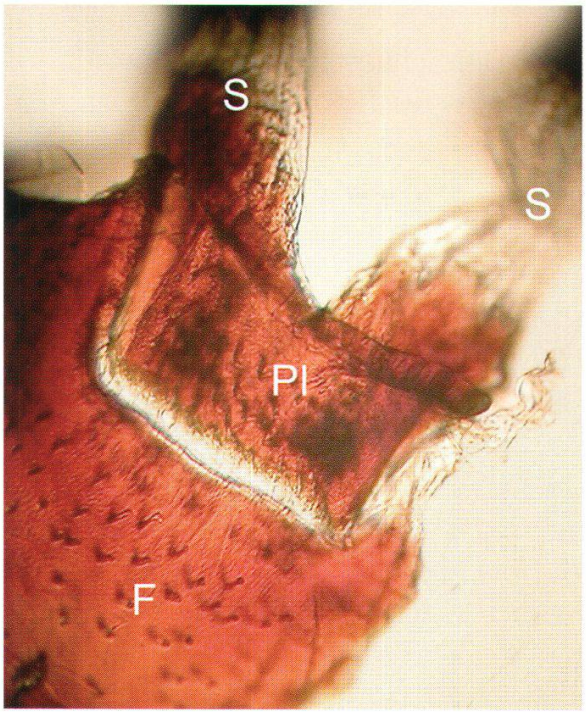


Abb. 5: Skorpion (*Euscorpius tergestinus*, Exuvie), Pedipalpen (P) und Cheliceren (Ch), Dorsalansicht. Im Vergleich zu den grossen Pedipalpenscheren sind die Cheliceren winzig. 3x. Inset: Die beiden Cheliceren eines lebenden Skorpions (*Euscorpius*) von oben; der bewegliche Finger ist aussen gelegen. 12x.

Abb. 6: Weit geöffnete Pedipalpenschere. Die Drehachse (+) des beweglichen Fingers (F) liegt extrem randlich. G = Gelenkmembran, * = elastischer Sklerit. 6x.



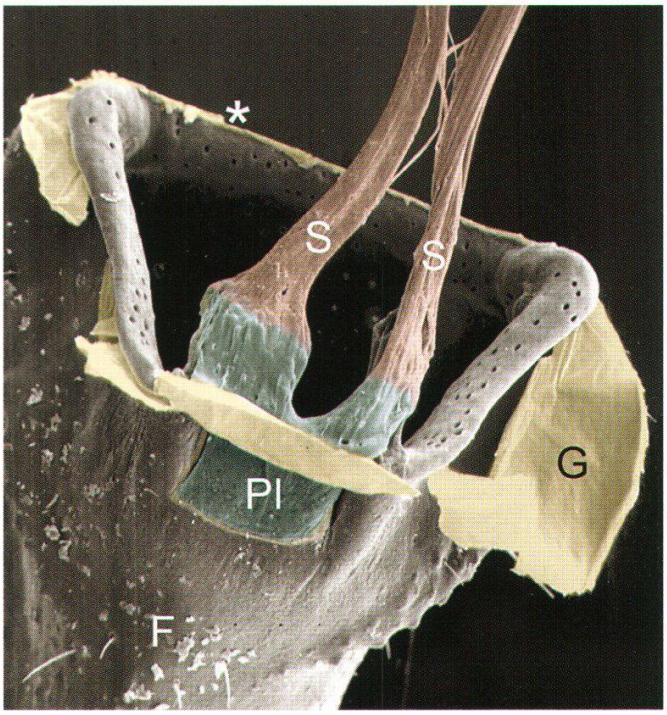
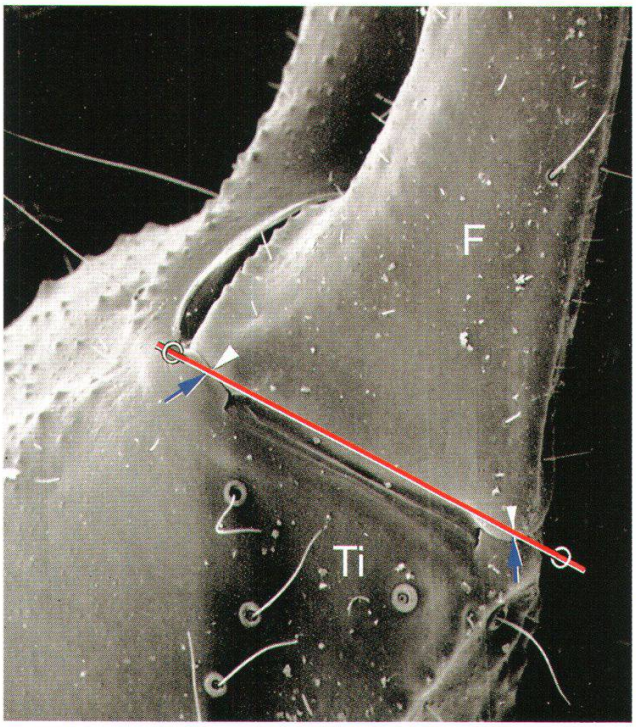


Abb. 7: Skorpion (*Euscorpius italicus*), Innenseite des Pedipalpenfingers (F) mit dem Ansatz der beiden Sehnen (S) des Schliessmuskels am Plagula-Sklerit (Pl). 75x.
Abb. 8: Isolierter Scherenfinger: Nur die Innenseite besitzt Sehnenansätze (S); an der gegenüberliegenden Aussenseite (*) fehlen die Ansätze für einen Öffnermuskel. G= Gelenkmembran. Eingefärbte rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. 50x.



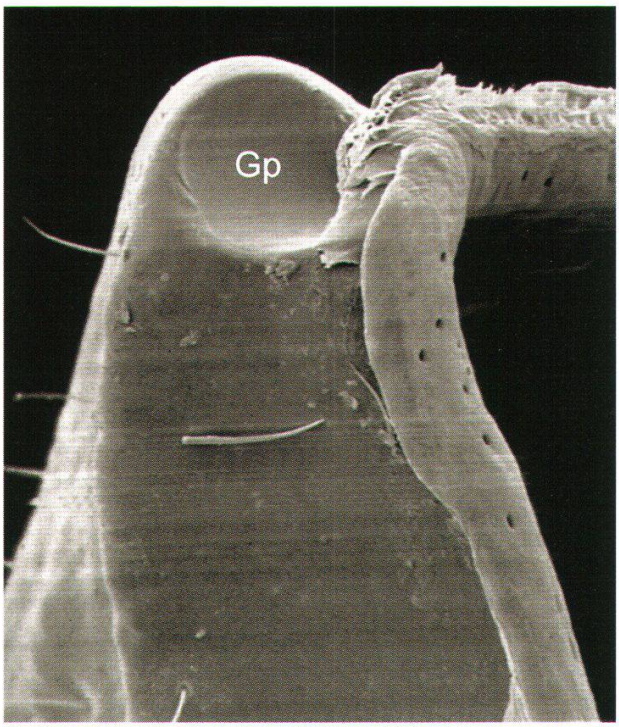


Abb. 9: Skorpion (*Euscorpius italicus*), Einlenkung des Pedipalpenfingers (F), Aussenseite. Die Drehachse (rot) liegt extrem randlich, die Führung des Fingers wird durch Gelenkköpfe im Grundglied (Ti) übernommen (blaue Pfeile). 60x.
Abb. 10: Isolierter Pedipalpenfinger, Aufsicht einer der beiden seitlich gelegenen Gelenkpfannen (Gp). Die Lage dieser Gelenkpfannen ist in Abb. 9 mit weissen Pfeilspitzen markiert. 100x.

an der Basis des beweglichen Fingers (Abb. 10) stehen entsprechend vorspringende Gelenkköpfe am Tibia-Ende gegenüber. Eine zusätzliche seitliche Führung wie bei den Krebszangen ist hier nicht ausgebildet. Gelenkkopf und Gelenkpfanne liegen übrigens nicht in der Drehachse, sondern sind etwa 45° nach vorne gedreht (Abb. 9), was sicher eine weniger stabile Konstruktion darstellt als die der seitlich geführten Krebszangen.
Für das Schliessen der Skorpionsschere ist vor allem ein kräftiger, gefiederter Muskel (M. depressor tarsi) innerhalb der Tibia zuständig, und zusätzlich ein dünnes, parallelfaseriges Muskelbündel, das aus der Patella entspringt (DUBALE & VYAS 1968).

3.2. Chelicerenscheren

Vermutlich wegen ihrer bescheidenen Grösse wurden die Cheliceren in der Literatur bisher weniger beachtet als die auffälligen Pedipalpenscheren. Selbst in Standardlehrbüchern (HJELLE 1990, Farley 1999) finden sich nur schematische Umrisszeichnungen und spärliche Beschreibungen der Chelicerenstruktur – genauere Abbildungen trifft man allerdings in der älteren Literatur (LANKESTER 1885). So wurde damals schon erkannt, dass bei den Skorpionscheliceren der bewegliche Finger zweigeteilt ist (Abb. 11, 12). Dadurch entsteht in seiner Längsachse eine Furche, in die der gegenüber liegende

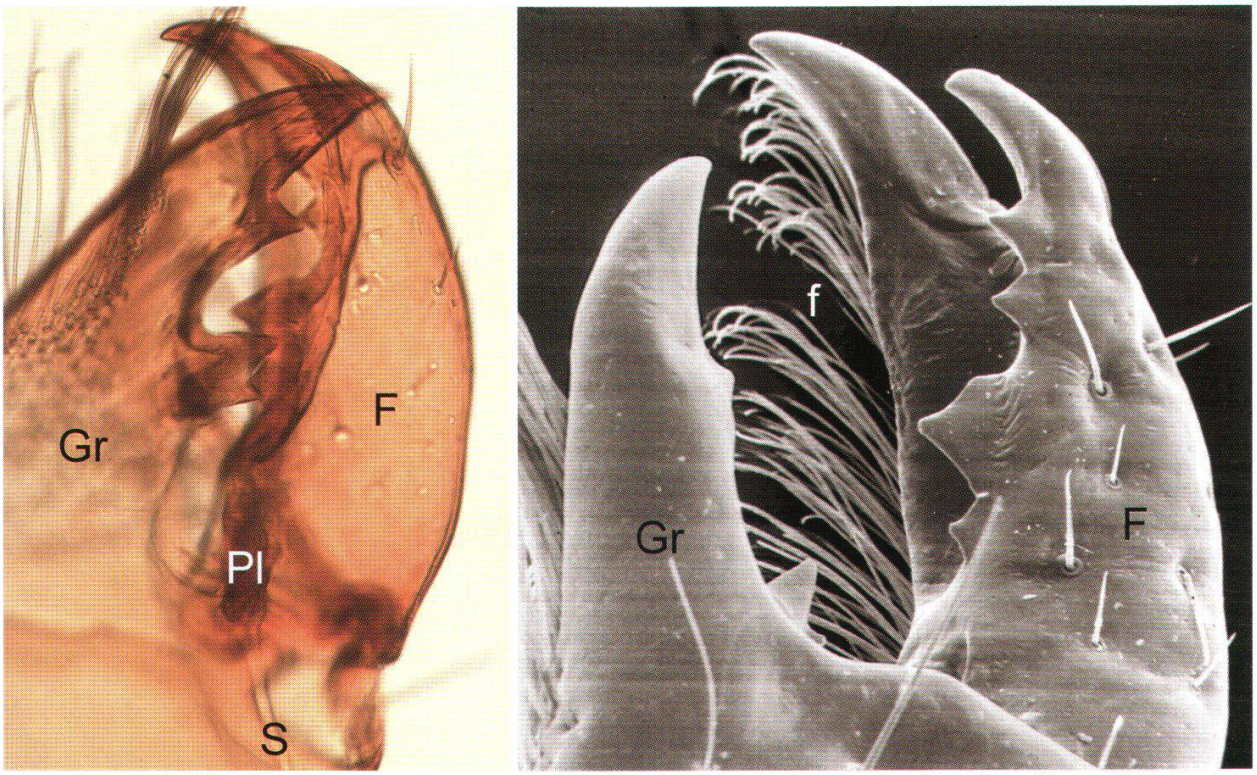
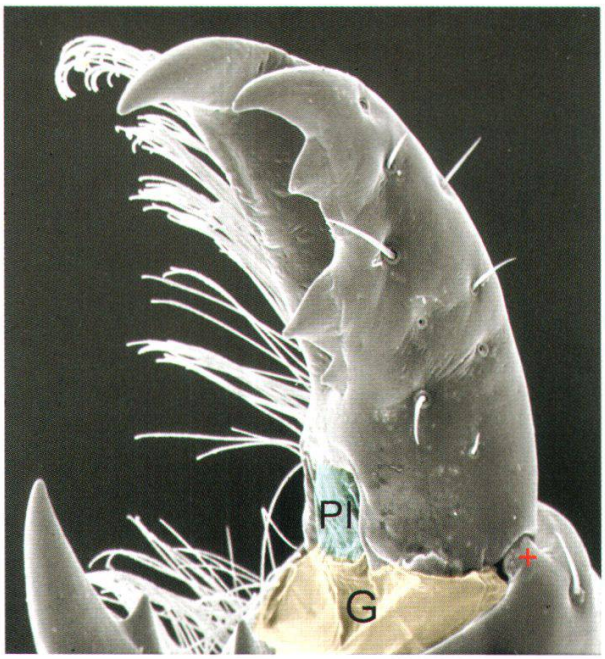


Abb. 11: Skorpion (*Euscorpius italicus*), Exuvie einer Chelicere im Lichtmikroskop. Sowohl der bewegliche Finger (F) als das gegenüber liegende Grundglied (Gr) sind mit stark cuticularisierten Zähnchen bestückt; ihre teilweise Überlappung deutet die Scherenfunktion an. Die Sehne (S) des Schliessmuskels inseriert über einen plattenartigen Skleriten (Pl) an der Basis des Fingers. 80x.
Abb. 12: Die geöffnete Chelicere zeigt, dass der bewegliche Finger (F) zweiteilig ist; seine Mittelfurche passt genau in den Fortsatz des gegenüber liegenden Grundgliedes (Gr). An der Rückseite der Chelicere stehen feine Filterhärchen (f). 100x.



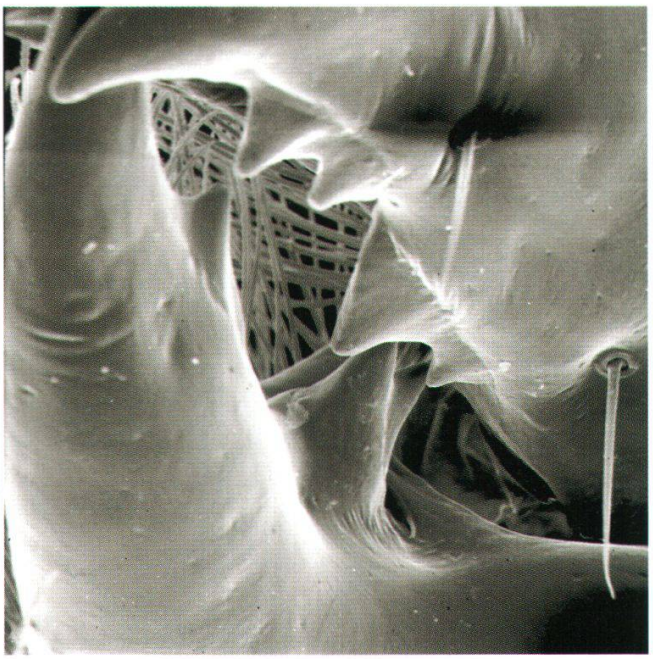


Abb. 13: Skorpion (*Euscorpius italicus*), Chelicere stark gespreizt, um die großflächige Gelenkmembran (G) sowie das Skleritplättchen (Pl) des Schliessmuskels zu demonstrieren. Der Drehpunkt des Scherenfingers ist rot markiert. 100x.
Abb. 14: Chelicere fast geschlossen: Die Zähnchen an der Innenseite der beiden Scherenblätter können seitlich aneinander vorbei gleiten. 200x.

fixe Finger des Grundgliedes genau hinein passt. Beim Schliessen dieser Schere gleiten die gezackten Innenränder beider Finger aneinander vorbei, so dass es zu einer echten Scherbewegung kommt. Inwieweit die Cheliceren wirklich zum Zerschneiden eingesetzt werden, ist eine andere Frage. Vermutlich werden auch die Cheliceren in erster Linie als Greifzangen benutzt, d.h. zum Herausreissen von Beutestückchen (BRAUNWALDER 2004, pers. Mitt.). Dass die Cheliceren vielfältige Funktionen bei der Nahrungsaufnahme erfüllen, geht aus den Arbeiten von STAHNKE (1966: „... their shearing jaws are used to pierce, cut and tear the soft and hard parts of the prey into minute pieces") und FARLEY (1999: „chelicerae are used somewhat like hands") hervor.
Der bewegliche Chelicerenfinger trägt auf seiner vorderen (oberen) Seite vier kräftige Cuticulazähnchen und auf seinen Flanken einige Sinneshaare; sein hinterer Teil begrenzt scharfkantig die Mittelfurche, besitzt aber keine Zähnelung, sondern nur eine gekrümmte Endspitze. Auf der Rückseite verläuft medial ein Band feiner Filterhaare, das sich auch auf das nächste Segment (Tibia) fortsetzt (Abb. 12, 13). Vermutlich wirken diese Härchen als ein Sieb bei der Aufnahme der weitgehend verflüssigten Nahrung (HJELLE 1990).
Das Gegenstück zum beweglichen Finger bildet ein kräftiger medialer Fortsatz des Grundgliedes (Tibia), der sog. ‚fixe Finger'. Von seiner Innenkante entspringen drei Cuticulazähnchen, welche beim Schliessen der Schere in die Furche des beweglichen Fingers zu liegen kommen. Ein im Scherenwinkel gelegenes Doppelzähnchen des Grundgliedes steht dabei in Opposition zu zwei Zähnchen des beweglichen Fingers und erinnert – wenngleich im mikroskopischen Massstab – an die Brechschere eines Raubtiergebisses (Abb. 14).

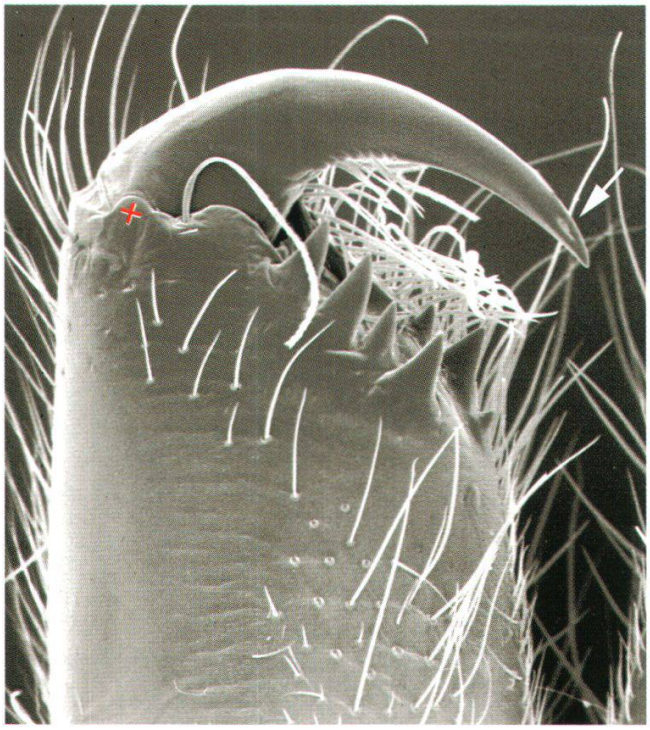
Die Einlenkung des beweglichen Fingers im Grundglied geschieht über zwei seitlich gelegene Kugelgelenke (Abb. 13), die aber funktional ein Scharniergelenk bilden. Im Vergleich zur Pedipalpenschere liegen zwar prinzipiell ähnliche Verhältnisse vor, die Gelenkköpfchen der Tibia sind jedoch relativ kräftig ausgebildet und parallel zur Drehachse ausgerichtet. Entsprechend dürfte das Chelicerengelenk eine stabilere Konstruktion darstellen als das Scherenfingergelenk im Pedipalpus. Ein weiterer wichtiger Unterschied betrifft die Muskulatur: Im Gegensatz zum Pedipalpenfinger besitzt der bewegliche Chelicerenfinger an der Aussenseite einen Streckmuskel zum Öffnen des Scherchens (VYAS 1974). Allerdings ist auch hier der Schliessmuskel wesentlich stärker ausgebildet. Sein Ansatz an der Basis des beweglichen Fingers geschieht wiederum über einen zwischen geschalteten Plagula-Sklerit (Abb. 11, 13). Der rechteckige Sklerit artikuliert beweglich mit der Fingerbasis und liegt in einer entsprechenden U-förmigen Aussparung. In der Literatur ist zwar der Plagula-Sklerit für die Cheliceren von Spinnen, Geisselspinnen und Geisselskorpionen beschrieben worden (HOMANN 1985), bislang aber noch nicht für die Skorpione. Ähnlich wie bei anderen Spinnentieren dürfte er auch bei den Skorpionsscheren eine Verlängerung des Hebelarmes für den Schliessmuskel bewirken.

4. Spinnencheliceren

Die Cheliceren der Spinnen scheinen weniger komplex gebaut zu sein als die der Skorpione, da sie ‚nur' subchelat sind und offenbar auch keine Scherbewegungen ausführen können. Durch die zusätzliche Austattung mit Giftdrüsen stellen Spinnencheliceren eine raffinierte Kombination eines mechanischen Greifwerkzeuges mit einer chemisch lähmenden Injektionsspritze dar (Abb. 15, 16). Wir wollen uns hier vor allem mit der Morphologie und Funktionsweise des Greifapparates befassen.

Spinnencheliceren sind zweigliedrig, d.h. sie bestehen aus einem kräftigen Grundglied und einer beweglichen Klaue, die taschenmesserartig gegen das Grundglied eingeschlagen werden kann. Im Ruhezustand ist die Chelicerenklaue in eine leichte Furche des Grundgliedes eingebettet; diese wird seitlich von kegelförmigen Cuticula-Zähnchen gesäumt. Die Ausprägung dieser Chelicerenzähnchen ist bei verschiedenen Spinnenfamilien recht unterschiedlich. So besitzen die urtümlichen Gliederspinnen (Mesothela, HAUPT 2003) sowie die meisten Vogelspinnen (Theraphosidae, Orthognatha, RAVEN 1985) zwar relativ viele solcher Zähnchen (bis zu 15), aber nur in einer einzigen Reihe; die meisten Spinnenarten (Labidognatha) haben dagegen zwei Reihen mit wenigen Chelicerenzähnchen. Die Anordnung der Zähnchen ist oft arttypisch und wird deshalb gerne für systematische Bestimmungen benützt. Bei manchen Spinnenarten sind diese Zähnchen stark reduziert (z. B. bei Krabbenspinnen). Solche Spinnen zählen zu den sogenannten ‚Saugern', d.h. sie beissen nur winzige Löcher in ihre Beute und hinterlassen diese nach dem Aussaugen praktisch unverletzt (GERHARDT & KAESTNER 1938, HOMANN 1985, FOELIX 1996). Spinnen mit ausgeprägten Chelicerenzähnchen (Abb. 17) gehören zu den sogenannten ‚Kauern', weil sie ihre Beute fortwährend zwischen Chelicerenklaue und -zähnchen zerquetschen und schliesslich nur noch formlose Beutereste hinterlassen.

Die Chelicerenklaue ist sichelförmig gebogen; kurz vor ihrem spitzen Ende liegt die Öffnung der Giftdrüse. Die Klauenoberfläche ist relativ glatt, kann aber auf der Innen-



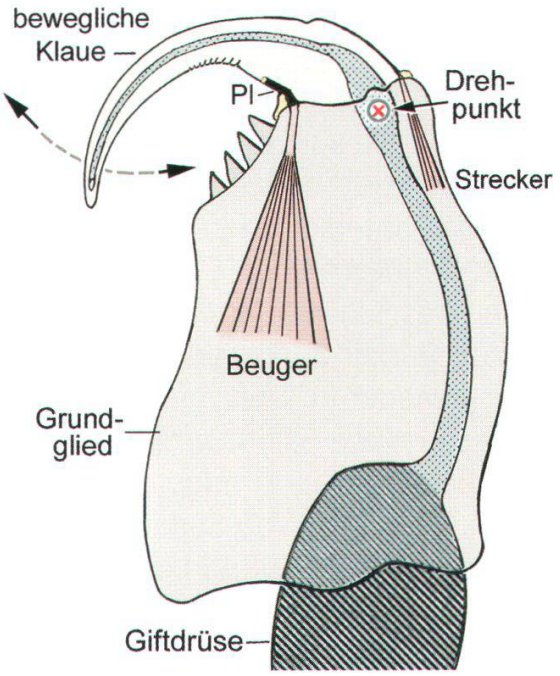
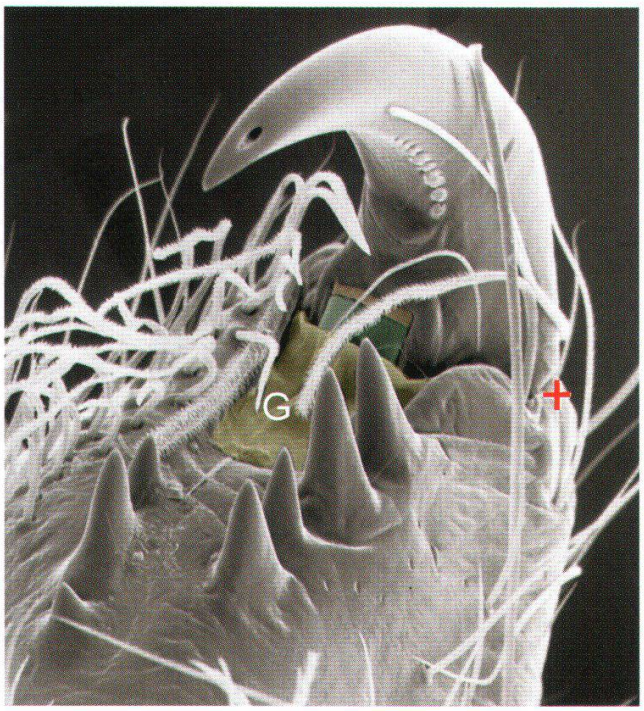


Abb. 15: Kammspinne (*Cupiennius salei*, Nymphe 5), Chelicere leicht geöffnet, von hinten gesehen. An der Spitze der Chelicerenklaue ist die Giftkanalöffnung zu erkennen (Pfeil), an ihrer Basis der Drehpunkt (+). Die Chelicerenzähne sind in 2 Reihen angeordnet: auf der Vorderseite drei, auf der Rückseite vier Zähnchen. 60x.

Abb. 16: Schema einer Spinnenchelicere (verändert nach MILLOT 1949, FOELIX 1992). Die Chelicerenklaue kann durch einen kräftigen Beugemuskel gegen das Grundglied eingeschlagen werden und ruht dann zwischen zwei Reihen von Cuticulazähnen. Der aussen gelegene Streckmuskel ist schwächer ausgebildet. Die Giftdrüse liegt z.T. im Vorderkörper, z.T. im Chelicerengrundglied, ihr Ausführgang mündet nahe der Chelicerenspitze. Pl = Plagula-Sklerit

seite gekerbt sein und dann eventuell zum Durchtrennen von Spinnfäden eingesetzt werden (PETERS 1982). Die Einlenkung der Klaue im Grundglied erfolgt wie bei der Skorpionschelicere über zwei Kugelgelenke (Abb. 18, 19). Die Basis der Chelicerenklaue weist randlich tiefe Gelenkpfannen auf, in die von der Seite die entsprechenden Gelenkköpfe des Grundgliedes hinein ragen (Abb. 20). Die Ähnlichkeit dieser Gelenkverbindung mit unserem Hüftgelenk ist dabei verblüffend: Die Gelenkpfanne umfasst nur einen 3/4-Kreis und die eigentliche Gelenkfläche ist auf den Randbezirk beschränkt – genau wie die sog. Facies lunata in unserem Hüftgelenk. Zudem sind Gelenkkopf und -pfanne in der Mitte verzapft, ähnlich wie dies über eine Bänderverbindung (Lig. capitis femoris) im menschlichen Hüftgelenk der Fall ist.

Direkt unterhalb der Einlenkung der Chelicerenklaue sind in der Cuticula des Grundgliedes zwei Gruppen von Spaltsinnesorganen (lyraförmige Organe) eingelagert. (Abb. 18). Diese für Spinnentiere typischen Organe zählen zu den Mechanorezeptoren, welche Spannungen im Aussenskelett registrieren (BARTH 1981, 2001). Da sie zumeist in Gelenknähe zu finden sind, vermitteln sie Information über die Gelenkstellung, d.h. im Fall der Chelicere, wie weit z.B. die Klaue geöffnet oder geschlossen ist. Interessanterweise liegen die beiden lyraförmigen Organe der Spinnenchelicere immer in einem Winkel von 90° zueinander, was vermutlich eine besonders sensi-



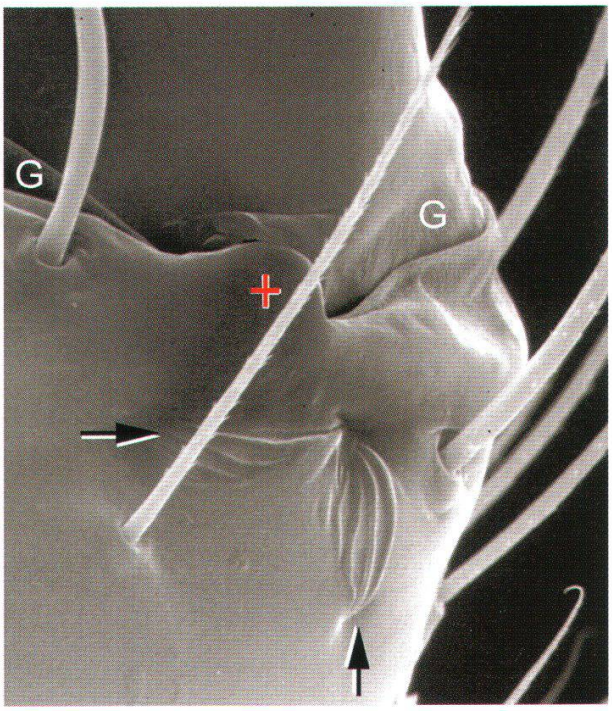
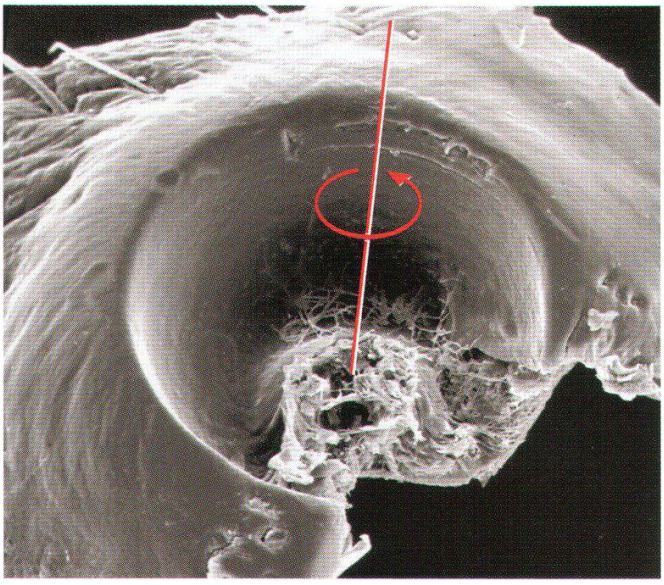


Abb. 17: Kammspinne (*Cupiennius salei*, Nymphe 4), Chelicere halb geöffnet, schräg von hinten gesehen. Deutlich sind die beiden Reihen von Chelicerenzähnchen erkennbar, dahinter die ausgedehnte Gelenkmembran (G), und halb verdeckt der Plagula-Sklerit (blaugrün). Der Drehpunkt der Chelicerenklaue ist rot markiert. 60x.

Abb. 18: Einlenkung der Chelicerenklaue im Grundglied, Seitenansicht. Der Drehpunkt (+) liegt in einem halbkugeligen Gelenkkopf des Grundgliedes. Direkt darunter sind zwei Gruppen von Spaltsinnesorganen (Pfeile) rechtwinklig zueinander angeordnet. 600x.



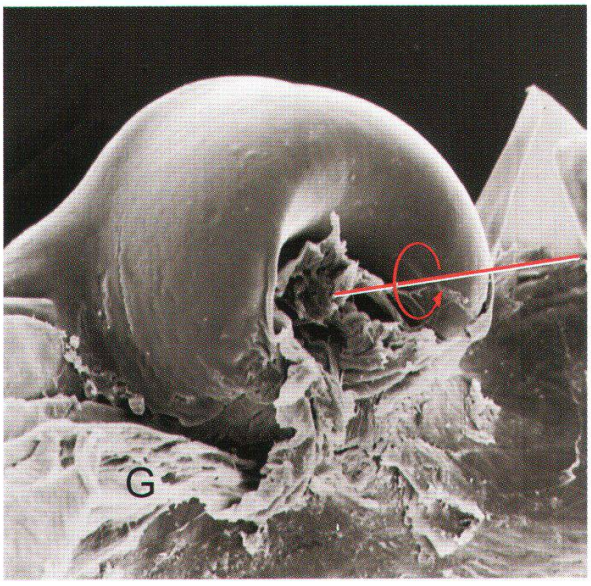


Abb. 19: Vogelspinne (*Brachypelma albopilosum*, Nymphe), Chelicerenklaue, seitliche Basis mit Gelenkpfanne. Die Gelenkfläche beschränkt sich auf die seitliche Wandung; das Zentrum ist für eine zapfenartige Verbindung mit dem Grundglied ausgespart. Die Drehachse ist rot markiert. 100x.

Abb. 20: Der herausgelöste Gelenkkopf des Cheliceren-Grundgliedes, der genau in die Gelenkpfanne (Abb. 19) hineinpasst. Die Gelenkmembran (G) zieht bis in das Zentrum des Gelenkkopfes. 100x.

tive Anordnung dieser ‚Dehnungsmessstreifen' darstellt. Die langen, randständigen Spalten dürften dabei die empfindlichsten sein (SEYFARTH, pers. Mitt. 2004).
Die Bewegung der Chelicerenklaue geschieht über zwei antagonistische Muskeln, einen kräftigen Beuger, der innen an der Klauenbasis ansetzt (Abb. 21, 22), und einen schwächeren Strecker an der Aussenseite (PALMGREN 1978). Der breitfächerige Beugemuskel entspringt im Grundglied und ist wie bei den Skorpionscheliceren über einen Plagula-Sklerit mit der medialen Klauenbasis verbunden. HOMANN (1985) hat diese Plagulae eingehend untersucht und festgestellt, dass der Beugemuskel bei allen Spinnen einen solchen Sklerit (Plagula ventralis) besitzt, während der Streckmuskel nur bei den orthognathen Spinnen einen entsprechenden, kleineren Sklerit (Plagula dorsalis) aufweist. Obwohl der Hebelarm für den Beuger 3-4 mal so lang ist wie für den Strecker, bringt der Plagula-Sklerit eine zusätzliche Verlängerung, die vor allem bei weit geöffneter Klaue eine günstigere Kraftübertragung gewährleistet. Während die Sehnen für den Streckermuskel relativ schwach ausgebildet sind (Abb. 22), verzweigt sich die starke Beugersehne in mehrere schmale Sehnenbänder, die fächerartig in die Faserbündel des Beugemuskels eindringen.
Bisher wurde nur auf eine einzelne Chelicere und auch nur auf die Bewegung der Chelicerenklaue eingegangen. Bei den meisten Spinnen (Labidognatha) stehen sich aber zwei Cheliceren gegenüber, die an der Basis der Grundglieder gespreizt werden können, so dass die Greifspanne beider Chelicerenklauen erheblich vergrössert

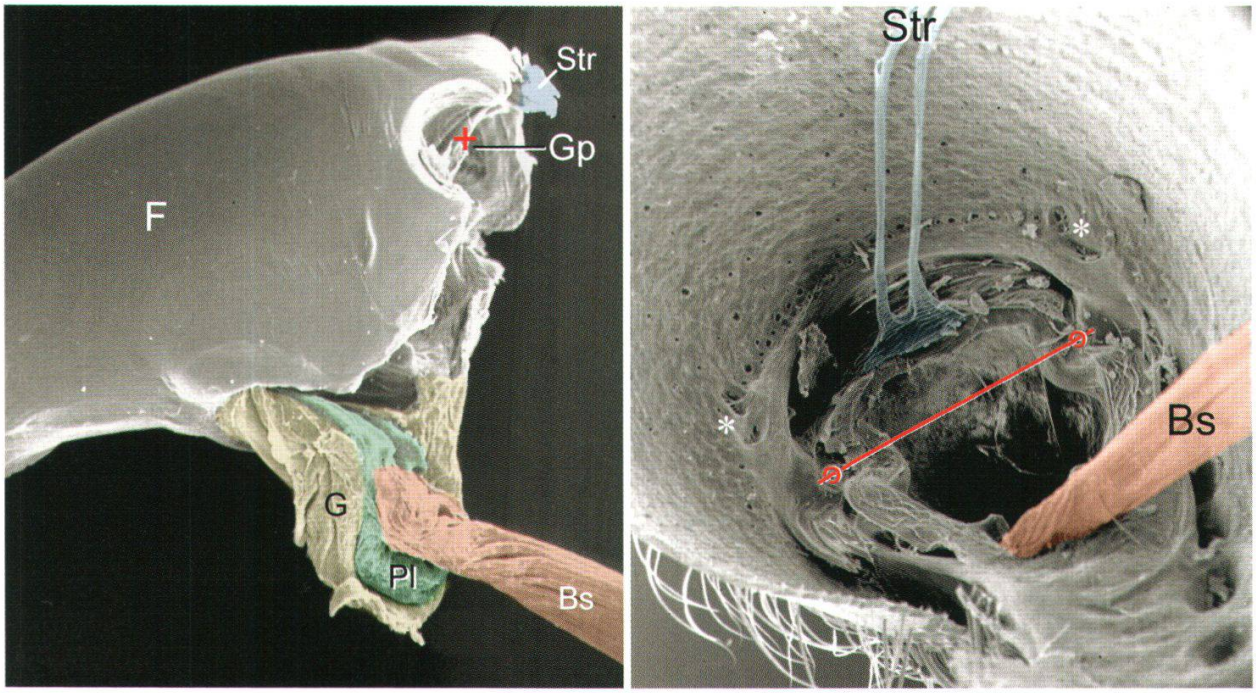


Abb. 21: Kammspinne (*Cupiennius salei*), isolierte Chelicerenklaue (F), Basis in Seitenansicht. Der Drehpunkt (+) liegt in einer tiefen Gelenkpfanne (Gp). Der Streckmuskelansatz (Str) ist an der Aussenseite gelegen, die Beugersehne (Bs) an der Innenseite; sie ist über den Plagula-Sklerit (Pl) beweglich mit der Klauenbasis verbunden. G = Gelenkmembran. 40x.
Abb. 22: Innenansicht der Klaueneinlenkung. Die Drehachse (rot) verläuft in der Nähe der beiden dünnen Streckersehnen (Str); die dicke Beugersehne (Bs) entspringt gegenüber, mit deutlich deutlich längerem Hebelarm. Die Lage von Spaltsinnesorganen nahe der Klaueneinlenkung ist mit Sternchen markiert. 60x.

wird (KAESTNER 1969). Bei den orthognathen Spinnen (z.B. Vogelspinnen) und den ursprünglichen Mesothela arbeiten die beiden Cheliceren nicht gegeneinander, sondern annähernd parallel zueinander, in Richtung der Körperlängsachse. Bei genauer Betrachtung stellt man allerdings fest, dass die beiden Chelicerenklauen oft in einem Winkel von 45° zueinander stehen und sogar seitlich bis zu 90° abgespreizt werden können. Eine solche Zwischenstellung wird auch als ‚plagiognath' bezeichnet (KRAUS & KRAUS 1993). Die orthognathen Cheliceren gelten als stammesgeschichtlich ursprünglicher; ob sie deswegen aber biomechanisch primitiver sind, wie dies gerne in Lehrbüchern behauptet wird, darf bezweifelt werden.

5. Geisselspinnen-Cheliceren

Die Cheliceren der Geisselspinnen sind relativ klein und verlaufen wie bei den orthognathen Spinnen annähernd parallel zueinander (WEYGOLDT 2000). Im Gegensatz zu den echten Spinnen besitzen Geisselspinnen keine Giftdrüsen. Die Beute wird mit den langen, kräftigen Pedipalpen ergriffen und dann sofort mit den kleinen Cheliceren rein mechanisch bearbeitet. Morphologisch stellen sie eine Mischform von Spinnen- und Skorpionscheliceren dar. Wie bei den Skorpionen ist sowohl die Chelicerenklaue als auch das Grundglied mit scharfen Zähnchen bestückt, die beim Schliessen scherenartig aneinander vorbei gleiten (Abb. 23, 24). Wie bei den Spinnen ist die bewegliche Klaue einfach (keine geteilte Spitze) und ruht nach dem

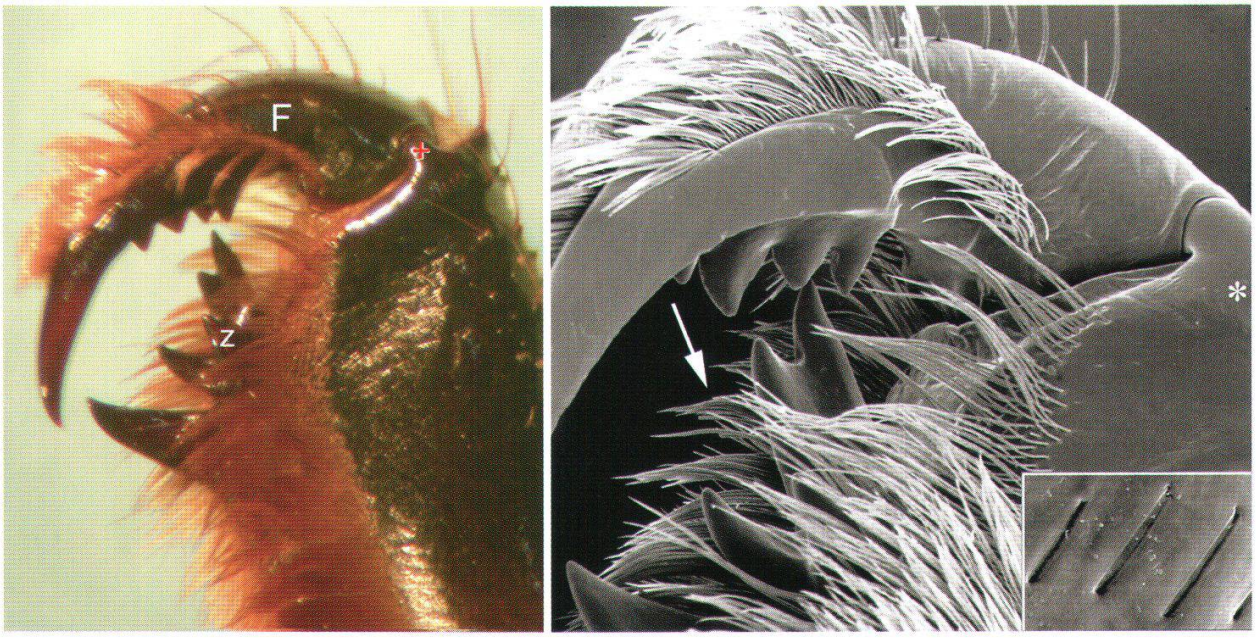


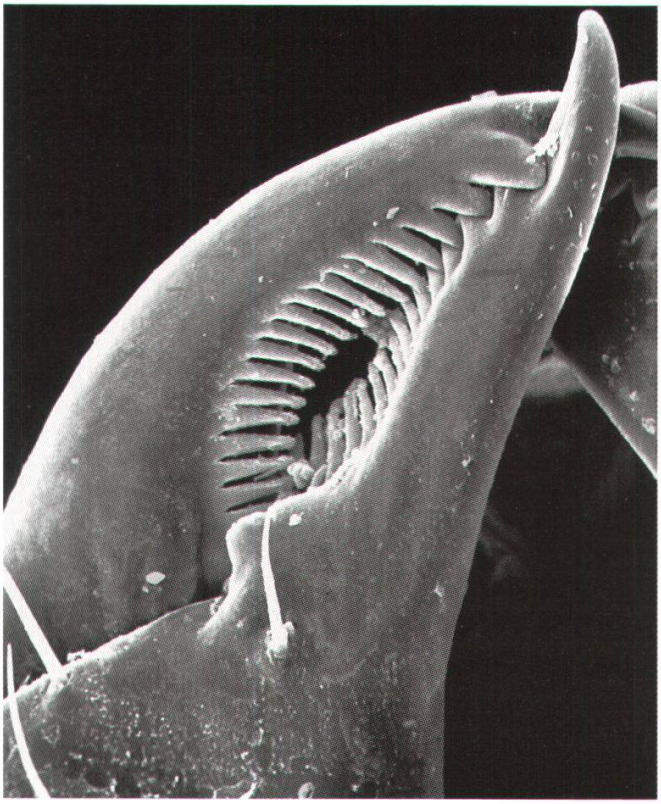
Abb. 23: Geisselspinne (*Phrynichus deflersi*),Chelicere, seitlich. Sowohl der bewegliche Finger (F) als auch sein fixes Gegenstück sind mit kräftigen Cuticulazähnen ausgestattet; in geschlossenem Zustand ruht die Klaue zwischen den vier hinteren Zähnchen und dem vorderen Zahn (z). Drehpunkt (+) rot markiert. 20x.

Abb. 24: Geisselspinne (*Damon variegata*). Beim Schliessen der Chelicerenklaue (Pfeil) gleiten die Zähnchen der Chelicerenklaue scherenartig am Doppelzahn des Grundgliedes vorbei. 35x. Inset: Unterhalb des Klauendrehpunktes (*) liegt eine breit gestreute Gruppe von Spaltsinnesorganen. 250x.

Schliessen in einer Furche zwischen den Chelicerenzähnchen. Aussergewöhnlich ist der starke Besatz beider Chelicerenglieder mit feinen Filterhärchen. Die Einlenkung der Klaue erfolgt über massive Kugelgelenke. In der Nähe dieses Gelenks liegt eine Gruppe von Spaltsinnesorganen, deren Spalte leicht schräg und in relativ grossem Abstand zueinander angeordnet sind (Abb. 24, Inset).
Insgesamt erscheinen die Cheliceren der beiden untersuchten Arten (*Phrynichus deflersi*, *Damon variegata*) zwar klein, aber robust gebaut. Ihre Greif- und Schneidefunktion dient nur der Nahrungsaufnahme, nicht aber dem Beutefang oder der Verteidigung.

6. Cheliceren anderer Spinnentiere: Weberknechte, Pseudoskorpione, Walzenspinnen und Milben

Aus vergleichend-morphologischen Gründen wurden auch einige Vertreter der übrigen Spinnentier-Ordnungen hinsichtlich ihrer Chelicerenstruktur kurz untersucht.
Bei den Weberknechten (Opiliones) sind die dreigliedrigen Cheliceren meist deutlich ausgebildet, z.T. sogar riesig, wie beim Schneckenkanker (*Ischyropsalis*). Oft besitzen



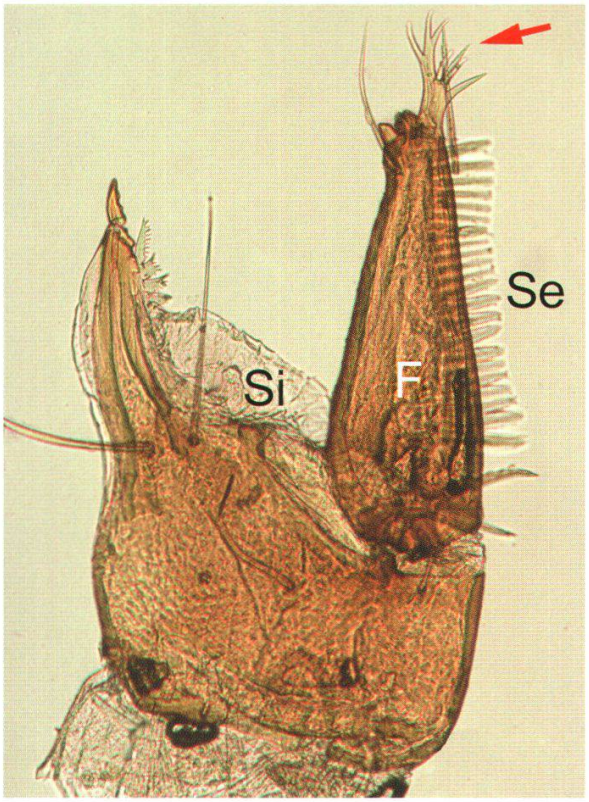


Abb. 25: Weberknecht (*Nemastoma lugubre*), Chelicere, Aufsicht. Die Innenseiten beider Finger sind kammartig gestaltet; ihre Spitzen überlappen sich distal, doch bleibt in der Scherenmitte ein freier Zwischenraum. 200x.
Abb. 26: Pseudoskorpion (*Lasiochernes pilosus*), Chelicere, Quetschpräparat. An der Spitze des beweglichen Fingers (F) mündet die Spinndrüse (Pfeil); direkt darunter liegt ein transparenter Putzkamm (Se, Serrula exterior). Die Fransenhaare (Si, Serrula interior) am fixen Finger haben vermutlich ebenfalls Putzfunktion. 80x.

die Männchen kräftigere Cheliceren, mit speziellen Drüsenfeldern im Grundglied. Beute wird zumeist mit den raubbeinartigen Pedipalpen festgehalten und dann von den Cheliceren mechanisch weiter bearbeitet. KAESTNER (1938) beschreibt die Nahrungsaufnahme folgendermassen: „...Die Scheren der Cheliceren kneifen und zerren nun so lange an der Haut des Opfers, bis diese an einer Stelle platzt. Dann fasst die eine Schere den Rand der Wunde, während die andere in den Körper des Beutetieres hinein fährt und einen Eingeweidefetzen herausreisst ..." Eine mikroskopische Betrachtung der Chelicerenschere zeigt den kammartigen Aufbau beider Scherenteile; nur die vorderen Kammzinken überlappen, dagegen bleibt im proximalen Bereich ein schmaler Zwischenraum frei (Abb. 25). Im geschlossenen Zustand dürfte eine solche Schere gut zum Abstreifen geeignet sein, vergleichbar mit der Zange, die zum Abisolieren von Kupferdrähten benutzt wird.
Bei den Pseudoskorpionen sind ähnlich wie bei den echten Skorpionen die zweigliedrigen Cheliceren klein und scherenartig, die Pedipalpen dagegen gross und zangenartig (WEYGOLDT 1969). Bemerkenswert ist, dass die Pedipalpenzangen oft mit Giftdrüsen, die Cheliceren mit kleinen Spinndrüsen ausgestattet sind (Abb. 26). Mit den Spinndrüsen können die Pseudoskorpione kleine Wohnnester bauen, die sie z.B. für Häutung und Überwinterung benutzen.
Beim Ergreifen der Beute tritt aus den Palpenspitzen lähmendes Gift aus, danach übernehmen die Cheliceren die mechanische Zerkleinerung. Vor, während und nach dem Fressen tritt häufig ein Putzverhalten ein, bei dem ein besonderer Kamm (Serrula exterior; Abb. 26) des beweglichen Chelicerenfingers zum Reinigen der Palpenfinger eingesetzt wird (DE ANDRADE & GNASPINI 2002).

Abb. 27: Vorderansicht einer Walzenspinne: Die kräftigen Cheliceren sind nach vorne gerichtet und verlaufen parallel zueinander. 25x.
Abb. 28: Seitenansicht weit geöffneter Walzenspinnen-Cheliceren. Der bewegliche Finger (F) liegt unten; beide Scherenblätter sind deutlich gezähnt. 30x.

Bei den bis mehrere cm grossen Walzenspinnen (Solifugae) sind die Cheliceren gerade nach vorne gerichtet. Sie sind sehr kräftig gebaut, besitzen aber keine Giftdrüsen. Der bewegliche Chelicerenfinger liegt unten und kann bis zu 90° abgespreizt werden (Abb. 27, 28). Beide Scherenblätter sind gezähnt, wobei sich die Zähnchenreihe des fixen Fingers im proximalen Teil Y-förmig aufspaltet, so dass ein Furche für den beweglichen Finger entsteht. Im distalen Teil überlappen sich beide Finger etwas; dadurch kommt es beim Schliessen zu einer geringen Scherbewegung.
Bei den Milben (Acari) findet sich vermutlich die grösste Formenvielfalt hinsichtlich der Struktur der Cheliceren. Wegen dieser Diversität ist es kaum möglich, ein allgemein gültiges Schema für die Milbencheliceren anzugeben (ALBERTI, pers. Mitt. 2004). In der Literatur sind viele Cheliceren-Abbildungen vorhanden, die ein breites Spektrum von einfachen Scherchen bis zu stark abgewandelten Stechorganen zeigen (ALBERTI & COONS 1999; EVANS 1992). Viele Zeichnungen sind zwar sehr detailliert (VAN DER HAMMEN 1968), doch fehlen funktionsmorphologische Arbeiten weitgehend (WURST 1993).

7. Schlussbetrachtung

Ausgangspunkt dieser Studie war die Struktur und Funktion der Spinnenchelicere. Beim Vergleich mit entsprechenden Greiforganen bei anderen Spinnentieren und Krebsen, stiessen wir bald auf den Unterschied zwischen einfachen (subchelaten) Greifwerkzeugen und richtigen (chelaten) Scheren. Dabei zeigte sich, dass die meisten sogenannten „Scheren" (z.B. Skorpion, Krebs) eigentlich reine Greifzangen darstellen. Echte Scherbewegungen treten nur bei den kleinen Cheliceren auf, z.B. bei Skorpionen, Weberknechten und Geisselspinnen, nicht aber bei den Webspinnen (Araneae). Erstaunlich ist die enorme Formenvielfalt der Cheliceren als erster Arachniden-Extremität innerhalb der verschiedenen Ordnungen der Spinnentiere (Arachnida). Bei den Webspinnen sind die cheliceren Greiforgane zusätzlich mit Giftdrüsen kombiniert, bei den Pseudoskorpionen mit Spinndrüsen.
Die zweite Arachniden-Extremität (Pedipalpen) ist ebenfalls sehr variabel; sie kann wie ein einfaches Laufbein (Spinnen), ein subchelates Greifbein (Geisselspinnen) oder eine chelate Greifzange (Skorpione) ausgebildet sein; bei den Pseudoskorpionen sind die Pedipalpen zusätzlich mit Giftdrüsen ausgestattet.
Vom biomechanischen Standpunkt betrachtet, werden die Endglieder der Scheren und Zangen in soliden Scharniergelenken geführt. Anatomisch gesehen handelt es sich hierbei meist um mikroskopisch kleine Kugelgelenke, die überraschend ähnlich gebaut sind wie die grossen Gelenke von Wirbeltieren. Schliessen und Öffnen der beweglichen Endglieder erfolgt meist durch kräftige Beugemuskeln bzw. schwächere Streckmuskeln. Als Ausnahme fehlen solche Streckmuskeln in den Pedipalpenzangen von Skorpionen und Pseudoskorpionen; vermutlich wird dort eine Zangenöffnung durch erhöhten Blutdruck und durch elastische Elemente (Sklerite) der Gelenkhaut bewirkt.

Literatur

ALBERTI, G. & COONS, L.B. (1999): Acari: Mites. – In: HARRISON, F.W. & FOELIX, R.F. (eds): Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 8c: 515-1215; Wiley-Liss, New York.

ALEXANDER, A. (1967): Problems of limb extension in the scorpion, *Opisthophtalmus latimanus* KOCH. – Trans. Royal Soc. S. Africa, 37: 165-181.

BARTH, F.G. (1981): Strain detection in the arthropod skeleton. – In: LAVERACK, M.S. & COSENS, D. (eds.): The Sense Organs: 112-141; Blacky, Glasgow.

BARTH, F.G. (2001): Sinne und Verhalten: aus dem Leben einer Spinne. – Springer Verlag, Berlin.

DE ANDRADE, R. & GNASPINI, P. (2002): Feeding in *Maxchernes iporangae* (Pseudoscorpiones, Chernetidae) in captivity. – J. Arachnol., 30: 613-617.

DUBALE, M.S. & VYAS, A.B. (1968): The structure of the chela of *Heterometrus* sp. and its mode of operation. – Bull. S. Calif. Acad. Sci., 67: 240-244.

EVANS, G.O. (1992): Principles of Acarology. – Wallingford C.A.B. International.

FARLEY, R.D. (1999): Scorpiones. – In: HARRISON, F.W. & FOELIX, R.F. (eds): Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 8A: 117-222; Wiley-Liss, New York.

FOELIX, R.F. (1992): Biologie der Spinnen. – 2. Aufl., Thieme Verlag, Stuttgart.

FOELIX, R.F. (1996): How do crab spiders (Thomisidae) bite their prey? – Rev. Suisse Zool., Vol. hors série: 203-210.

GERHARDT, U. & KAESTNER, A. (1938): 8. Ordnung der Arachnida: Araneae. – In: KÜKENTHAL, W. & KRUMBACH, T. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie: 394-656; de Gruyter, Berlin.

HAUPT, J. (2003): The Mesothelae - a monograph of an exceptional group of spiders (Araneae: Mesothelae). – Zoologica, 154: 1-102.

HOMANN, H. (1985): Die Cheliceren der Araneae, Amblypygi und Uropygi mit den Skleriten, den Plagulae (Chelicerata, Arachnomorpha). – Zoomorphology, 105: 69-75.

HJELLE, J.T. (1990): Anatomy and Morphology. – In: POLIS, G.A. (ed.): The Biology of Scorpions: 9-63; Stanford University Press, Stanford, California.

JAHROMI, S.S. & ATWOOD, H.L. (1969): Correlation of structure, speed of contraction, and total tension in fast and slow abdominal muscle fibers of the lobster (*Homarus americanus*). – J. Exp. Zool.; 171: 5-38.

KAESTNER, A. (1938): 7. Ordnung der Arachnida: Opiliones SUNDEVALL = Weberknechte. – In: KÜKENTHAL, W. & KRUMBACH, T. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie: 300-393; de Gruyter, Berlin.

KAESTNER, A. (1969): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. 1: Wirbellose. – 3. Aufl., Fischer, Stuttgart.

KRAUS, O. & KRAUS, M. (1993): Divergent transformation of chelicerae and original arrangement of eyes in spiders (Arachnida, Araneae). – Mem. Queensl. Mus., 33: 579-584.

LANKESTER, E.R. (1885): On the muscular and endoskeletal systems of *Limulus* and *Scorpio*; with some notes on the anatomy and generic characters of scorpions. – Trans. Zool. Soc. London, 11: 311.

MATHEW, A.P. (1965): On the movable claw of the pedipalp in the scorpion *Heterometrus scaber*. – J. Anim. Morphol. Physiol., 12: 271-275.

MILLOT, J. (1949): Ordre des Aranéides (Araneae). – In: GRASSÉ, P.-P. (éd.) :Traité de Zoologie, Vol. 6: 589-743; Masson, Paris.

MITCHELL, S.C., KENNEDY, S.M., WILLIAMS, P.J. & DEMONT, M.E. (2003): Morphometrics and estimates of force generation by the chelae of a North American population of the invasive green crab, *Carcinus maenas* (L.). – Can. J. Zool., 81: 203-215.

PALMGREN, P. (1978): On the muscular anatomy of spiders. – Acta Zool. Fennica, 155: 1-41.

PETERS, H.M. (1982): Wie Spinnen der Familie Uloboridae ihre Beute einspinnen und verzehren. – Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, 25: 147-167.

RAVEN, R.J. (1985): The spider infraorder Mygalomorphae (Araneae). Cladistics and systematics. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 182: 1-180.
RIETSCHEL, P. (1971): Die Gliederfüsser. – In: Grzimeks Tierleben, Bd 1: 397-402; Kindler Verlag, Zürich.
SENSENIG, A.T. & SHULTZ, J.W. (2003): Mechanics of cuticular elastic energy storage in leg joints lacking extensor muscles in arachnids. – J. Exp. Biol., 206: 771-784.
SENSENIG, A.T. & SHULTZ, J.W. (2004): Elastic energy storage in the pedipalpal joints of scorpions and sun-spiders (Arachnida, Scorpiones, Solifugae). – J. Arachnol., 32: 1-10.
SHULTZ,J.W. (1989): Morphology of locomotor appendages in Arachnida: evolutionary trends and phylogenetic implications. – Zool. J. Linn. Soc., 97: 1-56.
SHULTZ, J.W. (1991): Evolution of locomotion in Arachnida: the hydraulic pressure pump of the giant whip scorpion, *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi). – J. Morphol., 210: 13-31.
SNODGRASS, S.E. (1948): The feeding organs of Arachnida, including mites and ticks. – Smiths. Misc. Coll., 110: 1-93.
STAHNKE, H.L. (1966): Some aspects of scorpion behaviour. – Bull. S. Calif. Acad. Sci., 65: 65-79.
TAYLOR, G.M. (2000): Maximum force production: why are crabs so strong? – Proc. Royal Soc. Biol. Sci., 267: 1475-1480.
VAN DER HAMMEN, L. (1968): The gnathosoma of *Hermannia convexa* (C.L. KOCH) (Acarida: Oribatina) and comparative remarks on its morphology in other mites. – Zool. Verhandl. Leiden, 94: 1-45.
VYAS, A.B. (1974): The cheliceral muscles of the Scorpion *Heterometrus fulvipes*. – Bull. S. Calif. Acad. Sciences, 73: 9-14.
WARNER, G.F. (1977): The Biology of Crabs. – Elek Science, London.
WEYGOLDT, P. (1969). The Biology of Pseudoscorpions. – Harvard University Press, Cambridge.
WEYGOLDT, P. (2000): Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi): Their Biology, Morphology, and Systematics. – Apollo Books, Stenstrup, Denmark.
WURST, E. (1993): Investigations on the anatomy and the behaviour of the fur mite *Listrophorus leuckarti* (Acari: Listrophoridae). – Stuttgarter Beitr. Naturkund., Ser. A (Biol.), 503:1-68.

Dank

Folgende Kollegen und Freunde haben mit ihrem Fachwissen und mit wissenschaftlichem Material unsere Untersuchungen unterstützt: G. ALBERTI, E. BAUCHHENSS, L. BECK, M. BRAUNWALDER, R. FARLEY, H.D. FOELIX, W. GRABER, U. JAUCH, V. MAHNERT, J. MARTENS, W. NENTWIG, R. RAVEN, P. SCHWENDINGER, A. SENSENIG, E.A. SEYFARTH, J. SHULTZ, G. WARNER, und P. WEYGOLDT. Ihnen allen sei hier herzlich gedankt. Unser Dank geht weiterhin an die Neue Kantonsschule Aarau für die Benutzung der Elektronenmikroskope.

Adressen der Verfasser:

Dr. RAINER FOELIX
Naturama, Postfach
CH-5001 Aarau

BRUNO ERB
Kilbigstr. 15
CH-5018 Erlinsbach

Dr. BENNO WULLSCHLEGER
Zoologisches Institut Univ. Bern
Baltzerstr. 6
CH-3012 Bern