

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 1865/1973

Theridion sisyphium (Theridiidae)
Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten

GÖTTINGEN 1974

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Theridion sisyphium (Theridiidae)
Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten

E. KULLMANN, Kiel

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Alle Spinnenmütter nutzen ihre Fähigkeit zur Spinnfadenproduktion dazu aus, Gespinste um ihre Eier zu verfertigen; die sich entwickelnde Brut wird somit bis zum Schlupf aus dem Kokon gegen schädliche biotische und abiotische Einflüsse geschützt. Brutfürsorge ist also eine für die Webspinnen (Ordo: Araneae) typische Eigenschaft.

Manche Spinnen der gemäßigten Zonen halten sich in ihrem Gesamtdasein weit länger in Gemeinschaft und innerhalb des von den Müttern verfertigten Brutraumes auf, als sie ein individuelles, selbständiges Leben führen. So fällt bei der radnetzbauenden „Zebraspinne“ *Argiope brünnichii* die Kokonherstellung in den August, während die Jungen ihn erst im Mai verlassen.

Die Weibchen vieler Spinnenfamilien begnügen sich nicht mit der Herstellung der Kokons, sondern sie bewachen diese intensiv. Manche spinnen sich mit ihnen in Wohngespinsten ein (z. B. Salticidae, Clubionidae), vagabundierende tragen sie mit sich herum (z. B. Lycosidae, Pisauridae). Spinnen, die einen festen Wohnsitz in Form natürlicher oder selbst gesponnener Schlupfwinkel haben, bauen häufig gesondert „Kinderstuben“: Geräumige, nach außen dicht abgeschlossene Kammern bei den Eresidae, oder nach unten offene, kuppelförmige Dachkonstruktionen (= Hauben, daher „Haubennetzspinnen“) bei manchen Theridiidae; in diesen wird zunächst der Kokon deponiert und bewacht; später genießen auch die geschlüpften Jungspinnen für einige Zeit in ihnen Schutz. Auch die sich in ihren „Wochenstuben“ aufhaltenden Spinnenweibchen trans-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 9.

portieren ihre Eigespinnste; sie tun es aber nur dann, wenn sie beunruhigt werden und versuchen, die Brut in Sicherheit zu bringen, so z. B. bei der Annäherung einer Nacktschnecke; dieses Verhalten wurde auch bei den Filmaufnahmen durch die erforderliche helle Beleuchtung ausgelöst.

Auch die reifen Weibchen der Haubennetzspinnenarten *Theridion impressum* und *Theridion sisyphium* verfertigen aus Fremdkörpern (Pflanzenteile, Beutereste) nach unten offene Hauben; in ihnen bewachen sie ihren Kokon, bei Beunruhigungen transportieren sie ihn fort. Der nächste Schritt der Brutfürsorge besteht darin, daß sie kurz vor dem Schlupf ihrer Jungen die feste Kokonhülle auflockern. Ohne eine solche „Geburts-hilfe“ ist es den kleinen Spinnen nicht möglich, in die Außenwelt zu gelangen.

Während bei den meisten Theridiiden-Gattungen die Brutfürsorge mit dem Schlupf der Jungspinnen erlischt, also kein individueller Kontakt zwischen ihnen und der Mutter zustande kommt, betreiben die hier behandelten Arten eine weitergehende Brutpflege: Die Mutterspinnen versorgen ihre Nachkommen mit Nahrung! Dabei wird nicht nur Beute gefangen, eingespeichelt und als Nahrung überlassen, wie es aus anderen Spinnenfamilien (z. B. Dysderiden, Ageleniden) bekannt ist, sondern es wird ein von den Darmzellen aufbereitetes Nährsekret von Mund zu Mund verfüttert. Dieser Modus der Nahrungsfürsorge — auch als Regurgitationsfütterungen bezeichnet — wurde zunächst in Einzelheiten für *Theridion sisyphium* (= *Th. notatum*) und *Theridion impressum* untersucht, wobei Mikrowägungen und radioaktive Markierungen herangezogen wurden (s. KULLMANN und KLOFT [2], KLOFT und KULLMANN [1], KULLMANN [3]). Schließlich ließ er sich auch für weitere Gattungen und auch für Vertreter anderer Familien nachweisen und z. T. bereits auch genauer analysieren (s. KULLMANN et al. [5], [6]), so daß gegenwärtig Mund-zu-Mund-Fütterungen als fester Bestandteil der Brutpflege von folgenden 10 Spinnenarten bekannt sind:

Theridiidae (Haubennetzspinnen):

Theridion sisyphium (Clerck) = *Th. notatum* (Linné)

Theridion impressum (L. Koch)

Anelosimus studiosus⁺ (Hentz)

Eresidae (Röhrenspinnen):

Eresus niger⁺ (Petagna)

Eresus spec.

Stegodyphus pacificus Pocock

Stegodyphus lineatus Latreille

Stegodyphus sarasinorum Karsch

Stegodyphus mimosarum Pavesi

Amaurobiidae (Finsterspinnen)

Amaurobius similis⁺ (Blackwall).

Zu den mit + gekennzeichneten Arten liegen noch keine speziellen Veröffentlichungen vor. Diese sind in Zusammenarbeit mit WALTRAUT ZIMMERMANN in Vorbereitung.

Histologisch ließ sich der Nachweis erbringen, daß es sich bei dem Regurgitat der beiden *Theridion*-Arten nicht einfach um in den Lumina des Darmtraktes aufgespeicherte Nahrung handelt, sondern daß die Resorptionszellen des dimorphen Epithels der Mitteldarmdivertikel das Nährsekret liefern.

Ein so enger Kontakt zwischen Spinnenmüttern und deren Nachkommen-schaft, wie er durch die Mund-zu-Mund-Fütterung zustande kommt, kann als Grundstufe sozialer Verhältnisse bei Theridiidae und Eresidae aufgefaßt werden. Konvergent haben sich in beiden Familien die sozialen Beziehungen weiter entwickelt. An anderer Stelle wurde hierüber eingehend und zusammenfassend berichtet (s. KULLMANN [4], [7]); es sei daher in diesem Zusammenhang nur das für das Verständnis der beiden Haubennetzspinnenarten *Theridion impressum* und *Theridion sisyphium* Wesentliche zusammengefaßt:

Durch folgende drei Merkmale, die sie in ihrer Evolution nach und nach erwerben mußten und durch die sie sich von der großen Mehrheit der Spinnentiere deutlich unterscheiden, sind die sozialen Spinnen ausgezeichnet:

1. Toleranz = Fehlende Aggressivität untereinander;
2. Interattraktion = Verhaltensweisen, die einem passiven Auseinandergeraten entgegenwirken und somit die Vergesellschaftung bewirken;
3. Kooperation = Gemeinsame Aktivitäten mehrerer Individuen; im Falle der Regurgitationsfütterungen sind die Mutterspinnen auf der einen und die Jungspinnen auf der anderen Seite die kooperierenden Partner.

Diese drei Eigenschaften sind bei den periodisch-sozialen Spinnen nur in bestimmten Lebensperioden der Sozialpartner ausgebildet:

Bei *Theridion impressum* beschränkt sich dieser Zustand auf die reifen Weibchen auf der einen Seite und die Jungspinnen bis nach ihrer ersten Häutung außerhalb des Kokons auf der anderen Seite. Bei *Theridion sisyphium* dagegen kann er sich über die 5. Häutung hinweg erstrecken, wobei es nach Abschluß der Nahrungsversorgung durch die Mutterspinne zu einer Kooperation der Jungspinnen untereinander (und auch gemeinsam mit der Mutter) beim Beutefang kommt. Beide Arten repräsentieren also innerhalb der periodisch-sozialen Spinnen unterschiedlich hohe Stufen. Entsprechendes ist auch auf seiten der Eresidae bekannt. Aus beiden Familien sind darüber hinaus permanent-soziale Arten beschrieben, solche also, bei denen sich die drei genannten Kriterien nicht nur auf die Mütter und ihre Jungen über einige Häutungsstufen hinweg be-

schränken, sondern zeitlebens erhalten bleiben. Hier kommt es dann über den gemeinsamen Beutefang und Beuteverzehr hinaus zur Kooperation beim Netzbau.

Ergänzende Angaben zu *Theridion sisyphium*

Theridion sisyphium ist eine in Mitteleuropa weit verbreitete und in zusagenden Lebensräumen in großer Individuenzahl vorkommende Spinnenart. Als Wohnpflanzen werden junge Fichten bevorzugt, als Biotop Fichtenwaldränder. Die Schlupfwinkel und Netze werden aber auch häufig in Ginsterbüschen und stacheligen Pflanzen angetroffen. Unter den Zweigen werden zunächst wenig auffallende kuppelförmige Fadendächer angelegt, von denen aus zur Seite und vor allem nach unten ein Fadengerüst ausstrahlt, in das mit Klebröpfchen behaftete Fangfäden eingezogen sind. Das Netz dient zum Fang fliegender Insekten. Die sich verfangenden Beutetiere werden mit fesselnden Fäden beworfen, die ein Entrinnen unmöglich machen. Nach Giftbissen wird das Beutetier zum Schlupfwinkel transportiert und nach dem Einspeicheln ausgesogen.

Die Reifezeit fällt in den niedrigen Lagen Mitteleuropas in den Juni, die Kokonbauzeit in den Juli. Vor der Kokonherstellung wird der Schlupfwinkel ausgebaut; es entstehen nach unten offene Hauben, deren Wände gern mit Fichtennadeln und Beuteresten verstärkt werden. Vor allem in Ginsterbüschen findet man diese „Kokon-“ bzw. „Kinderstuben“ häufig frei im Netz aufgehängt, also nicht in direktem Kontakt mit der Wohnpflanze, wie es an sich für *Theridion lunatum* und *Theridion saxatile* typisch ist. Die Zahl der aus den Kokons schlüpfenden Jungen liegt bei 50. Diese werden bis zur ersten Häutung ausschließlich durch Regurgitation gefüttert; erst danach wird Beute zugefüttert und die Mund-zu-Mund-Fütterung allmählich eingestellt. Schließlich fangen die Jungspinnen gemeinsam Beutetiere und saugen sie aus. Sie sind vergesellschaftet bis nach der 5. Häutung anzutreffen. Nach und nach verteilen sie sich in der Umgebung; ein Ausbreiten durch Fadenflug wie bei *Theridion impressum* wurde bisher nicht beobachtet. Dadurch dürfte es bedingt sein, daß an den Fundorten von *Theridion sisyphium* meist sehr zahlreiche Tiere auf engem Raum angesiedelt sind.

Die Körperlänge der erwachsenen Weibchen beträgt ca. 5 mm, die der Jungspinnen ca. 1 mm. Das Gewicht beläuft sich auf ca. 17 mg bzw. 0,1 mg beim Verlassen des Kokons. Bis zur 1. Häutung nehmen die Jungen um das 3- bis 4fache zu, und zwar ausschließlich durch Aufsaugen des mütterlichen Regurgitats. Bis zur 2. Häutung wird das Gewicht verdoppelt; die Zunahme kommt jetzt sowohl durch das Aufsaugen von Regurgitat als auch durch das gemeinsame Aussaugen von Beute zustande.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen entstanden im Freiland, im Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn und im Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen in den Jahren 1968 und 1971. Die Aufnahmen wurden mit einer Bolex H 16 R und einer Arriflex gemacht. Als Aufnahme-materialien dienten Kodachrome II, Ektachrome Commercial und Ektachrome EF. Eine Berührung der Netze mußte vermieden werden, um das Verhalten der Spinnen nicht zu stören. Daher wurden für die Nahaufnahmen Teleobjektive mit Zwischenringen verwendet, um genügend Objekt-Abstand halten zu können. Dadurch, daß vor allem um die Hauben-nähe herum durch dichtes Fadennetz hindurch gefilmt werden mußte, ließen sich bei Nahaufnahmen bisweilen leichte Unschärfen nicht ganz vermeiden. Erschwert wurde das Filmen durch die Licht- und vor allem Hitzeempfindlichkeit der zarten Jungspinnen. Es konnte daher nicht fortlaufend gefilmt werden, sondern nur in kurzen Einstellungen.

Filmbeschreibung

Der Film beginnt mit einer Biotopaufnahme: Rand einer Fichtenschonung im Siebengebirge bei Bonn (Ägidienberg). Zwischen den Zweigen ist ein Fangnetz angelegt; in grobmaschigen Flächen sind die Fangfäden eingezogen. Durch Anräucherung mit Ammoniumchlorid sind die Netzfäden sichtbar gemacht. Unmittelbar unter einem Fichtenzweig ist ein haubenförmiger Schlupfwinkel angelegt. In ihm befindet sich ein Weibchen mit seinem kugelförmigen, grünlichen Eierkokon. Es wird durch die Beleuchtung beim Filmen beunruhigt und beginnt den Abtransport seines Kokons. Ein Blick durch die künstlich eröffnete Kokonwandung läßt die im Inneren dicht gepackten Eier erkennen. Die Schadstelle wird zugesponnen (Kokonpflege). Vor dem Schlupf der Jungen wird die anfangs dichte Außenhülle mit Hilfe der Cheliceren aufgelockert („Geburtshilfe“). Ein Jungspinnchen verläßt den eröffneten Kokon. Die Bewegungen sind zunächst noch unbeholfen. Die ersten Jungen nähern sich der wartenden Mutterspinne. Einige finden zu ihrem Mund und beginnen zu saugen. Die Pflege des Kokons erlischt erst dann, wenn alle Jungen ihn verlassen haben: Das Weibchen kümmert sich noch um ihn, obwohl ein großer Teil der Spinnen bereits geschlüpft ist. In einer Seitenansicht ist schließlich die Schaar der Nachkommen unter der Haube zu sehen; die Mutter befindet sich links im Bild. Eine Naheinstellung läßt erkennen, wie an ihrem Mund ein Flüssigkeitstropfen austritt, der leicht pulsiert. Eine Gruppe bereits gefütterter, braun verfärbter Jungspinnen hält sich neben ihr auf. Bei stärkerer Vergrößerung treten die Bewegungen der Mundwerkzeuge und das austretende Regurgitat noch deutlicher in Erscheinung. Eine erste und dann eine zweite Jungspinne nähern sich dem Mund und saugen. Einige Mund-zu-Mund-Fütterungsszenen werden

aus verschiedenen Blickwinkeln in Großaufnahmen wiederholt. Die Jungen verhalten sich sehr ruhig; sie drängen sich nicht — wie bei *Theridion impressum* — gegenseitig fort; sie saugen zumeist einzeln. In einer Totalansicht ist schließlich rechts im Bild das noch immer fütterungsbereite Weibchen zu sehen, links eine Gruppe vollgesogener Jungtiere. Es nähert sich ein bis dahin noch ungefügter Nachkömmling; die Verfärbung der Jungspinnen und die Volumenzunahme ihres Hinterleibs im Verlaufe der Fütterungsperiode treten hier durch den Vergleich deutlich in Erscheinung.

Eine am Häutungsfaden hängende Jungspinne ist eingeschnitten, um das Ende des ersten Lebensabschnittes und den Beginn eines neuen zu markieren. Die Phase der ausschließlichen Regurgitationsfütterung ist beendet, von nun an reagieren die Kleinen auch auf eingebrachte Beute.

Eine Schwebfliege verfängt sich im Netz, wird von der Mutterspinne besponnen, gebissen und abtransportiert. Die Jungen bleiben zunächst abwartend in Haubennähe. Sie besteigen das große Beuteobjekt, das von der Mutter eingespeichelt wird, und saugen sich an ihm voll. Zum Schluß fangen einige Jungspinnen gemeinsam mit der Mutter eine Fliege und saugen sie aus.

Literatur und Filmveröffentlichung

- [1] KLOFT, W., und E. KULLMANN: Wie füttert die Haubennetzspinne *Theridion notatum* ihre Jungen? Umsch. wiss. Tec. **23** (1968), 720—721.
 - [2] KULLMANN, E., und W. KLOFT: Traceruntersuchungen zur Regurgitationsfütterung bei Spinnen (Araneae, Theridiidae). Zool. Anz. **32** (Suppl.) (1968), 487—497.
 - [3] KULLMANN, E.: Unterschiedliche Brutfürsorge bei den Haubennetzspinnen *Theridion impressum* (L. KOCH) und *Theridion notatum* (CLERCK) (Araneae, Theridiidae). Zool. Anz. **33** (Suppl.) (1969), 326—333.
 - [4] KULLMANN, E.: Bemerkenswerte Konvergenzen im Verhalten cribellater und ecribellater Spinnen. Freunde des Kölner Zoo **13**, 4 (1970/71), 123—150.
 - [5] KULLMANN, E., H. SITTERTZ und W. ZIMMERMANN: Erster Nachweis von Regurgitationsfütterungen bei einer cribellaten Spinne (*Stegodyphus lineatus*, Eresidae). Bonn. Zool. Beitr. **22** (1971), 175—188.
 - [6] KULLMANN, E., STORAI NAWABI und WALTRAUT ZIMMERMANN: Neue Ergebnisse zur Brutbiologie cribellater Spinnen aus Afghanistan und der Serengeti (Araneae, Eresidae). Z. Kölner Zoo **14**, 3 (1971/72), 87—108.
 - [7] KULLMANN, E.: Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). Am. Zoologist, **12** (1972), 419—426.
-
- [8] KULLMANN, E.: *Theridion impressum* (Theridiidae) — Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten. Film E 1864 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1973 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, farbig, 100 m, 9 1/2 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1968 und 1971. Veröffentlichung aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn, Prof. Dr. E. KULLMANN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ, R. DRÖSCHER.

Inhalt des Films

Der Film befaßt sich mit der Brutfürsorge bei der Haubennetzspinnenart *Theridion sisymphium*. Im Vordergrund steht die Nahrungsversorgung der Jungspinnen durch ihre Mütter. Es wird zunächst der interessante Modus der Mund-zu-Mund-Fütterungen in Einzelheiten gezeigt (Austreten des Regurgitats an der Mundöffnung, Saugen der Jungspinnen). Dann folgt das Ausaugen eines Beuteobjekts, das den Jungen als Nahrung überlassen worden ist. Zum Schluß machen die Jungspinnen gemeinsame Beute.

Summary of the Film

This film deals with brood care concerning *Theridion sisymphium* (Theridiidae). Till to their first molt the spiderlings suck a juice produced in the intestine of their mother and fed to them mouth by mouth. Later feeding by regurgitation decreases, caught insects are delivered to the young spiders. Finally they catch prey together.

Résumé du Film

Le film a pour thème les soins apportés à ses petits par l'araignée de l'espèce *Theridion sisymphium*. L'alimentation des jeunes araignées par la mère constitue l'élément essentiel, en particulier le mode intéressant du bouche-à-bouche qui est montré dans tous ses détails (régurgitation de substances qui sont aspirées par les petits). Puis vient la succion d'une proie qui a été abandonnée aux petits en guise de nourriture. Pour terminer, les petits capturent ensemble une proie.