

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 1864/1973

Theridion impressum (Theridiidae)
Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten

GÖTTINGEN 1974

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Theridion impressum (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. 8 u. 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 u. KLOFT [2], KLOFT u. KULLMANN [1], KULLMANN [3]). Schließlich ließ er sich auch für weitere Gattungen und auch 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 Nachkommenschaft, 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 sisyprium* 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 sisyprium* dagegen kann es 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 beschränken, sondern zeit-

lebens erhalten bleiben. Hier kommt es dann über den gemeinsamen Beutefang und Beuteverzehr hinaus zur Kooperation beim Netzbau.

Ergänzende Angaben zu *Theridion impressum*

Theridion impressum ist eine in Mitteleuropa häufige Spinnenart, die als Lebensraum offenes Gelände bevorzugt. Als Wohnpflanzen, in denen die großräumigen Fangnetze angelegt werden, dienen vor allem Disteln. Die Spinnen bauen zunächst unmittelbar unter den Zweigen oder Blättern wenig auffallende Schlupfwinkel in Form kleiner, aus Fäden gesponnener Kuppeldächer, von denen aus zur Seite und nach unten ein grobmaschiges Fadengerüst ausstrahlt, in das mit Klebtropfen behaftete Fangfäden eingezogen sind. Diese Netzkonstruktion dient zum Fang fliegender Insekten. Die sich verfangenden Beutetiere werden nach der Annäherung der Spinnen mit fesselnden Fäden beworfen, wodurch ein Entrinnen endgültig verhindert wird. Es folgen Giftbisse meist in die von den Cheliceren leicht zu fassenden Fühler oder Beine; das Opfer wird in weitere Fäden eingewickelt und zum Schlupfwinkel transportiert.

Die Reifezeit fällt in den niedrigen Lagen Mitteleuropas in den Juli, die Kokonbauzeit in den August. Vor der Kokonherstellung wird der Schlupfwinkel ausgebaut; es entstehen die eigentlichen Hauben, indem der Rand der Kuppel nach unten erweitert und die Wandung mit Fremdkörpern inkrustiert wird. In diesen „Wochenstuben“ schlüpfen die Jungen durch die Geburtshilfe der Mutter (Auflockerung der Kokonhülle); hier halten sie sich eine Zeitlang dicht beieinander auf.

Die Zahl der Jungspinnen beträgt ca. 100. Sie werden zunächst sämtlich durch Regurgitationen gefüttert, beteiligen sich dann aber gemeinsam am Aussaugen von Beute, die von der Mutter eingetragen und eingespeichelt wird. Letztere erschöpft sich dabei so sehr, daß sie meist kurz nach der ersten Häutung ihrer Nachkommen stirbt. Sie wird dann von ihnen ausgesogen. Auf die aktive folgt also noch eine passive Nahrungsfürsorge, wie sie auch von anderen Spinnenfamilien bekannt ist, u. a. auch von solchen, bei denen sich bisher keine aktive Nahrungsfürsorge beobachten ließ.

Bei günstiger Witterung im September ersteigen die Jungen von den mütterlichen Schlupfwinkeln aus erhöhte Punkte, lassen aus den Spinnwarzen Spinnfäden austreten und fliegen davon, sobald sie den Kontakt mit der Unterlage aufgegeben haben. So beteiligen sich die Jungspinnen von *Theridion impressum* am Zustandekommen der bekannten Erscheinung des Altweibersommers.

Die Körperlänge der erwachsenen Weibchen beträgt 5 mm, die der frisch geschlüpften Jungspinnen 1 mm; das Gewicht beträgt ca. 18 mg bzw. 0,1 mg; bis zur ersten Häutung nehmen die Jungen um das 3fache ihres Ausgangsgewichts zu.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen entstanden z.T. im Freiland, z.T. im Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn mit einer BOLEX H 16 R-Kamera, als Aufnahmematerial diente Kodachrome II. 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 Objektabstand halten zu können. Dadurch, daß vor allem um die Haube herum durch dichtes Fadenwerk hindurchgefilmt werden mußte, ließen sich bei Nahaufnahmen bisweilen 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 immer nur in kurzen Einstellungen.

Filmbeschreibung

Der Film beginnt mit einer Biotopaufnahme: Mit Disteln bestandene Brachfläche vor einem Fichtenwaldrand im Siebengebirge bei Bonn (Ägidienberg). Es folgt die Seitenansicht einer Haube aus zusammengesponnenen Pflanzenteilen. Beim Blick unter diese Schutzdachkonstruktion ist der kugelfunde, grünliche Eierkokon zu erkennen; das Weibchen beginnt mit der Loslösung und dem Abtransport des Kokons, da es die Beleuchtung beim Filmen als störend empfindet. In der nächsten Einstellung haben die sehr lebhaften Jungspinnen den Kokon verlassen; die Mutterspinne begibt sich zu ihnen. An ihrem Mund versammelt sich eine Gruppe von Jungen, die durch Regurgitation gefüttert werden. Bei der folgenden Naheinstellung ist zwischen den sich nähernden Jungspinnen an der Mundöffnung der Mutter ein wasserklarer Flüssigkeitstropfen zu erkennen. Ein Jungspinnchen kommt hinzu, saugt und entfernt sich. Der Vorgang wiederholt sich. Die Jungen wirbeln durcheinander. In einer Seitenansicht ist deutlich zu erkennen, wie sie sich erneut am Mund der Mutterspinne versammeln und zu mehreren gemeinsam saugen. Sie drängen sich gegenseitig fort. Der Fütterungsvorgang ist noch einmal deutlicher zu verfolgen, da für kurze Zeit nur ein Spinnchen gefüttert wird. Der Fütterungsakt wird dann von der Mutter unterbrochen, indem sie zunächst mit den Palpen, dann unter Zuhilfenahme des 3. Beinpaars das Junge von sich stößt. Gegenüber den zu Beginn ungefütterten hellgelben Spinnchen sind die Tiere nach Aufnahme des Regurgitats bräunlich verfärbt.

Während die Jungspinnen ruhig unter der Haube verharren, wartet (im Bild links) das Weibchen auf Beute. Eine ins Netz geratene Schwebfliege wird durch Giftbiß und Besspinnen überwältigt. Die Jungspinnen verlassen daraufhin den Bereich der Haube und klettern in einer langen Prozession zum Ort des Beutefangs hinab und besteigen das Beuteinsekt.

Die Mutter sticht an mehreren Stellen mit den Chelicerenklauen in die Beute ein. Schließlich wird Verdauungssekret injiziert, die Jungen setzen sich an und beginnen mit dem Aussaugen.

Dann hängt die Mutterspinne unbeweglich im Netz. Sie hat sich bei der Brutpflege erschöpft. Ein Junges nähert sich der Mundöffnung, betastet die Tarsen des 1. Laufbeinpaares. Weitere kommen hinzu, und es bildet sich eine Traube von Jungen, die die tote Mutter aussaugen. Wie stark sie im Verlauf der aktiven und passiven Nahrungsfürsorge an Volumen zugenommen haben, wird durch den Vergleich der prallen, vollgesogenen Jungspinnen mit den Überresten der Mutterspinne deutlich. Ganz zum Schluß erklettern sie einen in die Luft ragenden Pflanzenstengel, entlassen Flugfäden und fliegen davon.

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 WALTRAUT ZIMMERMANN: Erster Nachweis von Regurgitationsfütterungen bei einer cribellaten Spinne (*Stegodyphus lineatus*, Eresidae). Bonn. Zool. Beitr. **22** (1971), 175—188.
 - [6] KULLMANN, E., STORAL 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 sisyphium* (Theridiidae) — Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten. Film E 1865 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1973 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, farbig, 49 m, 4½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1968. Veröffentlichung aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn, Prof. Dr. E. KULLMANN. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ.

Inhalt des Films

Der Film befaßt sich mit der Brutfürsorge bei der Haubennetzspinnenart *Theridion impressum*. Im Vordergrund steht die Nahrungsfürsorge der Jungspinnen durch ihre Mütter, hierbei wiederum der interessante Modus der Mund-zu-Mund-Fütterungen, d.h. der Abgabe eines Regurgitats an die Mutterspinne umdrängenden Jungspinnen. Schließlich wird ein Beuteobjekt von der Mutter überwältigt und von den eilig hinzukommenden Jungen ausgesogen. Zuletzt dient die tote Mutter den Nachkommen als Nahrungsreserve.

Summary of the Film

This film deals with food care concerning *Theridion impressum* (family Theridiidae). Most interest is given to the different ways of food supply: The females feed their spiderlings by regurgitation; the young ones approach to the mouth of their mother and suck a juice produced in the intestine. Later the female catches an insect and delivers her prey to the brood. At the end she dies and serves herself as food reservoir.

Résumé du Film

Le film a pour thème les soins apportés à ses petits par l'araignée de l'espèce *Theridion impressum*. L'alimentation des jeunes araignées par la mère constitue l'élément essentiel, en particulier le mode intéressant du bouche-à-bouche: la mère distribue à ses petits qui l'entourent une substance régurgitée. Puis elle capture une proie que ses petits accourus en hâte sucent avidement. Enfin, le cadavre de la mère sert de réserve de nourriture à sa descendance.