(Aus dem Institut für Vergleichende Verhaltensforschung unter der Patronanz der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Altenberg, N.-Ö.; Leiter Prof. K. Lorenz.)

## Stammesgeschichtliche Reminiszenzen in der abdominalen Zeichnung einiger Spinnen.

Von

### Irenäus Eibl-Eibesfeldt.

Mit 9 Textabbildungen.

Die abdominale Zeichnung erwachsener Spinnen wurde bisher sehr wenig beachtet. Dieser Umstand ist wohl der Tatsache zuzuschreiben, daß die augenscheinlich große Variabilität keine taxonomische Verwertung zu gestatten scheint. Wenn sich Autoren mit der Spinnenzeichnung und Färbung befaßten, so geschah dies mehr unter ökologischen Gesichtspunkten (Dahl 1913, Kolosvary 1927) oder im Rahmen der genauen Beschreibung einer Art. Vergleichende Betrachtungen und Analysen, speziell der dorsalen Abdominalzeichnung, sind mir hingegen nicht bekannt. Dies ist recht verwunderlich, da gerade das Spinnenabdomen bereits seit langem im Brennpunkt des Interesses der Spinnenanatomie steht, versucht man doch die beim erwachsenen Tier verschwundene Segmentierung auf anatomischem Wege nachzuweisen, worin man in neuerer Zeit, besonders durch die Untersuchungen von Kästner (1938) und Holmes (1941), auch große Fortschritte erzielte 1).

Nun glaube ich, in den später noch genauer zu schildernden Verhältnissen der Spinnenzeichnung, einen Hinweis auf die ursprünglich segmentale Gliederung des Spinnenabdomens erblicken zu können. Im Laufe einer verhaltensbiologischen Arbeit an der südrussischen Tarantel (Trochosa singoriensis Laxm.) fielen mir,

<sup>1)</sup> Kästner schreibt sogar: "Die in dem ungegliederten Körper der Spinnen verborgene Segmentierung aufzudecken, ist eine der wesentlichsten Aufgaben der Anatomie der Araneae." (S. 49).

bei genauer Betrachtung der Spinnen, die segmental angeordneten Zeichnungselemente des Abdomens auf. In der Folge fand ich auch bei einzelnen Vertretern anderer Spinnenfamilien ähnliche homomer angeordnete Zeichnungen. Eine daraufhin begonnene Untersuchung zeigte, daß im typischen, deutlich ausgeprägten Falle eine sieben-, oder acht-malige Wiederholung derselben Zeichnungselemente vorliegt. Nun haben bereits Petrunkevich, Giltay und Millot (alle zit. nach Kästner) an frisch geschlüpften Jungspinnen festgestellt, daß deren Abdomen im hinteren Abschnitt durch Furchen gegliedert ist. Kästner und Holmes gelang es in darauf aufbauenden Untersuchungen nachzuweisen, daß diese äußerliche Gliederung einer echten Segmentierung entspricht. Kästner versuchte auch an Hand von Lycosa sp. anzugeben, welchen Segmenten die durch Furchen abgegrenzten Rückenteile angehören. Er bezog sich dabei auf die Gliederung von Liphistius, dessen Abdomen nach Millot die Segmente 7-18 aufweist, wobei als sieben das Verbindungsstielchen zwischen Cephalothorax und Abdomen und als achtzehn die Afterklappe gezählt wird 1). Kästner zeigte, daß der äußersich ungegliederte vordere Abschnitt des Abdomens der Jungspinnen die drei vollkommen miteinander verschmolzenen Segmente 8-10 enthält. Die kleinen Rückenplatten 11-18 haben deutliche Grenzen. Es liegt nahe, die Homomerie der Abdominalzeichnung mit der Segmentierung in Zusammenhang zu bringen, was die folgenden vergleichenden Zeichnungsanalysen dartun mögen.

Besonders eingehend wurden die Verhältnisse bei Tarentula barbipes (Sund.) und bei Trochosa singoriensis (Laxm.) studiert. Von ersterer Art standen 80 Exemplare zur Verfügung, von letzterer 69. Tarentula wurde in frisch getötetem Zustand gezeichnet. Sämtliche Tiere stammten von derselben Stelle, einer kleinen sonnigen Böschung in unmittelbarer Teichnähe (Ostrand von Wien). Die Taranteln hingegen untersuchte ich fast durchwegs lebend. Sie stammten alle vom Ostufer des Neusiedlersees (Burgenland, N.-Ö.). Die gelungene Aufzucht von etwas über vierzig Spinnen gestattete es mir, bei letzterer Art auch Einblick in die Veränderungen während der Entwicklung zu nehmen.

Betrachten wir zunächst die Zeichnung von Tarentula barbipes. Neben einer starken Variabilität der Körpergrundfärbung läßt

<sup>1) 1-6</sup> sind die Gliedmaßen tragenden Segmente des Cephalothorax.

sich auch eine solche der dorsalen Abdominalzeichnung feststellen. Es lassen sich alle möglichen Übergänge von einer ausgeprägten Zeichnung, die eine ausgesprochene Buntheit des Abdomens be-

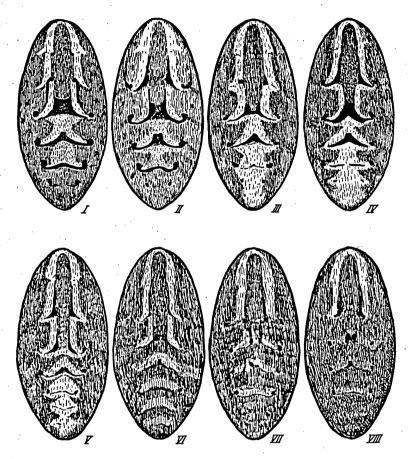


Abb. 1. Abdominalzeichnungen von Tarentula barbipes, die Variabilität von ausgeprägter bis reduzierter Zeichnung zeigend.

wirkt, zu einem Typus finden, der diese Zeichnung bis auf wenige verwischte Rudimente entbehrt (Abb. 1) 1). Diese beiden Typen könnte man aus arbeitstechnischen Gründen in einem Falle forma

<sup>1)</sup> An dieser Stelle möchte ich meinem Freund E. Trumler vielmals für die hilfsbereite Ausführung der Zeichnungen danken, die er nach meinen Angaben fertigstellte.

completa, im anderen forma reducta bezeichnen. (Selbstverständlich ohne damit systematisch verwertbare, den Nomenklaturregeln entsprechende Termini schaffen zu wollen!). Zur näheren Erläuterung der Zeichnung diene die schematische Darstellung (Abb. 2). Die

deutliche Wiederholung derselben Zeichnungselemente läßt sich besonders in den ersten Abdominalabschnitten deutlich verfolgen, doch lassen sich auch die mehr caudal gelegenen Zeichnungselemente unschwer von den vorhergehenden als etwas reduzierte Ausbildungen ableiten. Die einzelnen homologisierbaren Elemente sind in der Abbildung mit Buchstaben bezeichnet. Die gewöhnlich verdiinkelten "Spießflecken" (S) werden iederseits von einem Streif weißer bis gelblicher Haare eingefaßt, den wir als "Randfeld" (R) bezeichnen wollen. Dieser lichte Streif jederseits des Spießfleckes erscheint in den auf der Abbildung mit 13-16 bezeichneten Segmenten verschmolzen als eine einzige Mittelbinde, die sich bis zum Körperende hinziehen kann. Als weiteres charak-

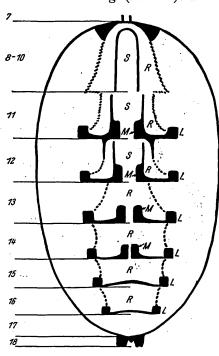


Abb. 2. Schematische Darstellung der Tarentula barbipes-Zeichnung. Zeichenerklärung: S = Spießflecken, R = Randfelder, M = Medianflecken, L = Lateralflecken. Die Ziffern bezeichnen die Segmente nach den Angaben von Kästner.

teristisches Element finden wir die ebenfalls zunächst paarigen "Medianflecken" (M), an die sich oft ein den Spießfleck umfassender Längsstrich anschließt, der aber leicht reduziert wird und gewöhnlich nur mehr am 11. und 12. Segment deutlich zutage tritt. Die Medianflecken neigen caudalwärts zur Verschmelzung, wie sie meist bereits in den mit 13 und 14 bezeichneten Segmenten durchgeführt erscheint. In den Segmenten 15 und 16 sind sie weitgehend reduziert. Ferner fallen noch die paarigen "Lateralflecken" (L)

besonders auf. Dieselben sind so gut wie immer, selbst wenn die übrige Zeichnung völlig verwischt erscheint, zu erkennen, doch können auch sie, vor allem in den letzten Segmenten, eine weitgehende Reduktion erfahren. Die Lateralflecken sind es vor allem,



Abb. 3. Abdomenzeichnung eines Männchens von Tarentula mariae. Die Lateralflecken verschmelzen hier zu dunklen Längsbändern. Beim vorliegenden Tier handelt es ein Übergangsstadium, das die einzelnen Lateralflecken noch als Ausbuchungen erkennen läßt.

die auch bei anderen Spinnenarten an diesen Zeichnungstypus erinnern, so etwa bei Tarentula mariae Dahl, wo sie beim Männchen zu lateralen Längsbinden zusammentreten können (Abb. 3 u. 4, s. a. S. 402, 403). Sie mögen auch bei jenen Arten der Lycosiden, die heute nur mehr ausgesprochene Längsbinden aufzuweisen haben (wie z. B. Lycosa callida Blackw.) die Grundelemente der beiden Längsbinden dargestellt haben. Bei solchen Arten wurden die Randfelder zur hellen Mittelbinde. Auch die anderen Zeichnungselemente lassen sich, wie wir noch ausführen werden, bei verschiedenen Arten homologisieren und von einem Grundschema ableiten.

Wenn wir nun die allgemeine Anordnung der Zeichnung mit dem Bild, welches die eingangs genannten Verfasser bei frisch geschlüpften Jungspinnen vorfanden, vergleichen, so ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung. Die Obgenannten stellten fest, daß der hintere Abdominalabschnitt durch Furchen so gegliedert ist, daß sich sieben abgegrenzte kleine Rückenplatten abheben, während der vorderste Abschnitt ungegliedert erscheint. Wir fanden bei Tarentula barbipes eine etwas von den folgenden abweichende erste Zeichnungsfigur und daran anschließend sechs weitere, deutlich denselben Aufbau zeigende, Zeichnungen. Eine siebente Zeichnung ließ sich bei der Kleinheit der Spinne nicht ein-

wandfrei nachweisen, doch ist eine solche bei der Tarantel, wenn auch in stark reduzierter Form deutlich ausgeprägt. Da Kästner gezeigt hat, daß die bei den Jungspinnen zutage tretende äußere Gliederung einer echten Segmentierung entspricht, wollen wir

Spinnen anwenden. Die erste Zeichnungsfigur wäre dann zusammengesetzt und zwar aus den Segmenten 8 bis 10 oder nur aus den Zeichnungen des neunten und zehnten Segmentes, da Segment 8, die in der Abbildung nicht darstellbare senkrecht abfallende Vorderseite des Abdomens, an der das Stielchen ansetzt,

sein kann. Das besonders bei der Tarantel etwas abweichende Aussehen der ersten Zeichnungsfigur (Abb. 5) kann man aus der Verschmelzung erklären 1). Die folgenden Figuren entsprechen jeweils einem Segment. (Segmente 11 bis 16, bei der Tarantel trägt auch das 17. Segment noch eine, wenn auch stark reduzierte, Zeichnung.)

Für das Studium der nunmehr zu besprechenden Tarantelzeichnung eignen sich besonders gut Jungtiere bis zur siebenten oder achten Häutung. In weiter forgeschrittenen

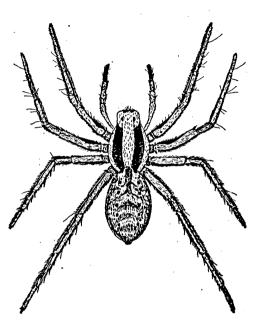


Abb. 4. Weibchen von Tarentula mariae, mit getrennten Lateralflecken.

Stadien werden die einzelnen Zeichnungselemente teilweise, in gesetzmäßiger Folge, in der Körpergrundfarbe aufgelöst, wodurch das Bild unübersichtlicher wird. Bei allgemeiner Betrachtung fällt zunächst, wie bei *Tarentula*, wieder eine gewisse Variabilität der Körpergrundfärbung auf. Von hellgrau bis schwarzbraun finden wir alle Übergänge und zwar auch bei Tieren, die aus einem Gelege stammen und unter denselben Bedingungen aufwuchsen. Hin-

<sup>1)</sup> Doch scheinen die Grenzen der Segmente 8 bis 10 nicht in allen Fällen äußerlich ganz verschwunden. Es dürfte "ursprünglichere" Zeichnungstypen geben, bei denen die Verschmelzung des vorderen Adominalabschnittes in der Zeichnung noch nicht durchgeführt erscheint (Argiope?).

gegen variieren die Zeichnungselemente des Abdomens bei Spinnen im gleichen Häutungsstadium nur sehr wenig. Die von Häutung zu Häutung schrittweise fortschreitenden Änderungen mögen beim Vergleich verschiedenaltriger Tiere manchmal eine Variabilität in der Zeichnung vortäuschen, die aber in Wirklichkeit nicht gegeben ist.

Die genaue Beschreibung der Tarantel-Zeichnung erfolge an Hand eines Tieres nach Abschluß der fünften Häutung 1) (Abb. 5).

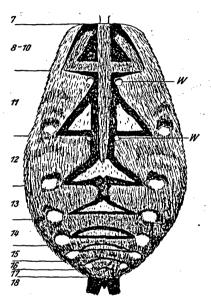


Abb. 5. Junge Tarantel (Trochosa singoriensis) nach Abschluß der 5. Häutung. W = Winkelfleck. Die Zahlen bezeichnen die Segmente nach Kästner.

In diesem Alter variiert auch die Körpergrundfarbe der Spinnen nur wenig, sie ist im allgemeinen hellbraun. Von dieser Grundfarbe heben sich längs der Medianlinie des Abdomens Reihe ausgeprägter Zeichnungselemente ab. deren einzelne Figuren im großen die Gestalt eines mit der Spitze nach vorne gerichteten Dreieckes aufweisen, Gegen das Körperende zu erfolgt eine fortschreitende Reduktion der einzelnen Zeichnungselemente. Trotzdem lassen sich die einzelnen Glieder deutlich voneinander ableiten. Bis zum dreizehnten Segment sind die Zeichnungen untereinander in der Mittellinie verbunden. Ab dem elften Segment beobachten wir jederseits der Mittelfiguren weißlich-grauer eine Reihe

Lateralflecken. Die ersten beiden Figuren werden durch einen hellbraunen Spießfleck geteilt. Jede Hälfte zeigt in dunkler Umrahmung eine helle Zeichnung. In Segment 8—10 ist diese abgewinkelt und fließt an einem Schenkel mit dem Spießfleck zusammen. Sie ist wie dieser hellbraun gefärbt. Im folgenden Segment 11 wird das helle Zeichnungselement, ein weißgrauer

<sup>1)</sup> Als erste Exuvie zähle ich die gleich beim Schlüpfen abgeworfene embryonale Kutikula.

Fleck in Gestalt eines Dreieckes, vollkommen vom dunklen Rahmen umschlossen. Diese weißgrauen Flecke finden wir auch in den folgenden Segmenten wieder. Allerdings verschmelzen sie bereits im 12. Segment, wo sich aber, durch eine kleine Einkerbung in der Mitte, die Verschmelzungsgrenze noch erkennen läßt. In den Segmenten 13—16 finden wir nur mehr helle Bänder, die dunkel umrahmt sind, in Segment 17 erkennen wir nur einen dunklen Bogen. Zu den genannten Zeichnungselementen tritt noch ein weiteres, unscheinbares aber dafür sehr regelmäßig zu findendes Element. In den Winkeln an der Stelle wo die erste Figur mit der zweiten und diese wiederum mit der dritten zusammenstößt, finden wir jederseits einen kleinen weißen Fleck (w). In den mehr caudal gelegenen Segmenten scheint er reduziert.

Vergleichen wir zum Abschluß die Zeichnung von Tarentula barbipes mit der Trochosazeichnung, so können wir zunächst zwei eindeutig homologisierbare Zeichnungselemente nachweisen. Das sind der Spießfleck und die Doppelreihe der Lateralflecken. Aber auch die Medianflecken und die "Randfelder" finden wir in abgewandelter Form wieder. Nur müssen wir, um diese zu erkennen, ein älteres Stadium betrachten. Im Laufe der Jugendentwicklung geht die dunkle Umrahmung der hellen Mittelfiguren immer mehr verloren, bis von derselben zunächst nur mehr eine dunkte Kappe und bei den ersten beiden Figuren noch eine dunkle Umrahmung gegen den Spießfleck übrig bleibt 1). Gleichzeitig verlieren die ursprünglich zusammenhängenden Figuren der einzelnen Segmente ihren Verband. Ein solches Stadium zeigt Abb. 6 (Männchen nach Abschluß der 9. Häutung). Dieses Bild erinnert aber bereits in vielen Punkten an die Zeichnung der Tarentula barbipes. Der Rest der dunklen Umrahmung ähnelt nämlich dem Medianfleck

<sup>1)</sup> Später verschwinden die dunklen Zeichnungselemente vollständig, sodaß nur mehr die hellen Flecken übrig bleiben. Es ergibt sich dann folgendes Bild. Der Spießfleck wird dunkelbraun und nur undeutlich erkennbar. Von dem abgewinkelten hellen Fleck der ersten Zeichnungsfigur bleiben jederseits nur mehr das vorderste und das an den Spießfleck grenzende hintere Stück, als zwei hintereinander liegende Flecken, erhalten. Als drittes kleines Fleckenpaar schließen sich die hellen Winkelfleckchen (w) an. Darauf folgen rückwärts gehend die beiden großen hellen Flecken des elften Segmentes, die bereits von den Lateralflecken begleitet werden und weiter anschließend die folgenden Zeichnungselemente als fünf schmale weiße Bänder mit den dazugehörigen Lateralflecken.

samt seiner strichförmigen, gegen den Spießfleck grenzenden Verlängerung, und kann daher mit großer Wahrscheinlichkeit damit homologisiert werden. Es blieben dann noch die hellen Flecke der Mittelfiguren zu deuten. Wenn man bei *Tarentula barbipes* den Medianfleck samt seiner strichförmigen Verlängerung so ergänzt, daß, wie bei der Tarantelzeichnung, ein schwarzer dreieckiger Rahmen entsteht, so würde dieser einen Teil des hellen

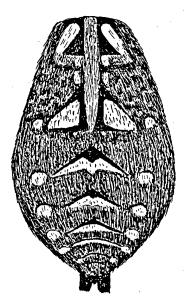


Abb. 6. Männliche Tarantel nach Abschluß der 9. Häutung. Die dunkle Umrahmung der hellen Flecken ist zum Teil bereits aufgelöst. (Näheres s. Text.)

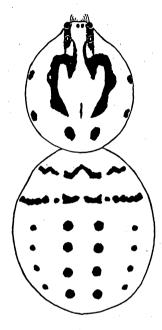
Randfeldes umschließen. Wenn wir daher den dunklen Rahmen der Tarantelzeichnung als eine solche Weiterentwicklung auffassen, so können die hellen Flecke nichts anderes als die umrahmten Reste der Randfelder sein. Außerhalb der Umrahmung sind dieselben stark reduziert. Als letzte Überbleibsel sehe ich die kleinen weißen Winkelfleckchen (w) an.

Für ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Zeichnung spricht
nicht nur die Übereinstimmung der
allgemeinen Anordnung bei ganz verschiedenen Spinnen, sondern auch die
Tatsache, daß wir selbst bei grundverschiedenen Arten immer wieder
dieselben Zeichnungselemente wie
Lateralflecken, Spießflecken oder
Medianflecken finden (Abb. 7). Soweit ich bisher Einblick nehmen

konnte, handelt es sich bei vielen Spinnenzeichnungen immer wieder nur um Abwandlungen (Verschmelzungen, Reduktionen u. a. m.) derselben Zeichnungselemente. Nur bei stark abgeleiteten Zeichnungen werden die Verhältnisse unklar (Abb. 8 u. 9). Ein segmentaler Aufbau läßt sich jedoch auch hier noch meist nachweisen.

Diese wenigen Beispiele einer homomeren Abdominalzeichnung sollen nur Anregung geben, diesen Tatsachen ein besonderes Augenmerk zu schenken. Es ist anzunehmen, daß durch eingehen-

dere Untersuchungen die von Kästner aufgestellte Forderung, die segmentale Gliederung des Spinnenabdomens zu klären, weiter erfüllt werden kann. Selbstverständlich wird man selbst bei ausgeprägtester Homomerie der Abdominalzeichnung niemals anatomisch-morphologische Untersuchungen entbehren können. Doch



scheint es so, als würde sich wenigstens ein Teil der ursprünglichen Segmente rein äußerlich erkennen lassen. Wir haben es also hier ohne Zweifel um einen primären Zeichnungstypus zu

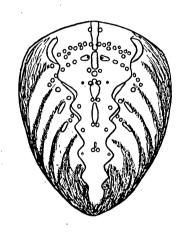


Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 7. Abdominalzeichnung von Scytodes thoracica (Sicariidae); die Abdominalzeichnung zeigt hier ebenfalls eine deutliche Homomerie. Als Zeichnungselemente finden wir auch hier außen jederseits eine Reihe Lateralflecken und längs der Mittellinie des Abdomens eine Doppelreihe von Medianflecken. Abb. 8. Abdominalzeichnung der Kreuzspinne (Aranea diadema). Abgeleiteter Typus, der jedoch noch eine deutliche Gliederung erkennen läßt. Auffallend sind dunkle Pigmentstreifen, die vom Rücken nach der Bauchseite ziehen. Ähnliche Pigmentstreifen finden wir auch bei den Jungtaranteln. Sie sind, wie die Zeichnungselemente des Rückens, segmental angeordnet.

tun, der ein stammesgeschichtlich hohes Alter besitzt und die Segmentreduktion des Abdomens überlebt hat.

Außerdem zeigt es sich, daß laterale Längsbinden am Abdomen, wie beim Männchen von Tarentula mariae ein abgeleitetes Merkmal darstellen. Wie bereits dargelegt, entstehen diese Längsbinden durch Verschmelzung der lateralen Seitenflecken, ein Vor-

gang, den man bei den Männchen letztgenannter Art direkt verfolgen kann, da sich hier alle Übergänge von getrennten Lateralflecken bis zu ausgeprägten Längsbinden vorfinden. Dies spricht wieder für eine feinsystematische Verwertbarkeit dieser Eigentümlichkeiten. Letzteres Beispiel zeigt übrigens den Fall, daß

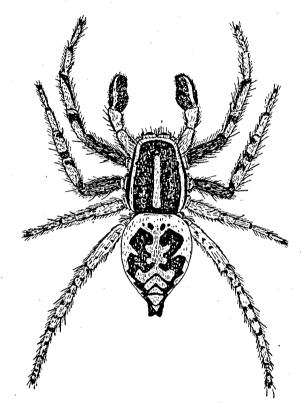


Abb. 9. Springspinne, stark abgeleiteter Zeichnungstypus.

die Männchen von Tarentula mariae in der Entwicklungstendenz Querstreifung zur Längsstreifung vorangeeilt sind.

### Zusammenfassung.

In der abdominalen Zeichnung von Trochosa singoriensis und Tarentula barbipes, sowie später auch bei anderen Arten, fand der Verfasser eine ausgeprägte Homomerie, die nach der vorliegenden Untersuchung ein Hinweis auf die ursprüngliche Gegliedertheit

Stammesgeschichtliche Reminiszenzen in der abdominalen Zeichnung. 409

des Abdomens ist. Im Rahmen der Untersuchung werden die Zeichnungen von Tarentula b. und Trochosa s. eingehend beschrieben und miteinander verglichen. Beim Vergleich verschiedener Arten kann man einzelne Zeichnungselemente homologisieren, was für ein hohes stammesgeschichtliches Alter der Zeichnung spricht. Weitere vergleichende Untersuchungen würden sich im Hinblick auf eine feinsystematische Verwertbarkeit der Zeichnungsmerkmale sicherlich lohnen.

#### Literatur.

Dahl, F.: (1913) Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. I. Teil. Jena. — Holmes, A. (1941), Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. Zoologiska Bidrag frän Uppsala XIX, S. 1—214 (daselbst ausführliche Literatur). — Kästner, A. (1937), Über die Gliederung der Spinnen. Zool. Anzeiger 119/S. 49—57. — Kolosvary, G. v.: (1927), Über die Variabilität der Trochosa singoriensis Laxm. Biologisches Zentralbl. 47/S. 413—426.

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Zoologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: 03

Autor(en)/Author(s): Eibl-Eibesfeldt Irenäus

Artikel/Article: Stammesgeschichtliche Reminiszenzen in der abdominalen

Zeichnung einiger Spinnen. 398-409