

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

BIOLOGIE, ÖKOLOGIE UND BRUTPFLEGE VON *COELOTES TERRESTRIS* (WIDER) (ARANEAE, AGELENIDAE)*

TEIL II: BRUTPFLEGE

Von

ERWIN TRETZEL

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. April 1961)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	375
B. Überblick über die Nahrungsfürsorge bei Spinnen	376
C. Das Erkennen der Jungen und der damit zusammenhängende Fragenkomplex	380
I. Fragestellung und allgemeine Untersuchungen	380
II. Kontrolle und Ausweis der Jungen	388
III. Reproduktion von Netzerschütterungen auf elektroakustischem Wege	398
IV. Angeborene und erfahrungsbedingte Anteile bei der Reaktion auf Erschütterungsreize	407
V. Analyse der Erschütterungsunterschiede	411
VI. Frequenzdressur	423
VII. Das Problem der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung	425
VIII. Gewöhnung an Erschütterungsreize	437
IX. Die Reaktionsschwelle gegenüber Erschütterungsreizen	440
D. Das eigentliche Brutpflegeverhalten	449
I. Betteln und Fütterung der Jungen	450
II. Disposition der ♀♀	481
III. Lock- und Warnsignale	486
IV. Auslöser im Sozialverhalten anderer brutpflegender Spinnenarten	508
V. Verhalten der Jungen zueinander	511
VI. Austausch von Jungen und Muttertieren	521
VII. Vorstellungen von der Phylogenie dieser Brutpflege	524
Zusammenfassung	531
Literatur	537

A. Einleitung

Bei der Haltung von *Coelotes terrestris*, die im 1. Teil dieser Arbeit (TRETZEL 1961) beschrieben ist, stellte ich alsbald Brutpflege im Sinne einer Nahrungsfürsorge fest. Eine solche ist bisher nur bei ganz wenigen Spinnenarten beobachtet und in keinem Falle eingehender untersucht worden. Auch bei *Coelotes* hielt ich sie lange für unbekannt, und sie

* Zweiter Teil der Habilitationsschrift.

war es wohl auch den meisten; denn weder in biologischen Notizen über diese Art noch in zusammenfassenden Darstellungen über die Brutpflege bei Spinnen oder Tieren ganz allgemein ist davon die Rede. Erst bei eingehenden Literaturstudien stieß ich endlich bei BRISTOWE (1939, S. 182) in dem Kapitel „Verbreitung (der Spinnen) durch die Luft“, also an einer Stelle, wo man dies gewiß nicht vermutet, auf eine kurze Erwähnung (vgl. Zitat S. 125). Über Nahrungsfürsorge bei Spinnen sind bisher nur folgende Original-Abbildungen veröffentlicht: eine gute photographische Aufnahme von LOCK (1939, S. 85, Abb. 125), einem Laien, die das ♀ von *Theridion pictum* mit seinen Jungen im Netz zeigt, und zwei leider recht unscharfe Aufnahmen der Jungen von *Theridion saxatile* von NØRGAARD (1956, Abb. 6B); ferner eine anschauliche zeichnerische Darstellung der Fütterung von *Theridion-notatum*-Jungen aus dem Mund ihrer Mutter von BRISTOWE (1949)¹ sowie die Zeichnung eines Netzausschnittes mit Jungen von *Theridion sisyphium*, die an einer Ameise fressen, von BECKER (1895, Tafel XXII, Fig. 1h). Diesem Mangel an Anschauungsmaterial ist bei der Auswahl und Zahl der beigegebenen Abbildungen Rechnung getragen.

Ich wiederhole hier den schon im I. Teil dieser Arbeit ausgesprochenen Dank an Herrn Prof. Dr. H. J. STAMMER für großzügige Gewährung von Mitteln sowie für wertvolle Beratung und an Frau HELGRID KRAUS für die Ausführung der Zeichnungen. Außerdem danke ich Herrn Prof. Dr. W. NEUHAUS, der insbesondere die Versuche der Aufnahme und Wiedergabe von Netzerschütterungen mit großem Interesse verfolgt hat und mir dabei durch umfangreiche apparative Unterstützung und wichtige technische sowie wissenschaftliche Ratschläge zur Seite gestanden ist. Dem Vorstand der Univ.-Nervenklinik, Herrn Prof. Dr. F. FLÜGEL, und seinen Herren Assistenten verdanke ich die Frequenzschreibung zahlreicher Tonbandaufnahmen mit dem EEG-Gerät. Das *Laboratorium Wernebstel* (Dr.-Ing. SENNHEISER) überließ mir ohne Berechnung das verwendete hochwertige Tauchspulsystem, und die BASF Ludwigshafen a. Rh. führte als Tonbandherstellerfirma in äußerst entgegenkommender und sorgfältiger Weise unentgeltlich die S. 412 besprochene Frequenzanalyse von Tonbandaufnahmen durch. Allen Genannten danke ich herzlichst.

B. Überblick über die Nahrungsfürsorge bei Spinnen

Ein Literaturüberblick über die Brutpflege bei Spinnen ist schnell gegeben, wenn man all die mannigfachen, in zusammenfassenden Darstellungen ohnedies schon hinreichend gewürdigten Instinkthandlungen der *Brutfürsorge*, wie Herstellung, Tarnung und Unterbringung der Eikokons, sowie niedere Entwicklungsstufen einer *Brutpflege* — beide Begriffe im Sinne von LENGERKEN (1939) gebraucht — wie Kokonbewachung, Schlüpfhilfe, Fertigung einer „Kinderstube“, Transport der Jungen usw. außer Betracht läßt und nur die *Nahrungsfürsorge*,

¹ Mr. BRISTOWE danke ich herzlich für das liebenswürdige Geschenk seines in Deutschland nicht erhältlichen Buches.

d. h. die Versorgung der geschlüpften und im Netz der Mutter bleibenden Jungen mit Nahrung durch aktive Fütterung oder passive Überlassung von Beute, ins Auge faßt, jene weit höher entwickelte Leistung des Fürsorgeinstinktes, die bei *Coelotes* vorkommt und in den folgenden Abschnitten beschrieben ist. Von den rund 20000 Spinnenarten der Erde, die nach KAESTNER (1956) beschrieben sind, ist eine Nahrungsfürsorge nach meiner Zählung bisher nur bei zehn Arten (soziale Spinnen nicht eingerechnet) festgestellt worden. Bei einzelnen weiteren mag ich die Mitteilung derartiger Beobachtungen bei der Fülle der Spinnenliteratur übersehen haben. Sicher wird sie noch bei einer Reihe weiterer Arten, insbesondere aus außereuropäischen Faunengebieten, aber auch bei einheimischen Theridiiden, zu entdecken sein; doch ist mir unklar, auf welche Beobachtungen MILLOT (1949, S. 709) seine Behauptung, daß bei den (!) bodenbewohnenden Arten die Jungen mehrere Monate (!) im Schlupfwinkel der Mutter bleiben und die Beute mit ihr teilen, stützt.

Die *Erstentdeckung einer Nahrungsfürsorge bei Spinnen* verdanken wir MENGE (1843) an *Theridion sisyphium*: „... Im August findet man die kleine Wohnung ganz mit jungen Spinnen angefüllt, welche dicht gedrängt um die Mutter herumsitzen. Die Mutter fängt die im Netz verstrickten Insecten und trägt sie zur Wohnung, wo sie dann von den Jungen ausgesogen werden... Mutter und Junge bleiben lange in dem Neste vereinigt...“ (S. 47/48). Diese interessante Mitteilung hatte aber lange Zeit keinen Spinnenforscher zu eingehenderen Untersuchungen angeregt. Erst LOCKET (1926, S. 1128) teilte darüber weitere Einzelheiten mit und stellte an derselben Art eine *Fütterung verflüssigter Nahrung aus dem Mund* fest. Und NØRGAARD (1956) beschrieb als erster *Auslöser im Sozialverhalten* des brutpflegenden *Theridion saxatile*. Auf Einzelheiten dieser Beobachtungen werde ich vergleichend an entsprechender Stelle eingehen (S. 508). Nahrungsfürsorge ist in erster Linie unter *Theridion*-Arten (*Theridiiden*) verbreitet. Nach WIEHLE (1937), LOCKET-MILLIDGE (1953) und anderen Autoren ist sie bisher bei folgenden Arten dieser Gattung festgestellt worden (Gruppeneinteilung nach LOCKET-MILLIDGE 1953):

Gruppe II: *Theridion lunatum* (CL.), *Th. saxatile* C. L. KOCH;

Gruppe III: *Th. sisyphium* (CL.) = *notatum* (L.), *Th. impressum* L. KOCH;

Gruppe IV: *Th. pictum* (WALCK);

Gruppe VII: *Th. ovatum* (CL.) = *redimitum* (L.).

Sie fehlt aber bei *Theridion pallens* und *Theridion varians*, wie LOCKET (1927, S. 96) ausdrücklich bemerkt, ferner bei *Theridion tepidariorum* (BONNET 1935) und *Theridion simile*. Das ist bei dieser „biologisch so heterogenen Gattung“ (GERHADRT 1927, S. 114) nicht verwunderlich. Aber auch bei anderen Gattungen dieser Familie scheint sie zu fehlen.

Sie kommt jedenfalls nicht vor bei *Latrodectus mactans* (THORP u. WOODSON 1945), *Teutana triangulosa* (BRAUN 1956), *Episinus angulatus* (HOLM 1939). Unter den *Ageleniden* scheint sie auf die Gattungen *Coelotes* und *Cicurina* beschränkt zu sein. Schon SIMON (1864, S. 142) sah das ♀ von *Coelotes atropos* „avec sa jeune famille“, und nach L. KOCH (1868, S. 46) stirbt das ♀ von *Coelotes terrestris* „erst, wenn die Brut, welche sie hütet, schon ziemlich entwickelt ist“. Auch NIELSEN (1932 I, S. 118) und BAUM (1934, S. 192) erwähnten, daß sie *Coelotes*-♀♀ zusammen mit ihren Jungen gefunden hatten, aber keiner dieser Autoren dachte anscheinend an die Möglichkeit einer Nahrungsfürsorge. BAUM äußerte dazu an anderer Stelle (1938, S. 95) die Ansicht, daß die *Coelotes*-Mutter ihre Jungen lediglich beschütze. Nur bei BRISTOWE (1939, S. 182) fand ich diesbezüglich, wie in der Einleitung schon erwähnt, den einzigen Satz: „In another case (*Amaurobius atropos*) the mother died after guarding and feeding them with insects for a few weeks and was promptly devoured.“ Dieselbe Nahrungsfürsorge habe ich selbst auch bei *Coelotes inermis* festgestellt, jedoch noch nicht näher untersucht. Sie scheint dagegen bei den nordamerikanischen Vikarianten von *Coelotes*, den Angehörigen der Gattungen *Wadotes* (früher *Coelotes*) und *Coras*, zu fehlen (COMSTOCK 1940, KASTON 1948). Da ich schon wiederholt Junge von *Cicurina cicur* in den Wohnröhren ihrer Mütter gefunden hatte, glaubte ich, auch bei dieser Agelenide eine Nahrungsfürsorge annehmen zu dürfen. Durch Beobachtung einer Reihe von Bruten im Laboratorium aber ließ sich das nicht bestätigen. Bei *Tegenarien* ist darüber nichts bekannt, und auch bei *Agelena labyrinthica* werden die Jungen nicht gefüttert (LÉCAILLON 1905, SCHLOTT 1931, NIELSEN 1932). Bei den verwandten *Hahniden* ist Brutfürsorge nur in Form einer besonders hübschen und sorgfältigen Tarnung der Eikokons mit einem lückenlosen Überzug von Erdpartikeln festgestellt. Den Kokon von *Hahnia nava* (BLW.) beschrieb und illustrierte HOLM (1940, S. 82). Über meine eigenen Untersuchungen an *Hahnia helveola* (SIM.) werde ich an anderer Stelle berichten. Trotz der ziemlich hoch entwickelten Brutpflege der Wasser Spinne *Argyroneta* (*Argyronetidae*) und des längeren Aufenthaltes der Jungen in der Eiglocke werden die Jungen nicht mit Nahrung versorgt (CROME 1951, SCHMIDT 1959). Die Mutter fängt überhaupt keine Nahrung, sondern bewacht nur die Glocke und paart sich während dieser Brutpflegeperiode sogar. Ob Nahrungsfürsorge bei *Dictyniden* vorkommt, ist noch fraglich. WIEHLE (1953) hat sie bei einheimischen Arten nicht beobachtet. MCCOOK (1890, S. 197) schrieb, daß sich die Jungen der nordamerikanischen *Dictyna philoteichus* von Teilen einer toten Fliege genährt hätten, die ihre Mutter fraß, war sich aber anscheinend selbst nicht sicher, ob sie wirklich fraßen. Und COMSTOCK (1940, S. 285) bemerkte zu der ebenfalls nordamerikanischen *Dictyna*

volucripes „... in the autumn the old female and the young brood live together in the old web“. Eine Sonderstellung nehmen die *Lycosiden* ein, die nicht nur ihren Kokon angeheftet mit sich führen und in die jeweils günstigste mikroklimatische Zone bringen, sondern auch ihre frischgeschlüpften Jungen einige Tage auf ihrem Rücken herumtragen. Obwohl dieses Verhalten längst bekannt und für jeden Naturbeobachter zu gegebener Zeit eine fast alltägliche Erscheinung ist, ist es selbst in manchen grundsätzlichen Fragen noch nicht restlos geklärt. Insbesondere bedarf es einer nochmaligen gründlichen Untersuchung, ob die von der Mutter transportierten Jungen Nahrung oder Wasser zu sich nehmen. MENGE (1843, S. 47) schrieb dazu: „... Wenn die Mutter irgend ein Insekt fängt, so steigen sie (die Jungen) zum Theil über den Rücken derselben und nehmen an der Beute Theil. Auch steigen sie hinab, um sich ihres Koths zu entledigen. Sie häuten sich hier und bleiben so lange, bis sie sich selbst Nahrung suchen können.“ Es ist nicht anzunehmen, daß MENGE diese Beobachtungen aus der Luft gegriffen hat, doch wurden sie von anderen Forschern bis jetzt nicht bestätigt. DAHL (1908) erwähnte davon nichts, und NIELSEN (1932 I, S. 123) bemerkte in seiner schönen Schilderung ausdrücklich: „... they never take part in the meals of the female, having still a supply of nourishment on hand from the egg.“ Ich selbst habe zwei kokontragende ♀♀ von *Trochosa terricola* gefangen, bis zur Zerstreuung ihrer Jungen beobachtet und photographiert, aber auch dann keine Nahrungsaufnahme der Jungen beobachtet, wenn ihre Mutter fraß. Bezüglich unserer beiden *Pisauriden*, *Pisaura mirabilis* und *Dolomedes fimbriatus*, sind sich alle Autoren darin einig, daß die Jungen nicht mit Nahrung versorgt werden (NIELSEN 1932, SCHMIDT 1956 u. a.). Die ♀♀ stellen lediglich die über Gebühr gerühmte „Kinderstube“ her, die BERLAND (1927, S. 22) sogar „un des plus beaux exemples qu'on connait, chez les Araignées, de sollicitude maternelle“ genannt hat. Auch bei den verwandten südamerikanischen *Cteniden* *Phoneutria fera* und *Cupiennius sallei* sind die Jungen nach eigenen Beobachtungen vom ersten Lebenstage an selbständig. Dagegen berichtete SCHMIDT (1955) über eine Nahrungsfürsorge bei einem ♀ von *Olios argelasius* WALCK., einer *Sparasside* aus dem Mittelmeergebiet, die an der Öffnung des Wohnsackes vorbeigelaufene oder in diesen hineingeratene Insekten zerstückelte und große Teile davon ihren Jungen überließ. Eine Nahrungsfürsorge vermute ich ferner bei *Atypiden*; denn nach BERLAND (1925, S. 164) leben die ♀♀ von *Atypus piceus* in ihren Wohnröhren mehrere Monate (!) lang mit ihren Jungen zusammen. MEYER (1928, S. 41) fand die Jungen dieser Art auf dem Rücken ihrer Mutter. BRISTOWE (1933, S. 302) sprach von „their mother's care“, ohne sich weiter darüber zu äußern. Bei den großen südamerikanischen *Aviculariiden* der Gattung *Grammostola* werden die Jungen nach

BÜCHERL (1951, 1952) nicht mit Futter versorgt. Auch bei den solitären Vertretern aller übrigen Spinnenfamilien konnte ich keine zuverlässigen Angaben über Nahrungsfürsorge finden. Diese scheint bei *Araneiden*, *Linyphiiden*, *Erigoniden*, *Tetragnathiden*, *Mimetiden*, *Pholciden*, *Clubioniden*, *Thomisiden* s. lat., *Oxyopiden*, *Salticiden*, *Gnaphosiden* u. a. nicht entwickelt zu sein. Bei *Eresus niger* (*Eresidae*) überlebt die Mutter das Schlüpfen ihrer Jungen nur um wenige Tage (NØRGAARD 1941, S. 177). *Oxyopes heterophthalmus* LATR. (*Oxyopidae*) „ne s'occupe nullement de ses petits“ (BERLAND 1927, S. 21). Und *Filistata insidiatrix* (*Filistatidae*) nannte derselbe Autor (1922, S. 201) eine an ihrer Nachkommenschaft völlig uninteressierte Mutter. Statt die Jungen zu füttern, häutet sie sich. Bei allen *sozialen Spinnen* hingegen, die sich in verschiedenen Familien finden, darf eine Versorgung der Jungen angenommen werden, wenngleich die bisherigen Beobachtungen nur bei wenigen Arten darauf hindeuten (vgl. S. 529). Von diesen abgesehen, kennen wir Nahrungsfürsorge demnach bisher nur aus zwei Familien von Netzspinnen (*Theridiidae* und *Agelenidae*) und von diesen bei zwei Gattungen (*Theridion*, *Coelotes*). Vielleicht kommt sie auch bei ausländischen Dictyniden vor. Der Sparasside *Olios* ist der einzige Fall bei vaganten Arten. Diese Übersicht möge zu weiterer Beobachtung anregen und sich bald als lückenhaft erweisen!

C. Das Erkennen der Jungen und der damit zusammenhängende Fragenkomplex

I. Fragestellung und allgemeine Untersuchungen

Die Grundfrage, die sich angesichts einer derartigen Brutpflege sofort aufdrängt, lautet: Woran kann die Spinnenmutter ihre Jungen von Beutetieren unterscheiden, oder ethologisch präziser formuliert: warum lösen die Bewegungen der Jungen auf dem Netz bei der Mutter die Fanghandlung nicht aus? Ein solches Unterscheidungsvermögen bzw. ein solcher Behandlungsunterschied ist ja überhaupt die Voraussetzung für ein Zusammenleben im Netz und deshalb nicht nur für das jeweilige Bestehen, sondern auch — phylogenetisch gesehen — für das Zustandekommen dieser Brutpflege von entscheidender Bedeutung. Es ist doch recht erstaunlich, daß eine Spinne, bei der Netzerschütterungen gewöhnlich die Fanghandlung auslösen und die diesen Reizen gegenüber noch dazu eine außerordentlich niedrige Reaktionsschwelle feststellen läßt (vgl. S. 448), ihre im Netz befindlichen Jungen nicht alsbald getötet hat oder, falls sie ihrer nicht habhaft werden könnte, sich mit deren Verfolgung in einem fortgesetzten, biologisch höchst sinnwidrigen Leerlauf befindet. Seltsamerweise hat noch kein Autor, der sich mit der Nahrungsfürsorge bei Spinnen beschäftigt hat, diese Frage aufgeworfen. Die Duldung der Jungen braucht seitens der Mutter keines-

wegs auf einem Erkennen und einem Unterscheidungsvermögen zu beruhen. Die Jungen könnten sich vielmehr von vorneherein außerhalb einer Gefahr, die ihnen von seiten ihrer Mutter droht, befinden. Sie könnten einfach wegen ihrer Kleinheit beim Lauf nicht die zur Auslösung der Fanghandlung erforderliche Intensität der Netzerschütterungen erzeugen oder aus fangtechnischen Gründen schwer greifbar sein und deshalb ganz allgemein nicht in das „Beuteschema“ passen. Sie könnten sich auch, rein örtlich gesehen, außerhalb des Fangbereiches ihrer Mutter aufhalten; aber schon die Feststellung, daß sie sich von selbst und gefahrlos in unmittelbare Nähe der Mutter begeben, genügt, um diesen Punkt auszuschließen. Auch die weitere Möglichkeit, daß sie ihr nur dann nahekommen, wenn sie in einer möglichen Hemmungsphase der Fanghandlung (z. B. während der Nahrungsaufnahme) sich befindet, brauchte nicht weiter in Rechnung gestellt zu werden, nachdem Versuche, auf die ich noch zurückkommen werde, gezeigt hatten, daß eine Spinnenmutter sogar während der Behandlung frisch gefangener Beute auf sie zukommende artfremde Tiere von Jungengröße tötet; außerdem laufen die Jungen gerade in Hungerperioden öfters zu ihr hin und betteln sie an. Zur Beurteilung der erstgenannten Möglichkeiten war nun zu prüfen, ob die ♀♀ auch Spinnen anderer Arten, die ebenso groß oder sogar noch kleiner oder schlanker und auch ähnlich gefärbt sind wie ihre Jungen, unbeachtet lassen. Die Frage war mit einfachen biologischen Versuchen zu beantworten.

Als wichtigstes Vergleichsobjekt diente die kleine Linyphiide *Macrargus rufus* (WIDER) (meist ♀♀), die 3,5—4,5 mm lang, in Färbung und Körperproportionen den *Coelotes*-Jungen ähnlich ist und die un schwer in größerer Anzahl zu beschaffen war. Auch die kleinere Subspecies *Macrargus rufus carpenteri* (CAMBRIDGE), deren ♀♀ nach WIEHLE (1956) 2,5—2,6 mm messen, habe ich zwischendurch herangezogen. In nicht minder großer Anzahl verwendete ich *Bolyphantes crucifer* (♀ 2,4 bis 2,7 mm), sodann in recht verschiedener Quantität *Erigone*-Arten, ♀♀ von *Wideria cucullata*, *Micrargus herbigradus*, *Hahnia helveola* und *pusilla*, *Neon reticulatus*, *Euophrys frontalis*, entsprechend kleine Jungtiere von Lycosiden, *Tegenaria*-Arten, von *Cicurina cicur* und *Agelena labyrinthica*. Von den Schwierigkeiten, diese Spinnen in die Wohnröhre zu lenken oder sie auch nur über eine Strecke von mehreren Zentimetern dorthin zu treiben, habe ich bereits 1959 berichtet. Sie mußten deshalb in der Regel schon recht nahe (2—3 cm) vor ein lauerndes *Coelotes*-♀ gesetzt werden und dann, wenn sie nicht von selbst weiterliefen, durch geschickte Manipulationen unter Vermeidung zusätzlicher Netzerschütterung und Netzbelastung auf dieses zugetrieben werden. Das gelang dadurch, daß ich mit der Spitze einer sehr dünnen, langen Nadel ihr Hinterleibsende leicht berührte oder die in scharf riechende Chemikalien

(z. B. Azeton) eingetauchte Nadel ihrem Abdomen von hinten und oben näherte. Außerdem habe ich viele Spinnen — was besonders bei *Macrargus* gut gelingt — an ihrem Sicherungsfaden, an dem sie sich vom hochgehobenen Fangglas abseilten, vorsichtig aufs Netz gelassen, wo sie sich dann oft wunschgemäß mit einigen Schritten vorwärtsbewegten. Normalerweise würden sie dabei durch laufende Verlängerung dieses Fadens zu schnell niedergehen und zu hart auf dem Netz aufsetzen. Zieht man aber den Faden während des Abseilens ruckweise ein Stück hoch, dann stellen sie seine Verlängerung vorübergehend ein, bleiben mit vorwärts gestreckten Beinen steif daran hängen und lassen sich weich auf dem Netz aufsetzen. Um die Fremdspinnen nahe vor die *Coelotes*-♀♀ setzen zu können und damit die Wahrscheinlichkeit einer Annäherung an diese zu erhöhen, habe ich entweder die *Coelotes*-♀♀ schon einige Zeit vorher an den Röhreneingang gelockt oder von oben her eine Öffnung in die Wohnröhre gebrannt, durch welche ich die Testobjekte einließ. Die Versuche habe ich in der Weise durchgeführt, daß ich in unregelmäßigem Wechsel vorher dem Netz entnommene Junge und netzfremde Individuen obengenannter Arten vor verschiedene *Coelotes*-Mütter setzte. Die Versuche waren äußerst zeitraubend und erstreckten sich über mehrere Wochen. Hier kann nur summarisch darauf eingegangen werden. Ungezählte Einzeltests konnten nicht gewertet werden, weil infolge einer Schreckreaktion der Versuchstiere beim Antreiben oder versehentlicher Netzberührung mit der Nadel ungewiß war, worauf sich die Reaktion von *Coelotes* bezogen hatte. In über 200 Fällen zeigte sich jedoch ganz eindeutig, daß die Spinnmütter fremdartige Spinnen zuverlässig von den kurz vorher oder nachher vorgeführten Jungen unterscheiden können. Diese blieben verschont, meist unbeachtet, jene wurden sofort und blitzschnell angesprungen und getötet. Der Reaktionsunterschied konnte noch dadurch verdeutlicht werden, daß ich die *Coelotes*-♀♀ vorher durch Nadelzupfen zur Umkehr veranlaßte und dann die Testobjekte von hinten auf sie zulaufen ließ. Bei Annäherung ihrer Jungen drehten sie sich meist gar nicht um oder taten dies recht gemächlich; bei fremden Spinnen dagegen riß es sie förmlich herum, und der Umkehr folgte unmittelbar der Angriff, der schon an seiner Schnelligkeit und Entschlossenheit erkennen ließ, daß sie über die Artzugehörigkeit dieser Besucher keinen Augenblick im Zweifel waren. Ferner konnte wiederholt abgewartet werden, bis ein Junges aus der Kinderstube von selbst in die Wohnröhre kam, sich in der Nähe der Mutter herumtrieb, manchmal auch dem Röhrenaussgang zustrebte und dann wieder umkehrte und zur Mutter zurücklief. Dann rührte sich diese nicht. Sie griff aber augenblicklich zu, wenn ein Fremdling nachgeschickt wurde. Der Angriff erfolgte auch auf kürzeste Entfernung so schnell und sicher, dazu oft

schon nach so wenigen Schritten der Fremdspinne, daß zunächst optische Eindrücke als maßgebende Unterscheidungsmerkmale anzunehmen waren, obwohl bekannt ist, daß der Gesichtssinn bei Netzspinnen allgemein sehr mangelhaft entwickelt ist und für die Beutewahrnehmung eine untergeordnete Rolle spielt (vgl. HOMANN 1947, S. 260). Leider ist mir eine Blendung von *Coelotes*-♀♀ ohne gleichzeitige Herbeiführung einer fast völligen Reaktionslosigkeit nur bei einem gelungen. Dieses aber ließ eine uneingeschränkte Unterscheidungsfähigkeit auch nach völliger Ausschaltung des Gesichtssinnes in einer Reihe von Fällen feststellen.

Zur Ausschaltung des Gesichtssinnes hielt ich die Herstellung einer über das gesamte Augenfeld reichenden, lichtdichten und lückenlosen Maske für das zweckmäßigste, weil diese Art von Blendung zu Kontrollzwecken jederzeit wieder rückgängig gemacht werden konnte. Bei Zerstörung der Augenlinsen bestand von vorneherein die Gefahr einer nervösen Schädigung, zumal der Eingriff so gründlich erfolgen mußte, daß später keine Zweifel an der völligen Ausschaltung des Gesichtssinnes aufkommen konnten. Diesen Eingriff habe ich nur an zwei Versuchstieren vorgenommen, denen ich alle Augenlinsen im Hitzestupor mit einer möglichst punktförmigen und auf konstanter Temperatur haltbaren Wärmequelle — einem spitzwinkelig umgebogenen, durch einen Regeltrafo erhitzten (nicht glühenden!) Konstantendraht — zerstörte. Damit berührte ich die Linsen nur so lange, bis sie sich trübten und etwas abhoben. Zur Abschirmung einer schädlichen Wärmestrahlung war der Vorderkörper der Versuchstiere vorher noch ausgiebig mit Brandsalbe bestrichen worden. Trotz aller Vorsicht aber blieb das eine ♀ unter krampfartigen Zuckungen auf der Stelle liegen und wurde sofort getötet, das andere, das zunächst den Eingriff gut überstanden zu haben schien, lag anderntags tot und verkrampft im Käfig.

Zur *Herstellung der Augenmasken* verwendete ich anfangs teils Schellack, der in Alkohol oder Chloroform gelöst und mit Ruß oder alkohollöslicher schwarzer Farbe versetzt war, teils Spirituslack oder die von HOMANN (1928) beschriebene Mischung, später einfach handelsüblichen Nagellack von dunkelroter Farbe, der sehr gut haften bleibt, schnell trocknet und bei entsprechender Schichtdicke so wenig lichtdurchlässig ist, daß sich der Zusatz von schwarzer Farbe erübrigt. Zuerst nahm ich die Lackierung der Versuchstiere beim Biß in Mehlwürmer vor. Durch Ziehen an der Beute konnten die Spinnen, die diese nicht losließen, in eine hierfür günstige Stellung gebracht und in dieser so lange gehalten werden, bis der Lack in mehreren Schichten aufgetragen war. Hatte ein Versuchstier einem zu kräftigen Zuge doch nachgegeben, griff es, schon geblendet, wieder an und zeigte dabei eine unverminderte Orientierungsfähigkeit und Reaktionsbereitschaft. Sobald aber die Phase des langen Bisses vorüber war, wurde es sich des veränderten Zustandes gleichsam „bewußt“, ließ von der Beute ab statt sie einzuspeicheln und suchte tastend und torkelnd die Wohnröhre, als sei ihm das eigene Netz völlig neu. Jedes helladaptierte *Coelotes*-♀ bewegte sich wenigstens in der ersten Zeit nach der Blendung so tastend und unsicher wie ein vorwiegend optisch orientiertes Lebewesen. Die geblendeten Tiere suchten regelmäßig ein Versteck auf. Sie begnügten sich nicht mit der Wohnröhre, sondern verließen diese und gingen auf den Boden. Dort machten sie meist nicht sogleich Anstalten, die Maske wegzuputzen, sondern putzten zunächst nur ihre Palpen. Dann aber strichen sie, fast unauffällig, einige Male mit diesen über die Maske. Durch fortgesetztes leichtes Anblasen konnte ich sie bis zur völligen Trocknung der Maske daran hindern; aber später fuhren sie beharrlich damit fort, und nach Stunden, mitunter erst

nach Tagen lösten sich ihre Masken, quollen zum Teil stark auf und wurden stückweise abgestreift. Bis dahin blieben die Spinnen weitgehend reaktionslos. Sobald aber ihre vorderen Mittelaugen (Hauptaugen) frei waren, liefen und reagierten sie wieder ganz normal. Die übrigen Augen konnten noch tagelang verdeckt sein. Ich ging dann dazu über, die Tiere im Hitzestupor zu lackieren. Dabei konnte die Maske in Ruhe unter dem Binokular angefertigt, sogleich auf ihre Vollständigkeit geprüft und getrocknet werden, ehe die Tiere wieder zur vollen Aktivität erwacht waren. Letzteres erwies sich als unnötig; denn die Versuchstiere schienen die Maske nach dem Stupor gar nicht als „störend“ zu empfinden. Jedenfalls behielten sie sie tage-, ja wochenlang, blieben aber trotzdem so inaktiv, daß ich nur unbedeutende Einzelbeobachtungen machen konnte. Eines Tages kam mir der Zufall zu Hilfe. Ein adultes ♀, das im Hitzestupor eine Augenmaske aus Nagellack erhalten hatte, behielt seine volle Reaktionsbereitschaft, bewegte sich nach kurzer, tastender Orientierung ohne jede Unsicherheit im eigenen Netz und gab während stundenlanger Versuche „bereitwilligst Antwort“ auf die brennendsten Fragen, die ich bezüglich der Bedeutung des Gesichtssinnes zu stellen hatte. Ich gab ihm abwechselnd Jungspinnen aus fremder Brut — es selbst hatte noch nicht einmal Eier abgelegt — und kleine Fremdspinnen aufs Netz. Diese wurden sofort verfolgt und zum Teil getötet, aber nie kontrolliert, jene wurden entweder gar nicht beachtet oder, wenn sie von mir getrieben wurden, regelrecht kontrolliert (vgl. S. 388) und laufen gelassen. Von den Kontrollen habe ich einige photographische Aufnahmen gemacht, von denen hier zwei wiedergegeben sind (Abb. 1 und 3, S. 389 u. 390). Ein adultes ♂ von *Microlinyphia pusilla* begann jedesmal, wenn ich es auf das Netz des geblendeten *Coelotes*-♀ setzte, ganz reflektorisch mit den Palpen zu trommeln, und zwar so schnell und unausgesetzt, daß diese kaum mehr wahrnehmbar waren. Die Netzsassin „verwarnte“ oder verfolgte es in Scheinangriffen, ließ ihm aber jedesmal Gelegenheit zur Flucht. Bei Wahrnehmung des Schleichens von Clubionen ruckte sie, beim Angriff auf einen *Lithobius* war sie durchaus Herr der Situation und tötete ihn durch Biß in die Körpermitte. Ein Mehlwurm schließlich wurde zuerst zweimal kurz (vorne und hinten), dann in Körpermitte lang und anhaltend gebissen und eingetragen. Trotz heftiger Krümmungen ihres Opfers ließ sie es nicht mehr los. Als dabei ihr Kopf am Röhrendach scheuerte, sprang die Maske ab, und nun verhielt sich diese Spinne ebenso wie im umgekehrten Falle eine helladaptierte nach der Blendung: Sie ließ von der Beute ab und tastete sich unsicher und torkelnd in die Wohnröhre, war aber nach einer halben Stunde wieder hervorzulocken. Anderntags fand die ungewöhnliche Reaktionsbereitschaft dieses ♀ nach der Blendung dadurch eine Erklärung, daß es in der Nacht Eier abgelegt und sich deshalb wohl in einem besonderen Reizzustand befunden hatte. Das Verhalten des geblendeten Tieres unterschied sich so wenig von dem eines sehenden, daß mir während der Versuche immer wieder Zweifel an der ausreichenden Blendung gekommen waren. Glücklicherweise war dann die Maske vollständig abgesprungen und erlaubte so eine zweifelsfreie Kontrolle der Blendwirkung. Auf ihrer konkaven Seite waren sämtliche Augenlinsen als Negativ abgezeichnet, und der Abstand ihrer Eindrücke vom Maskenrand ließ darauf schließen, daß nicht einmal von der Seite Licht eingefallen sein konnte. Eine mikroskopische Untersuchung der Maske bei konzentriertem durchfallendem Licht ließ außerdem ihre völlige Lichtundurchlässigkeit feststellen.

Diese Versuche beweisen, daß ein *Coelotes*-♀ auch ohne Mithilfe der Augen Beutetiere richtig erkennen und fangen und — was in diesem Zusammenhang besonders wichtig ist — die Jungen von diesen unterscheiden kann. Das war bei diesen Bewohnern dunkler Schlupfwinkel ohnedies zu erwarten. Trotzdem wird der Gesichtssinn von ihnen normalerweise (wenigstens bei Helligkeit) gefordert,

wie die Unsicherheit und Reaktionssperre geblendeter Tiere beweist. Er scheint deshalb wenigstens eine Art Tonuswirkung auszuüben und wahrscheinlich durch Wahrnehmung bestimmter Marken (helle Flächen der Umgebung, dunkles Schlupfloch) auch zur Orientierung im Netz beizutragen.

Eine optische Unterscheidung der Jungen von Fremdspinnen konnte auch dadurch ausgeschlossen werden, daß ich die *Coelotes*-♀♀ hinter dicke und für diesen Zweck genügend undurchsichtige Netzteile lockte. Zur Veranschaulichung dessen sowie gleichzeitig als Beispiel für die ganze Versuchsreihe sei auf die Experimente mit einem ♀ kurz eingegangen. In seinem Netz war die Wohnröhre in Form eines U angelegt, dessen beide Schenkel oben ziemlich offen waren und dessen Biegung eine etwa 3 cm dicke Säule aus undurchsichtigem, stark verschmutztem und verpilztem Gespinst umschloß. Die Testspinnen schickte ich dem ♀ bald auf dem einen, bald auf dem anderen Röhrenschenkel entgegen, nachdem es zur Verdeckung seines Blickfeldes hinter die Säule gelockt worden war. Jedesmal mußte es erst ein Stück um diese herumspringen; doch kam es in der Regel nur bei Annäherung von Fremdspinnen hinter der Säule hervorgeschossen. Als es einmal gelungen war, auf dem einen Röhrenschenkel ein Junges, auf dem anderen einen *Macrargus* ziemlich gleichzeitig auf den Weg zu bringen, wurde das ♀ unsicher. Hinter der Säule wandte es sich ruckweise hierhin und dorthin, bis es sich schließlich für den Angriff auf letzteren entschied, obwohl das Junge inzwischen schon fast bei ihm angelangt war, der *Macrargus* aber nur drei kurze Etappen zurückgelegt hatte. Dieses ♀ blieb 12 Tage lang bei täglich 2—4stündigem Experimentieren in höchster Handlungsbereitschaft und behielt eine ungeminderte Bereitschaft zu erneutem Beutefang dadurch, daß es alle Spinnen nach Abtötung wegwarf. Bei längeren Versuchsserien zeichneten sich allerdings bei diesem wie bei anderen♀♀ Dressureinflüsse deutlich ab. Ließ ich nämlich, um gerade eine Dressur auszuschließen, auf ein zur Mutter geschicktes Junges nicht in gleichmäßigem Wechsel eine Fremdspinne, sondern weitere Junge folgen, war die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem später erscheinenden Fremdling nicht selten merklich abgeschwächt. Die♀♀ wandten sich entweder gar nicht um oder setzten nicht sogleich zum Angriff an, sondern zögerten so lange, bis die Fremdspinne noch näher herangekommen war. Auch das Umgekehrte war zu beobachten: Ließ ich nach dem „Angebot“ mehrerer Fremdspinnen sogleich ein Junges folgen, wurde es gestoppt und kontrolliert. Einzelne, die dabei zu dicht vor die Mutter gefallen und nicht mehr rechtzeitig erkannt worden waren, wurden sogar totgebissen. Im ganzen gesehen aber waren solche „Mißgriffe“ sehr seltene Ausnahmen. Aus den wechselnden Situationen war darauf zu schließen, daß die Unterscheidungssicherheit nicht durch abnehmende Entfernung des Reizobjektes, sondern durch eine längere

Wahrnehmung der von ihm verursachten Netzerschütterungen erhöht wird.

Weitere Beobachtungen ließen mich abermals an der untergeordneten Bedeutung des Gesichtssinnes zweifeln. Im Rahmen der 1959 mitgeteilten Versuche mit größeren Fremdspinnen hatte ich ein ♀ von *Pisaura mirabilis* auf das Netz eines *Coelotes*-♀ gesetzt und letzteres durch zusätzliche Netzerschütterungen zu einem scharfen Angriff auf *Pisaura* gereizt. Als diese aber im letzten Moment — übrigens ganz ausnahmsweise — in Drohhaltung ging und beide Vorderbeine hochriß, ergriff *Coelotes* die Flucht und war lange nicht mehr aus dem Versteck zu locken. Auch die 1959 beschriebene und abgebildete Drohhaltung von *Xysticus* löste eine ähnliche Phobie aus. Diese Gelegenheitsbeobachtung brachte mich auf der Suche nach Möglichkeiten, die Bedeutung von Gesichtsseizen beim Beutefang zu prüfen, auf den Gedanken, diese offenbar sehr abschreckende Drohhaltung einer *Pisaura* mit der starken Lockwirkung der von einem Käfer verursachten Netzerschütterungen zu kombinieren. Zu diesem Zweck klebte ich eine dem Alkohol entnommene *Pisaura*, die ich in Drohhaltung gebracht und getrocknet hatte, einem lebenden Schwarzkäfer (*Helops*) auf den Rücken. Das Abdomen der Spinne nahm ich ab, um den Käfer nicht allzusehr zu belasten. Ebenso entfernte ich ihre Hinterbeine und die Tarsen des dritten Beinpaars, damit sie nicht am Netz streifen und die Netzerschütterungen des Käfers verfälschen konnten. Ihre beiden vorderen Beinpaare waren gestreckt erhoben und V-förmig gestellt. Ihr Cephalothorax war dem Käfer so weit vorne aufgesetzt, daß die Cheliceren (in Vorderansicht) den Kopf des Käfers weitgehend bedeckten. Der so bepäckte Käfer konnte trotz seiner Last noch gut laufen und im Gleichgewicht bleiben. Auf dem Netz bewegte er sich schaukelnd und schwenkte die Spinnenbeine drohend über sich. Zu tasten war für *Coelotes* also nur der Käferlauf, zu sehen aber die *Pisaura*, die sich in Drohhaltung scheinbar höchst erregt hin- und herwiegte und außerdem noch auf ihn zukam. Diese Versuchsanordnung schien mir geeignet, auch einem Bewegungssehen von *Coelotes* in besonderem Maße Rechnung zu tragen, das man ja bei Spinnen als Gesichtssinnesleistung in erster Linie erwarten wird. Aber für die *Coelotes*-♀♀ kam keine Spinne, sondern ein Käfer, und dementsprechend behandelten sie diese Konstruktion. Sie griffen „entschlossen“ an, bissen — je nach Anlaufrichtung — meist in die Kopfpattie der *Pisaura*, vereinzelt auch in den hinteren Teil des Cephalothorax oder versuchten dies an den Elytren des Käfers. Eine Reihe derer, die fest in den Cephalothorax gebissen hatten, merkten sofort, daß der „Motor“ dieser Beute tiefer saß, sprangen herum und bissen in die Beine oder Elytren des Käfers. Von 12 *Coelotes*-♀♀, denen dieser „Spinnenkäfer“ je zweimal (mit einer Pause von mindestens

einer $\frac{1}{2}$ Std) aufs Netz gesetzt wurde, reagierte nur eines beide Male phobisch: es griff aus 7 cm Entfernung schon zögernd an und kehrte 1 cm vor dem Käfer um. Ob es wirklich vor dem optischen Eindruck oder vor der Luftbewegung, die von den schwingenden *Pisaura*-Beinen erzeugt wurde, zurückschreckte, ist ungewiß. Ein zweites ♀ kehrte beim Wiederholungsversuch 5 cm vor dem Käfer um.

Nach allen diesbezüglichen Versuchen und Beobachtungen war also dem *Gesichtssinn* für die Unterscheidung zwischen Jungen und Fremdspinnen gegenüber Tastsinneseindrücken eine ganz untergeordnete Bedeutung zuzumessen. Er kann hierzu sogar entbehrt werden, wie die Versuche mit dem geblendeten ♀ beweisen; doch habe ich den Eindruck gewonnen, als würde er im Bedarfsfalle und in unmittelbarer Nähe manchmal doch stärker herangezogen und erinnere an den Fang von Ameisen (1961, S. 707). Selbst wenn diese Spinnen auf Entfernungen bis etwa 1 cm über ein ausreichendes Formensehen verfügen würden, könnte dieses das in Rede gestellte Unterscheidungsvermögen nicht erklären; denn Fremdspinnen werden nachweislich noch auf weit größere Entfernung erkannt und entschlossen angesprungen. Würde es einer zusätzlichen optischen Kontrolle in unmittelbarer Nähe bedürfen, müßte zwischen Angriff und Biß regelmäßig eine Verzögerung entstehen. Die Spinnenmütter griffen auch Fremdspinnen an, die noch wesentlich kleiner waren als die jeweiligen Jungen in ihren Netzen, beispielsweise *Micrargus herbigradus*. Nur Milben (Thrombidiiden) wurden nicht mehr angegangen. Diese dürften als die untere Grenze der Beutegröße angesprochen werden.

Eine *geruchliche Unterscheidung* durch Duftstoffe, die auf dem Luftwege über eine gewisse Entfernung perzipiert werden, braucht wahrscheinlich kaum in Rechnung gestellt zu werden. Zwar habe ich selbst in dieser Richtung keine speziellen Versuche angestellt, und der bei Spinnen allgemein leider nur sehr mangelhaft untersuchte chemische Sinn stellt überhaupt eine peinliche Unbekannte bei derartigen Untersuchungen dar; eine Reihe von Gelegenheitsbeobachtungen aber, die in anderem Zusammenhang erwähnt werden, sowie die unten beschriebenen Versuche, die Jungen durch Bestreichen mit Körpersäften anderer Tiere in Beuteobjekte zu verwandeln, dürften auch die Möglichkeit einer geruchlichen Unterscheidung — soweit es die Fernwahrnehmung betrifft — in Abrede stellen lassen.

Aus den bisherigen Versuchen war also zu folgern, daß die Reaktionsunterschiede der Spinnenmütter gegenüber Jungen und Fremdspinnen auf verschiedenartige Netzerschütterungen zurückzuführen sind. Solche Unterschiede können lediglich die *Reizintensität* betreffen, worunter die Amplitudenweite zu verstehen ist. Aber da nicht von vorneherein anzunehmen war, daß eine kleinere Fremdspinne weitere Erschütterungs-

amplituden erzeugt als ein größeres Junges, glaubte ich, den Unterschied in der *Reizqualität*, d. h. im Frequenzumfang der erzeugten Netzerschütterungen, in der Betonung bestimmter Frequenzbereiche, in rhythmischen Besonderheiten oder dergleichen suchen zu müssen. Um diese Vermutung bestätigt zu finden, versuchte ich sodann, die Bewegungsweise der Jungen zu verändern. Anfangs nahm ich an ihnen Beinamputationen vor; aber bald half mir eine Zufallsbeobachtung, diesen radikalen und irreversiblen Eingriff durch eine elegantere und schonendere Methode zu ersetzen. Bestreicht man das Hinterbein eines Jungen mit dem Fettkörper eines Mehlwurmes, hält es dieses weitgehend steif und zieht es nach. Durch Bestreichen zweier benachbarter Extremitäten, die leicht miteinander verkleben und beide nachgezogen werden, läßt sich die beabsichtigte Wirkung erhöhen. Meist habe ich die Beine III und IV einer Seite bestrichen. Werden die Jungen gleich nach dieser Behandlung aufs Netztapetum gesetzt, streben sie — einem in dieser Situation verstärkten Fluchttrieb folgend — der Wohnröhre zu. Erst in ihrem sicheren Versteck putzen oder — wohl zutreffender gesagt — verdauen sie mit großer Ausdauer die hinderliche Masse weg und sind dann wieder voll bewegungsfähig. Als nun die so behandelten Jungen in zahlreichen Versuchen mit nachgezogenen Beinen etwas humpelnd in die Wohnröhre zurückkehrten, sprangen ihre Mütter schon aus einiger Entfernung auf sie zu, aber nicht, wie man hätte erwarten können, um sie wie Fremdspinnen zu töten, sondern nur, um sie zu stellen und in einer eigenartigen Weise zu betasten. Infolge der etwas veränderten Bewegungsweise ihrer Jungen waren sie über deren Artzugehörigkeit in „Zweifel“ geraten und kontrollierten die Verdächtigen. Der Beschreibung dieser hochinteressanten und bei Spinnen erstmals festgestellten Kontrolle (wie ich dieses Verhalten kurz bezeichnen möchte) sei ein eigener Abschnitt eingeräumt.

II. Kontrolle und Ausweis der Jungen

Die Kontrolle der Jungen, die meist in der Wohnröhre stattfindet, erfolgt in der Weise, daß die Spinnenmutter auf das verdächtige Junge sprungartig zueilt, dicht vor ihm in ganz charakteristischer, von der Fanghandlung deutlich verschiedener Weise den Vorderkörper ruckartig hebt, die gleichzeitig hochgerissenen Vorderbeine über das Junge hinwegstellt und sie dabei hart auf dem Netz aufschlägt. Mit dem Aufsetzen der Vorderbeine senkt sie den Cephalothorax zum Jungen herab und legt ihm das Tarsusende eines abwärts gehaltenen, leicht abgewinkelten Palpus aufs Abdomen. Die typische Stellung der Tiere bei der Kontrolle zeigen die Abb. 1 und 2 aus verschiedenem Blickwinkel. Auf Abb. 2 ist an der Stellung des Abdomens zu erkennen, daß das ♀ zur Kontrolle des Jungen Sekundenbruchteile vorher hinter

der Netzwand hervorgeschossen war. Die Momentaufnahme gibt einen Eindruck von der Bewegungsdynamik und Bewegungsleganz dieser Spinnen. Das ♀ auf Abb. 1 und 3 war geblendet. Die mattgraue Blindkappe über der Augenpartie hebt sich deutlich ab. Die Vorderbeine des ♀ sind bei der Kontrolle meist parallel nach vorne gestellt und schon beim vorherigen

Hochreißen in allen Gliedern mit Ausnahme des Tarsus nahezu rechtwinklig gekrümmt. Sie berühren das Junge nicht, sondern versperren ihm nur den Weg von der Mutter weg. Im Bedarfsfalle könnten sie selbstverständlich blitzschnell als Fangbeine gebraucht werden und das Opfer an die Cheliceren

führen. Wie die Abbildungen zeigen, stehen die Jungen im Augenblick der Kontrolle teils frontal, teils lateral zur Mutter; doch wird das Palpenende immer auf das Abdomen des Jungen gelegt, meist auf dessen vorderen Teil, seltener auf dessen Mittelpartie. Bevorzugter Auflageort ist die Medianlinie (Abb. 3). Bei frontaler Kontrolle (Abb. 4) wird der Palpus in vielen Fällen so weit vorne am Abdomen angesetzt, daß seine Spitze auf den

Petiolus weist. In der Regel wird nur ein Palpus gebraucht, und zwar ganz unregelmäßig entweder der rechte oder der linke, welcher eben jeweils dem Abdomen des Jungen am nächsten ist. Dieser bleibt während der ganzen Kontrolle ruhig aufgelegt. Nur in besonderen „Zweifelfällen“, beispielsweise wenn dem Jungen artfremde Duftstoffe anhaften, wird auch der andere Palpus hinzugezogen; dann werden beide alternierend und richtig tastend gebraucht. Je nach dem jeweiligen Erregungszustand der Spinnenmutter und nach dem Grad der Bewegungsveränderung beim Jungen ist die Kontrolle verschieden eingehend. Aus denselben Gründen erfolgt sie auch auf sehr unterschiedliche Entfernung. Einmal eilt ein ♀ auf ein noch 2—5 cm weit entferntes



Abb. 1. Typische Stellung der *Coelotes*-Mutter (hier ein geblendetes ♀) bei der Kontrolle eines Jungen



Abb. 2. Dieses ♀ kam zur Kontrolle des Jungen blitzschnell hinter der Netzwand hervor

Junges zu, ein andermal setzt es erst dann zur Kontrolle an, wenn dieses an ihm vorbeilaufen will, und stoppt das Junge, indem es aus dem Stand heraus eine Art Bocksprung macht. Kontrollen werden nicht nur von sitzenden und lauernden Müttern ausgeführt; sie erfolgen nicht minder häufig bei ihrer Rückkehr von erfolgreicher oder erfolgloser



Abb. 3. Bei der Kontrolle legt das ♀ seinen Palpus meist auf die Medianlinie der vorderen Abdomenhälfte des Jungen (geblendetes ♀, dasselbe wie auf Abb. 1)



Abb. 4. Aus dem Lauf heraus und gleichsam „im Vorbeigehen“ kontrolliert dieses ♀ ein Junges

Beutejagd, bei gelegentlichen Rundgängen durch die Wohnröhre, sogar während der Mahlzeit oder während des Putzens. Sehr oft werden sie nur so „im Vorbeigehen“ und mit großer Lässigkeit vorgenommen, wovon Abb. 4 einen besseren Eindruck gibt, als Worte es vermögen. Diese Kontrolle erfolgte aus dem Lauf heraus und ohne die typische Sperrhaltung der Vorderbeine.

Die Dauer einer normalen Kontrolle beträgt nur wenige Sekunden. Ihr Ende wird vielleicht immer von der Mutter bestimmt, wobei denkbar wäre, daß ihr Palpendruck nachläßt. Das läßt sich nicht sehen. Die sichtbare Trennung beider Tiere aber wird entweder von der Mutter eingeleitet, indem diese sich umdreht und entfernt, oder vom Jungen, indem es einfach wegläuft. Beide Möglichkeiten sind etwa gleich häufig. Das

jeweils zurückbleibende Tier bleibt meist noch kurze Zeit sitzen, ehe auch es seines Weges geht. Die Umkehr des ♀, die in der Regel mehr oder minder ruckartig, mit Hochwerfen des Vorderkörpers erfolgt, ist mitunter so heftig, daß der Eindruck entsteht, als müßte es seine Cheliceren mit aller Anstrengung wegreißen, um der Versuchung nicht zu erliegen, in das Junge zu beißen. Auch mutet eine besonders betonte Abwendung wie eine Geste an, in der ein vermenschlichender Beobachter eine Art Entschuldigung der Mutter vor dem Jungen erblicken könnte: „Pardon, ich habe Dich nicht sogleich erkannt.“ Wenn das Junge zuerst geht, läuft es nie zwischen den Vorderbeinen des ♀ hindurch, sondern entfernt sich — vom ♀ aus gesehen — in seitlicher oder in

schräg nach hinten verlaufender Richtung. Der Weg zwischen den Beinen II und III ist wohl der am häufigsten gewählte. Gelegentlich kriecht ein Junges auch unter der Mutter hindurch, was diese durch Heben ihres Körpers erleichtert. Abb. 5 zeigt, wie das Junge nach beendeter Kontrolle (das ♀ hat die Vorderbeine bereits auseinandergenommen) so dicht unter den Cheliceren einer (übrigens fremden!) Mutter hindurchläuft, daß der Eindruck entsteht, als wäre es schon in ihren Klauen. Es kam aber unter den Spinnwarzen heil hervor. So lassen die von den Jungen benutzten Entfernungswege darauf schließen, daß der Bereich zwischen den Vorderbeinen des ♀ eine besondere Gefahrenzone darstellt und gefährlicher ist als etwa die Nähe ihrer Cheliceren. Dank der experimentellen Auslösbarkeit des Kontrollverhaltens ist dem Untersucher eine willkommene Möglichkeit zur Analyse der Merkmale gegeben, die der Spinnenmutter das Erkennen ihrer Jungen ermöglichen. Dazu ist zu fragen: 1. Wann erfolgt überhaupt eine Kontrolle (Fernwahrnehmung)? und 2. was wird kontrolliert (Kontaktwahrnehmung) bzw. welchen Ausweis geben die Jungen? Eine Kontrolle



Abb. 5. Nach beendeter Kontrolle läuft ein Junges unter der Mutter hindurch

erfolgt immer nur dann, wenn ein Junges durch ungewöhnliche Netzerschütterungen „auffällt“. Dazu bedarf es gar keiner Veränderung der Laufweise, die (wie bei den geschilderten Versuchen) durch Bewegungsbehinderung bedingt ist; es genügt oft schon, ein Junges durch Reizung mit der Nadel oder mit Chemikalien zu einem ungewöhnlich schnellen Lauf (Fluchtlauf) oder (was meist Hand in Hand geht) zu ruckartigen Bewegungen zu veranlassen. Ohne Beeinflussung von außen erfolgt eine Kontrolle vor allem dann, wenn sich zwei Junge um einen Futterbrocken streiten, woraus für den Beobachter der Eindruck von der friedensstiftenden Mutter entsteht. Kontrollen sind an der Tagesordnung. Solange sie sich nicht häufen, hinterlassen sie keine phobischen Nachwirkungen bei den Jungen. Nicht selten sah ich Junge unmittelbar nach der Kontrolle ihre Mutter um Futter anbetteln. Bei ungestörten Bruten erfolgt stunden- und (soweit ich abschätzen kann) sogar tagelang keine Kontrolle. Auch bei starkem Hunger und häufiger Bettelei der Jungen sind sie nicht vermehrt. Sie häufen sich indessen, wenn eine Spinnenmutter durch irgendwelche Experimente in gesteigerten

Erregungszustand versetzt worden ist und wenn sie durch wahrgenommene und entkommene Fremdspinnen „mißtrauisch“ geworden ist. Eine Spinnenmutter hat sich beispielsweise nach vergeblicher Jagd auf eine Fremdspinne auf ihren Lauerposten zurückbegeben. Schickt man nun gleich darauf ein Junges in die Wohnröhre auf sie zu, kann dieses kontrolliert werden, ohne daß es absonderlich gelaufen wäre. Läuft aber in gleicher Situation ein Junges an der Mutter vorbei zur Röhrenöffnung, um sich kurz „umzusehen“, und kommt ohne Verzug wieder zurück, dann darf es auch bei beschleunigtem Rücklauf in der Regel unkontrolliert passieren. Der *Ausweis des Jungen*, also der Signalreiz, der die Spinnenmutter zur Beendigung der Kontrolle veranlaßt, konnte nicht einwandfrei erkannt und analysiert werden. Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß es sich dabei nicht, wie man in Anbetracht des stereotypen Kontrollverhaltens aller Spinnenmütter erwarten sollte, um einen ganz bestimmten Signalreiz handelt, sondern um einen Merkmalskomplex, dessen Einzelmerkmale einander von Fall zu Fall — offenbar durchaus situationsabhängig — ersetzen können. Außerdem handelt es sich nur um einen Ausweis der Artzugehörigkeit, nicht im engeren Sinne der Zugehörigkeit zum Netz. Junge, die einem anderen Netz entnommen worden sind und unter Umständen ganz andere Nahrung aufgenommen hatten, werden von fremden Müttern nicht eingehender betastet. Da ich mit Jungen anderer *Coelotes*-Arten keine derartigen Versuche angestellt habe, ist noch ungewiß, ob sich der Ausweis nicht, wie ich vermute, sogar auf die Gattungszugehörigkeit ausdehnt.

Wegen des Palpengebrauches der ♀♀ bei jeder Kontrolle wird man den Signalreiz natürlich in erster Linie in *Geruchs- oder Tastqualitäten* suchen. In dieser Annahme bestärkte mich die Beobachtung, daß gerade bei eingehender Kontrolle beide Palpen vom ♀ ebenso gebraucht werden wie beispielsweise von *Coelotes*-♂♂, die auf die Geruchsspur eines geschlechtsreifen ♀ gekommen sind. Um die Orientierung nach Geruchsmerkmalen zu prüfen, versuchte ich zuerst, den Körpergeruch von Jungen mit Beuteduft zu überdecken. In zahlreichen Experimenten bestrich ich das Abdomen (teilweise auch den Cephalothorax) verschieden großer Junger aus verschiedenen Netzen mit frisch extrahiertem Fettkörper aus Tenebrioniden oder mit der Hämolymphe (vereinzelt sogar mit dem Gift) anderer Spinnenarten (insbesondere *Clubiona reclusa*), bis sie — bei Verwendung der erstgenannten Substanz — ganz weißgelb gefärbt waren und dadurch auch ihre Farbe verändert hatten. Der Überzug hatte außerdem eine Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit zur Folge, wodurch die Prüfung von Geruchs- und Tastqualitäten gleich kombiniert werden konnte. Durch gleichzeitiges Bestreichen der Extremitäten konnte außerdem die Bewegungsweise der Jungen in dem bereits besprochenen Sinne verändert und dadurch erreicht werden,

daß die so Präparierten in den meisten Fällen auch tatsächlich kontrolliert wurden. Bei keinem der 120 Versuche mit 18 *Coelotes*-Müttern wurde ein mit Beuteduft behaftetes Junges bei der Kontrolle gebissen! In 76 Fällen erfolgte allerdings eine intensivere Betastung mit beiden Palpen, und gelegentlich verfolgte ein ♀ — immer weiter betastend und offensichtlich durch den Beuteduft irritiert — das Junge etwa 1 cm weit, ehe es davon abließ. Zwischendurch habe ich auf die vordere Abdomenhälfte einiger Junger knallroten, in Azeton gelösten Nagellack gestrichen, dessen penetranter Geruch diesen Spinnen zuwider ist (32 Versuche). Wiederum wollte ich Geruch, Farbe und Oberflächenbeschaffenheit verändern, diesmal jedoch zum Teil in abschreckender Weise. Das Verwunderliche am Verhalten der kontrollierenden ♀♀ war deshalb nicht, daß sie wiederum nicht zubissen, sondern daß sie gar nicht sichtlich zurückschreckten. Diese Feststellung veranlaßte mich dazu, zehn ♀♀ je einen lebenden, mit derselben Farbe fast vollständig lackierten Mehlwurm vorzusetzen — ein Parallelversuch übrigens zu den mit Schneckenschleim bestrichenen Mehlwürmern (1961, S. 710). Das Unerwartete trat ein: Die Spinnen bissen ohne Zögern in die absonderliche Beute und hatten sich offenbar ausschließlich von deren Netzerschütterungen leiten lassen; denn fünf ♀♀, denen ebenso behandelte, aber tote Mehlwürmer aufs Netz gelegt worden waren, verschmähten dieses Angebot. Da ich nun die festgestellte Bedeutungslosigkeit von Geruchs- und Tastqualitäten zunächst noch für unwahrscheinlich hielt, kamen mir Zweifel, ob bei der bisher gewählten Versuchsanordnung die den Jungen aufgetragene Schicht den Artgeruch genügend überdecken würde; außerdem hielt ich dabei die Ausschaltung etwaiger taktiler Merkmale nicht für genügend gewährleistet. Die ♀♀ könnten die Jungen an der Anordnung und Beschaffenheit der ausnehmend langen Haare erkennen, die deren Abdomen bedecken und die durch Fettkörper nicht restlos überdeckt worden waren. In einer weiteren Versuchsserie klebte ich den Jungen deshalb Stücke der Rückenhaut frisch getöteter Clubionen mit etwas Mehlwurmbrei auf den Rücken. Diese waren so zugeschnitten, daß sie entweder als ovale oder rechteckige Schilde die Abdomina bedeckten und mit einer Verschmälerung nach vorne noch ein Stück über die Einsenkung zwischen Abdomen und Cephalothorax reichten. Damit waren den kontrollierenden ♀♀ Geruch und Integumentbeschaffenheit einer feindlichen Spinne geboten; auch hielt ich es für wesentlich, daß die Körperform der Jungen völlig verändert war; statt der starken Rundung konnten die ♀♀ nur den flachen Schild tasten. Durch die aufgeklebten Stücke waren die Jungen zudem höher geworden. Eine derartige Veränderung war deshalb ein willkommener Begleitfaktor dieser Versuchsanordnung, weil auch daran zu denken war, daß die Mütter mit Hilfe einer bestimmten Palpenstellung an den Jungen

regelrecht „Maß nehmen“ könnten. Für diese Möglichkeit sprach allerdings von vorneherein sehr wenig, da Junge sehr verschiedener Größe in kurzen Zeitabständen hintereinander „vermessen“ und trotzdem alle für „passend“ befunden wurden. Diese Versuche waren äußerst zeitraubend, weil die Deckstücke, wenn sie nicht genau paßten und richtig aufgesetzt waren, sich infolge der Beinbewegungen der Jungen beim Lauf verrutschten und bald abfielen. Das Aufkleben der Stücke machte einen methodischen Trick erforderlich; denn ein gewaltsames Festhalten dieser kleinen, zarten Tiere gelingt ohne Quetschungen oder Beinverluste kaum. Ich setzte die Jungen deshalb in eine Petrischale, wo sie meist am Rand entlangliefen. Dann stellte ich ihnen einen Plastilinwürfel in den Weg, der an seiner unteren Kante ein als Versteck sehr einladendes Loch hatte, in das die Jungen mit ihrem Cephalothorax gerade hineinpaßten. Da sie bei Belästigung von hinten in der Regel eine Weile versuchten, noch tiefer in das Loch hineinzukriechen, konnte währenddessen ihr herausragendes Abdomen in der beschriebenen Weise beklebt werden. — Trotz dieser erheblichen Veränderungen fanden zwölf Spinnenmütter ihre eigenen und fremde Jungen bei 36 Kontrollen ganz „in Ordnung“ und zur Brut gehörig! Trotz dieser weiteren Bestätigung dafür, daß Geruchs- oder Tastqualitäten nicht *die* Erkennungsmerkmale abgeben, halte ich es aber nicht für ausgeschlossen, daß ein spezifischer Artgeruch, der möglicherweise von den Jungen während der Kontrollen sogar von besonderen Hautdrüsen abgesondert werden könnte, dennoch jeden anderen Duft übertrifft. Die bisherigen Ergebnisse sowie eine Reihe zufälliger Beobachtungen veranlaßten mich aber auch, den *Bewegungen* der Jungen während der Kontrollen meine besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Die beobachteten Bewegungen lassen sich in folgende drei Kategorien einordnen:

1. Palpen- oder Beinbewegungen, 2. Körperzittern und 3. Umfallenlassen.

Diese Gruppen sind nicht nur nach ihrer Häufigkeit, sondern auch nach ihrem vermutlichen Wirkungsgrad geordnet.

Palpen- und Beinbewegungen sieht man am häufigsten. Sie erfolgen in der Weise, daß das Junge bald nach Beginn der Kontrolle und noch während der Betastung durch die Mutter mit oder ohne Aufrichtung seines Vorderkörpers entschlossen ein Vorderbein (oder beide), dazu gelegentlich auch einen Palpus, hebt und damit die Cheliceren oder einen Palpus der Mutter berührt. Abb. 4 zeigt einen Ansatz hierzu. Jedermal, wenn ich ein derartiges Verhalten eines Jungen eindeutig sehen konnte, erfolgte auch eine sofortige, meist auffallend ruckartige Abwendung der Mutter; doch war weder eine ganz bestimmte Bewegungsweise der Jungen noch ein bestimmtes Berührungsziel herauszufinden. Von einer Reihe scheinbar wohlgezielter Beinbewegungen abgesehen, macht dieses Verhalten den Eindruck, als würde es sich lediglich um plan- und richtungslose Abwehrbewegungen handeln. Jedenfalls steht fest, daß die Jungen ihre Mutter dabei durchaus nicht immer berühren und trotzdem eine schnelle Beendigung der Kontrolle herbeiführen.

Weit seltener sah ich das *Körperzittern*, im ganzen kaum öfter als 50mal. Vielleicht erfolgte es häufiger, als ich es beobachtet habe. Auch könnte es manchmal so schwach sein, daß man es nicht erkennen kann. Ich sah es nur in solchen Situationen, wo ♀♀ auf verdächtige Junge schon aus mehreren Zentimetern Entfernung in sehr scharfem, „polterndem“ Lauf zueilten. Dann blieben die Jungen sofort stehen und zitterten teils vor, teils während der Betastung. In jedem Falle ließen die ♀♀ sofort ab, und einige Male stoppten sie ihren Anlauf schon vor dem zitternden Jungen. Das Körperzittern kommt als Ausdruck starker Erregung auch bei erwachsenen Spinnen vor (vgl. S. 489). Eine Zufallsbeobachtung würde in die Vorstellung passen, daß dem Zittern eine besondere Hemmungsfunktion zukommt. Einem *Coelotes*-♀, das eine *Clubiona reclusa* gebissen hatte, nahm ich die Beute ab, legte sie an anderer Stelle wieder aufs Netz und lockte das ♀ durch Nadelzupfen dorthin. Es betastete die gelähmte *Clubiona* und spreizte, als diese noch einige letzte Zuckungen machte, die Cheliceren schon zum Biß; da setzte bei der *Clubiona* plötzlich ein tetanisches Zittern ein. *Coelotes* fuhr wie entsetzt zurück und suchte die Wohnröhre auf. Dagegen konnte ich durch Anlegen einer Vibrationsnadel an tote Organismen keine derartigen Reaktionen auslösen.

Das *Umfallenlassen* von Jungen habe ich nur wenige Male beobachtet, und jedesmal handelte es sich dabei um netzfremde Junge, die unsanft auf ein Netz geworfen worden waren und durch starke Erschütterungen einen vehementen Angriff der Netzinsassin aus größerer Entfernung ausgelöst hatten. Bei Annäherung des Alttieres ließen sie sich anscheinend vor Schreck auf die Seite oder auf den Rücken fallen (Abb. 6) und völlig bewegungslos die Kontrolle über sich ergehen. Dieses Verhalten sieht ganz nach einer Demutsstellung aus, hat aber damit wahrscheinlich nichts zu tun. Selbst bei diesen Kontrollen, bei denen ja nun ganz andere Körperstellen betastet wurden, kamen die Jungen unversehrt davon.

Nun werden auch die häufigeren dieser Bewegungen — sogar vom gleichen Jungen und in vergleichbarer Situation — viel zu unregelmäßig ausgeführt, als daß sie *den* Signalreiz schlechthin bilden könnten; doch scheinen sie hochwirksame Reize zu sein, von denen die Jungen im Bedarfsfalle Gebrauch machen. Aus allen Beobachtungen habe ich den festen Eindruck gewonnen, daß die Jungen schon an der Art der Annäherungsweise, also sozusagen am „Schritt“ einer Mutter, der sich ihnen ja ebenfalls in Form von Netzerschütterungen mitteilt, den Grad ihrer Erregung, ihrer Handlungsbereitschaft und damit der Gefahr erkennen. Bei Berührung sagt ihnen vielleicht der Palpendruck dasselbe. Nur so kann man sich erklären, warum ein Junges sich in dem einen Falle ruhig betasten läßt oder die Kontrolle dadurch sogar abkürzt, daß es wegläuft, im anderen jedoch Beine hebt und zittert. Je langsamer eine Mutter herankommt und je ruhiger sie den Ausweis „verlangt“, um so weniger sieht das Junge sich veranlaßt, ein unbedingt überzeugendes Kennzeichen zu geben. Es ist überhaupt sehr fraglich, ob sich eine Spinnenmutter bei der Kontrolle eines Jungen von bestimmten Merkmalen oder einfach vom *Gesamtverhalten* leiten läßt. Für ein Junges sind derartige Kontrollen nichts Außergewöhnliches und nichts Beunruhigendes. Es hat ein „gutes Gewissen“. Und vielleicht ist gerade seine „Unbekümmertheit“ dabei der sicherste Ausweis. Eine fremdartige Spinne sucht diesem Netz ohnedies zu entgehen. Wird sie noch

dazu gestellt und betastet, bleibt sie zwar steif stehen wie ein Junges zunächst auch, doch dürfte diese Situation für sie vermutlich höchst beunruhigend sein. Daraus können sich wesentliche Verhaltensunterschiede ergeben, Unterschiede in der Stellung, dem Tonus, vielleicht sogar der Pulsfrequenz (Auflage des Palpus in der Herzgegend!). Gerade wegen der Verschiedenartigkeit der Bewegungen, selbst beim Heben eines bestimmten Beines, ist es wahrscheinlich, daß diese gar nicht als spezifische Bewegungen, sondern als Verhalten reaktionsauslösend



Abb. 6. Ein vor die Röhrenmündung gesetztes Junges ließ sich vor der herbeieilenden Mutter auf den Rücken fallen

wirken. Beinheben mit oder ohne Betastung der Mutter sowie das Davonlaufen eines Jungen, das ja vielfach in Richtung auf die Mutter zu erfolgt, könnten die Fanghandlung des ♀ durch eine Art Einschüchterung hemmen, ähnlich wie dies durch *Trochosa* geschehen kann, die auf *Coelotes* zugetrieben wird (vgl. TRETZEL 1959, S. 203). Keine Fremdspinne bewegt sich während einer Betastung von selbst auf *Coelotes* zu! Eine solche „Dreistigkeit“ legen nur Netzangehörige an den Tag. Um die

Wirksamkeit von Bewegungen zu prüfen, habe ich als Gegenprobe kurz vorher getötete Junge aufs Netztapetum gelegt und die ♀♀ zu den Leichen hingelockt. Wurden die Leichen während der Betastung von mir in verschiedener Weise bewegt, erfolgte in jedem Falle der Biß (je drei Versuche an sieben Müttern). Stellte ich aber meine Manipulationen ein, sobald die ♀♀ herangekommen waren, wurden die Leichen stets mit beiden Palpen eine Weile betastet und dann in der Regel gefaßt, eingetragen und den Geschwistern überlassen (je zwei Versuche mit neun ♀♀, von denen eines beim ersten und eines beim zweiten Versuch die Leiche liegenließ). Ein zehntes ♀ aber nahm bei zehnmalem Angebot eigener und fremder Junger keines an. Diese Versuche lieferten allerdings keinen Beweis dafür, daß irgendeine spezifische Bewegung der Jungen während der Kontrolle erforderlich wäre, und sind deshalb in diesem Zusammenhang kaum erwähnenswert; denn der Biß der ♀♀ erklärt sich in diesen Fällen wahrscheinlich einfach daraus, daß die von

mir künstlich erzeugten Netzerschütterungen eine stärkere Reizwirkung als sie normalerweise vom Jungenlauf ausgeht, hatten, weshalb sich die ♀♀ von vorneherein mit einer anderen „Einstellung“ dem Reizobjekt genähert hatten. In einer Reihe weiterer zehn Versuche klebte ich die obere Körperhälfte von Jungen lebenden Ameisen (*Myrmica*) auf und ließ diese in den Wohnröhren von zehn Spinnenmüttern laufen. Sie wurden ausnahmslos wie Ameisen behandelt und ohne weitere Prüfung totgebissen.

Es ist höchst erstaunlich, wie wenige „Irrtümer“ den ♀♀ bei den Kontrollen unterlaufen. Bei sicher weit über 1000 von mir beobachteten Kontrollen, die teils bei Versuchen provoziert, teils ohne unmittelbare Einwirkung von außen her von Müttern und Nichtmüttern an eigenen oder netzfremden Jungen durchgeführt wurden, kamen insgesamt nur acht Junge ums Leben. In jedem Falle handelte es sich dabei um einen offensichtlichen Mißgriff, der dadurch zustande kam, daß einer durch die unmittelbar vorausgegangene Begegnung mit einer Fremdspinne



Abb. 7. Eine junge *Agelena labyrinthica*, die kurz nach einem *Coelotes*-Jungen vor dieses ♀ gesetzt worden war, wurde nicht erst kontrolliert, sondern sofort totgebissen. Die Momentaufnahme zeigt, wie das ♀ sein Opfer mit den Beinen gerade faßt, um es an die Cheliceren zu reißen. An diesen sind bemerkenswerterweise weder die Klauen ganz ausgeschlagen noch die Grundglieder weit geöffnet. Das geschieht erst zum Biß selbst und ist eine Teilhandlung für sich

stark erregten und höchst „mißtrauischen“ Mutter ein Junges versehentlich zu dicht vor die Cheliceren geworfen wurde. Nicht eingerechnet sind hier allerdings die Opfer, die zu Lasten eines bestimmten ♀ gingen. Dieses tötete jedes vorgesetzte netzfremde Junge, auch jüngste Stadien, solange es selbst erst Eier hatte. Es befand sich in einem Dauerzustand starker Erregung und hoher Handlungsbereitschaft, der vielleicht auf einen Beinschaden zurückzuführen war. Schon in freier Natur hatte es das rechte Vorderbein ab Patella verloren, ließ aber trotzdem keine Beeinträchtigung der Ortung oder der Fangleistung erkennen. Den eigenen Jungen gegenüber aber erwies es sich als eine sehr „fürsorgliche“ Mutter, die wahrgenommene Beutetiere verbissen angriff und jeden Fang anstandslos den Jungen überließ. Nach Erscheinen seiner eigenen Jungen tolerierte es auch netzfremde Junge. Es kontrollierte nicht öfter als andere Mütter auch, obwohl seine „Nervosität“ bis an sein Lebensende anhielt.

Die Kontrolle stellt zweifellos eine *ritualisierte Fanghandlung* dar, bei der aber nicht nur die Endhandlung, der Biß, gehemmt ist, sondern

bei der auch schon vorhergehende Teilhandlungen modifiziert und gleichsam „entschärft“ sind. Bereits in der Aufrichtung des Vorderkörpers dicht vor dem Jungen tritt ein wesentlicher Unterschied gegenüber einem „scharfen“ Angriff zutage. Bei diesem bleibt der Vorderkörper — sofern es sich um einen Angriff auf gleich große Organismen handelt — in geduckter Haltung, und aus dem Anlauf heraus erfolgen Zugriff und Biß; bei der Kontrolle hingegen wird der Anlaufschwung durch Hochwerfen des Vorderkörpers und der Vorderbeine gleichsam abgebremst. Das betonte Aufstampfen der über das Junge hingestellten Vorderbeine wirkt wie eine Drohung: „Halt, keinen Schritt weiter . . .!“ Bezeichnend ist ferner, daß die Vorderbeine den Körper des Jungen nicht berühren. Die Tarsen sind nicht griffbereit einwärts gekrümmt, sondern stehen mit dem Metatarsus in gerader Linie oder sind gelegentlich sogar etwas nach auswärts gewinkelt (Abb. 2 S. 389). Beinpaar II ist vorgezogen, III hingegen bleibt in der Regel seitwärts oder sogar etwas rückwärts gestellt und wird als Stützbein gebraucht (Abb. 1 S. 389), während es bei der „scharfen“ Fanghandlung im Augenblick des Zugriffes mit nach vorne genommen wird (Abb. 7). Darin kommt der Abstand zur Fanghandlung, das Ritualisierte dieser Kontrolle zum Ausdruck.

III. Reproduktion von Netzerschütterungen auf elektroakustischem Wege

Nachdem sich gezeigt hatte, daß schon so verhältnismäßig geringfügige Veränderungen der Bewegungsweise von Jungen ausreichen, um die Mutter zu einer Kontrolle zu veranlassen, habe ich im Rahmen dieser Arbeit erstmals den Versuch unternommen, die von verschiedenen Spinnen und Beutetieren verursachten mechanischen Netzerschütterungen mit Hilfe eines Abtastsystems und Verstärkers in elektroakustische Schwingungen umzuwandeln, um sie auf Tonband aufnehmen und nach Belieben über einen entsprechend umgebauten Lautsprecher wieder als mechanische Schwingungen ins Netz der Versuchstiere zurückschicken zu können. Dieser Plan entsprang dem Wunsche nach genauerer Analysierbarkeit der reaktionsbestimmenden quantitativen und qualitativen Komponenten solcher Netzerschütterungen sowie nach Unabhängigkeit von den „Launen“ und der Lenkbarkeit der jeweiligen Testobjekte. Hatten doch die bisher durchgeführten Versuche lediglich die Tatsache einer unterschiedlichen Behandlung von Jungen und Fremdspinnen erwiesen, aber nicht weiter nach den Gründen forschen lassen. Ich erwartete also, daß die Spinnenmütter beispielsweise die Reproduktion der Netzerschütterungen, die ein auf dem Netz laufender Käfer erzeugt hat (im folgenden kurz Reproduktion eines Käferlaufs genannt), mit einem sofortigen Angriff beantworten würden, auf die eines Jungenlaufs dagegen reaktionslos blieben, und hoffte, durch

quantitative und qualitative Veränderung des Frequenzverlaufs mit Hilfe eines Frequenzsiebes oder zunächst wenigstens durch Variieren der getrennten Höhen- und Tiefenanhebung eines Wiedergabeverstärkers bei gleichbleibender Aussteuerung (oder umgekehrt) die reaktionsauslösenden Komponenten analysieren zu können. Die Versuche waren indessen sehr enttäuschungsreich.

Zunächst wird die *Methode der Aufnahme und Wiedergabe von Netzerschütterungen* interessieren. Sie kann keineswegs als optimal und „ausgereift“ bezeichnet werden, da sie infolge prinzipieller Verwendungsgrenzen, die einerseits durch das Verhalten der Versuchstiere, andererseits durch den Leistungsbereich der erreichbaren Geräte gezogen wurden, eine vorzeitige „Entwicklungshemmung“ erfahren hat. Zur *Abtastung* der Netzerschütterungen benutzte ich anfangs ein piezo-elektrisches Mono-Kristalltonabnehmersystem der Firma ELAC mit geringer Rückstellkraft, das normalerweise zur Abtastung von Mikrorillenschallplatten Verwendung findet. Ich ersetzte seinen Mikrosaphir durch ein Stückchen Kupferdraht, dessen Länge ich versuchsweise zwischen 1 und 2 cm variierte. Diesen legte ich im Winkel von etwa 45° von unten her so an das Netz an, daß er durch die Netzschnitte — der Berliner Schrift der Schallplatte entsprechend — hauptsächlich eine seitliche Auslenkung erfuhr. Die geringe Spannung, die ein derartiges Tonabnehmersystem abgibt, machte die Verwendung eines Vorverstärkers notwendig, und dieser erwies sich als der kritische Punkt dieses Aufnahmeverfahrens. Ein Gleichstrom-Vorverstärker stand mir nicht zur Verfügung. Mit einem Wechselstromgerät aber konnte ich bei dem notwendigen Verstärkungsgrad (zum Teil bis 150:1) trotz der verschiedensten Abschirmungsversuche nicht den erforderlichen Abstand vom Netzbrumm erzielen. Bei versuchsweiser Wiedergabe derartiger Aufnahmen reagierten manche Versuchstiere offensichtlich nicht auf die Lauferschütterungen, sondern auf den Netzbrumm. Ich ging dann zur ausschließlichen Verwendung eines Tauchspulensystems über, mit dem heute leistungsfähige dynamische Breitband-Mikrophone ausgestattet sind. Ein solches stellte mir das *Laboratorium Wennebostel* (Dr.-Ing. SENNHEISER) zur Verfügung. Sein Spulenwiderstand betrug 200 Ω . Gegenüber dem Kristallsystem hatte es den großen Vorteil, daß es mit einem Mikrophon-Übertrager 1:20 direkt an den hochohmigen Eingang des Tonbandgerätes angeschlossen werden konnte. Dank der starken Spannung, die es abgab, reichte der Verstärker des Tonbandgerätes für eine volle Aussteuerung aller Aufnahmen aus. Außerdem sprach das Tauchspulensystem auf den tiefen Frequenzbereich besser an als der Kristalltonabnehmer. Sein Nachteil gegenüber diesem bestand nur darin, daß außer den Netzerschütterungen selbstverständlich auch alle Geräusche der Umgebung in die Aufnahme eingingen. Brauchbare Aufnahmen gelangen deshalb in der Regel nur in den späten Abendstunden; aber auch dann wurden noch zahlreiche Versuche durch fernes Autohupen, Türeenschlagen oder Knarren des Fußbodens bei eigenen unbedachten Bewegungen vereitelt. Doch kam ich bald darauf, mir diesen Nachteil der „Hellhörigkeit“ des Mikrophons in der Weise zunutze zu machen, daß ich zwischen bzw. zu den laufenden Erschütterungsaufnahmen kommentierende Worte aufs Band sprach, wodurch nachher das Wiederfinden und Herausschneiden wichtiger Aufnahmeabschnitte sehr erleichtert wurde. Zur Abtastung der Netzerschütterungen mit dem Tauchspulensystem klebte ich an die Spitze der freiliegenden, stumpfkegeligen Membrankalotte in Verlängerung der Kegellachse ein 1,5 cm langes Stück dünnen Kupferdraht, dessen angeklebtes Ende ringförmig umgebogen war. Um die Lauferschütterungen nicht nur an einem Punkt, sondern über eine längere Laufstrecke hinweg abtasten zu können, klebte ich am freien

Ende dieses Drahtes, quer zu ihm gestellt, einen weiteren Draht aus demselben Material, der längs oval gebogen war und die Form einer geraden Dipolantenne hatte. Seine Länge betrug 3 cm, seine beiden Schenkel waren in einer Ebene orientiert. Diese brachte ich — ihrer ganzen Länge nach — mit der Unterseite der Netzfläche in so schwache Berührung, daß die Schwingungsverhältnisse der Netzdecke möglichst wenig verändert wurden. Eine gewisse Schwingungsdämpfung war dabei natürlich unvermeidlich. Um den Abtaster mit der erforderlichen Bewegungseinheit mit der Netzfläche in günstigen Kontakt bringen zu können, befestigte ich das Tauchspulensystem auf der oberen Kante eines Mikroskoptubus, so daß ich mich zur Hebung und Senkung des Abtasters des Grob- und Feintrieb des Mikroskops bedienen konnte. Zur Dämpfung von Umgebungsgeräuschen war das Tauchspulensystem allseits mit einer Schaumgummikapsel von fast 1 cm Wanddicke verschalt, die nur oben eine kleine Öffnung für den Austritt des Drähtchens besaß. Zur Dämpfung von Bodenerschütterungen ruhten außerdem sowohl das Tauchspulensystem als auch die Tischbeine, auf denen das Mikroskop stand, auf Schaumgummiunterlagen. Zwischendurch habe ich mit gleich gutem Erfolg auch von der Oberseite der Netzdecke abgetastet, zum Teil einfach dadurch, daß ich den an der Membrankalotte angeklebten Draht verlängerte und sein freies Ende in der Netzdecke einhakte. In diesen Fällen war das Tauchspulensystem an einem allseits beweglichen Stativarm befestigt.

Die Abtastung der Erschütterungen an natürlich angelegten, großflächigen Netzen erfordert sehr viel Zeit und Geduld; denn einmal ist hier die Ankopplung des Abtasters erschwert, und zum anderen muß bei den in der Regel gewünschten Aufnahmen eines normalen und ruhigen Laufes abgewartet werden, bis sich die Tiere von selbst zum Abtastort begeben. Um zu einer Serie von Aufnahmen der Lauferschütterungen verschiedener Tiere unter möglichst gleichen Bedingungen zu gelangen, wie sie nur durch gleiche Schwingungsverhältnisse des Netzes, gleiche Netzstruktur, gleichen Abstand der Tiere vom Tontaster usw. gegeben sind, bediente ich mich eines für diese Zwecke angefertigten „Laufstalles“. Dieser hatte die Maße $10 \times 2 \times 3$ cm (Höhe), war aus Pappkarton mit sehr glatter Oberfläche (Verhinderung des Erkletterns seiner Wände!) zusammengeklebt und oben offen. Aus dem Mittelteil seines Bodens war ein Rechteck von 7 cm Länge und der gesamten Breite (2 cm) ausgeschnitten und die entstandene Öffnung mit einem Netzstück überklebt, das ich dem Fangtapetum eines *Coelotes*-Netzes entnommen hatte. Vor Trocknung des Klebstoffes hatte ich die Spannung des Netzstückes durch Einhängen von Gewichten geprüft und korrigiert, bis sie dem mittleren Spannungsgrad eines natürlich angelegten Tapetums entsprach. Die Abtastung der Netzerschütterungen erfolgte mit längsgestelltem Draht an der Unterseite des Netzstückes. Durch die beiderseits des Netzstückes stehengebliebenen Bodenteile von je 3×2 cm war eine Art „isolierter Boden“ geschaffen, auf den die Versuchstiere gesetzt, auf dem sie bei Bedarf zum Lauf angetrieben wurden und auf dem sie nach Überquerung des Netzstückes wenden konnten, ohne daß die Wendebewegungen oder zusätzliche Erschütterungen beim Einsetzen und Antreiben in die laufenden Aufnahmen mit eingegangen wären. Andere Formen von Laufställen haben sich nicht bewährt, am wenigsten ein zylindrischer Behälter, dessen untere Öffnung mit einem runden Netzstück verschlossen war, weil alle Tiere in der Regel nur an der Wand entlang gelaufen waren und mit den Extremitäten der Wandseite hochzuklettern versucht hatten. Ihre Lauferschütterungen waren dadurch ganz unnatürlich geworden. Die abgetasteten Schwingungen sprach ich mit dem Tonbandgerät „Phonorex“ auf BASF-Tonband, Typ LGS Standard. Die Aufnahmegeschwindigkeit betrug stets 19 cm/sec. Das Gerät arbeitete im Doppelspurverfahren und erlaubte eine Aufzeichnung in beiden Laufrichtungen ohne Umlegen der Spulen. Dadurch war es möglich, auf der einen Spur desselben Bandabschnittes

beispielsweise einen Käferlauf, auf der Gegenspur einen Jungenlauf aufzunehmen und dann bei der Wiedergabe durch einfaches Umschalten der Laufrichtung wechselweise auf die eine oder andere Aufnahme überzugehen. Außerdem konnten durch Schneiden und Kleben der Bänder den Aufnahmen wichtige Abschnitte entnommen und für die Versuche in beliebiger Reihenfolge aneinandergesetzt werden. Dieses Verfahren hatte den großen Vorteil, daß es Schaltstöße, die bei Ingangsetzung oder beim Stoppen des Tonbandgerätes entstanden und teilweise schon in die Aufnahmen mit eingegangen waren, entfernen oder vermeiden ließ. Aus über 100 Tonbandaufnahmen von Lauferschütterungen der verschiedensten Kleintierarten, die meist dem Biotop von *Coelotes* entstammten, habe ich 55 für die oszillographische Auswertung ausgewählt.

Die *Wiedergabe (Reproduktion) der Erschütterungsaufnahmen* erfolgte über einen abgeänderten permanentdynamischen Rundlautsprecher (Korbdurchmesser 12 cm) mit gesondert aufgehängter Schwingspule. Seine Membran hatte ich bis auf einen kleinen Ring um die Schwingspule entfernt und als „Vibrationsnadel“ einen 5 cm langen Draht aus Kupfer (versuchsweise auch aus anderen Metallen) an die Schwingspule geklebt. Das abgewinkelte Ende des Drahtes wurde bei Reproduktionen im Netztafetum eingehakt. So gab die Vibrationsnadel die in elektrische Schwingungen umgewandelten und auf Tonband aufgesprochenen Netzschütterungen entsprechend den Bewegungen der Schwingspule als mechanische Schwingungen wieder ins Netz zurück. Da die Lautsprechermembran entfernt war, ging dies selbstverständlich stumm vor sich (nur sinusförmige Schwingungen hoher Frequenz waren schwach zu vernehmen); doch hörte ich die Wiedergabe zur Kontrolle über den eingebauten Lautsprecher des Tonbandgerätes mit. Zur Dämpfung der Eigenschwingungen der Vibrationsnadel stellte ich nach weniger erfolgreichen Versuchen mit Papier und Gummi zwischen ihrem freien Ende und dem stehengebliebenen Membranring durch Ankleben von zwei weiteren Drähten eine starre Verbindung her. Später ersetzte ich die Vibrationsnadel durch einen Nylonstrang gleicher Länge, dessen eines Ende in breiter Fläche an der Schwingspule angeklebt und dessen anderes mit einem Häkchen zum Einhaken im Netz versehen war. Von der Herstellung einer festen und unmittelbaren Verbindung zwischen Schwingspule und Netz durch Zusammenkleben beider oder durch Vermittlung eines festgeklebten Zwischenstückes aus Spinnweben, Seide oder Papier, die vielleicht besser gewesen wäre, habe ich abgesehen, weil diese einer Reihenuntersuchung hinderlich gewesen wäre und außerdem zu einer Beschädigung der Netze geführt hätte. Als Wiedergabeverstärker reichte der des Tonbandgerätes mit etwa 4 Watt Sprechleistung im allgemeinen aus. Versuchsweise verstärkte ich die vom Tonbandgerät abgegebene Spannung noch durch Dazwischenschalten eines (allerdings nicht voll ausgesteuerten) 8 Watt-Verstärkers.

Bei den Versuchen stellte sich dann zu meiner größten Überraschung alsbald heraus, daß die *Coelotes*-♀♀ sogar auf die Reproduktion (= Sendung) eines vertrauten und hungrigen Tieres sicher „willkommenen“ Käferlaufs in der Regel negativ bis phobisch reagierten, was von mir zunächst im einzelnen gar nicht statistisch registriert wurde, sondern mich lange Zeit lediglich zur Suche nach methodischen Fehlern veranlaßte. Bei späteren Reihenversuchen habe ich dann festgestellt, daß der Prozentsatz der auf die Sendung eines Käferlaufs negativ reagierenden Versuchstiere unter jeweils 25—30 adulten ♀♀, die an drei verschiedenen Tagen daraufhin geprüft worden waren, um 80% lag. Die überwiegende Mehrzahl von ihnen blieb auf die Sendung hin ruhig

sitzen, duckte sich vielleicht etwas oder drehte sich einfach um. Gerade die oft erfolgte Abkehr von der Reizquelle, die sogar mit einer weiteren Zurückziehung in den Schlupfwinkel verbunden sein konnte, war das Ungewöhnliche dabei. Nur einzelne Tiere fielen ein-, höchstens zweimal am Tage auf die Imitation herein und bissen in die Vibrationsnadel. Nur *ein* adultes ♀ war so „entgegenkommend“, dies über etwa 10 Tage mit nur kurzen Unterbrechungen zu tun und auf diese Weise bei gelegentlichen Demonstrationen zur Institutsbelustigung beizutragen. Daß es auf die dazwischengeschaltete Sendung eines Jungenauflaufes nicht ansprach, verstärkte den Eindruck des Erfolges.

Ich muß zu diesen Versuchen noch bemerken, daß ich eine Negativdressur durch häufiges Angebot dieser Reize vermieden habe. Methodische Verbesserungen wurden nur an wenigen, ganz bestimmten und wegen der Käfignummern unverwechselbaren Versuchstieren erprobt. Bis ich dann allen übrigen Individuen die technisch verbesserten Reproduktionen wieder anbot, waren Tage vergangen. Manchmal ließ ich die Tiere so lange hungern, um ihre Reaktionsbereitschaft zu erhöhen, und dann sendete ich die Reproduktionen jedem Versuchstier nur ein- bis dreimal ins Netz. Waren mir manche Spinnen wegen Ausbleibens jeglicher Reaktion auf meine Sendung hin allzu reaktionsträge erschienen, ließ ich der Imitation oft unmittelbar das Original folgen, indem ich einen lebenden Käfer der gleichen Art aufs Netz setzte. Augenblicklich schlug die scheinbare und unverständliche Reaktionsträgheit in höchste Handelsbereitschaft um. Bei gleichzeitigem Angebot von Reproduktion und Original, das ich in der Weise machte, daß ich 4—5 cm neben der vibrierenden Nadel, doch in gleichem Abstand von der Wohnröhre wie diese, einen lebenden Käfer aufs Netz setzte, griffen einzelne ♀♀ sofort das Original an. Ich war außerdem bestrebt, zwischendurch Frischfänge aus dem Freiland nachzuholen und diese insbesondere auf ihre ersten, spontanen Reaktionen auf meine Reproduktionen zu prüfen, die jedoch in den meisten Fällen ebenso negativ waren wie nach einer Vielzahl von Versuchen.

Es konnte nun auf diese Weise leider nichts weiter bewiesen werden, als daß die *Coelotes*-♀♀ in der Lage sind, die natürlichen Bewegungen der Beutetiere im Netz von deren Imitationen zu unterscheiden. Zweifellos war die Reproduktion zu unnatürlich, und die Suche nach den methodischen Fehlern wäre eigentlich eine Frage für sich, die in Anbetracht der überwiegend negativen Versuchsergebnisse hier nicht weiter erörtert zu werden bräuchte. Sie gewinnt aber in diesem Zusammenhang insofern an Bedeutung, als durch sie Anhaltspunkte für die reaktionsbestimmenden Komponenten und für das Unterscheidungsvermögen zwischen verschiedenartigen Erschütterungsreizen gefunden werden konnten. Der Unterschied zwischen Original und Reproduktion war in der Reizqualität zu suchen; denn die Reizintensität konnte bei der Reproduktion so sehr verstärkt werden, daß die Netzdecke infolge der starken Ausschläge der Vibrationsnadel heftig hin- und hergerissen wurde und schließlich zerriß, was bei den als Beuteobjekte in Frage kommenden Organismen in diesem Maße nicht vorkommt.

Immerhin bringt uns auch der negative Befund insofern einen Schritt weiter, als er beweist, daß diese Spinnen nicht auf jeden Erschütterungsreiz schlechthin positiv reagieren. Das ist neu. Seit BARROWS (1915) kennen wir die Netzspinnen lediglich als „positiv vibrotaktisch“ (SAVORY nannte ihre Reaktion 1935 Vibrotropismus, KOEHLER 1950 Vibrotropotaxis). Nach den bisherigen Untersuchungen wäre zu erwarten, daß sie — in gewissen Intensitätsgrenzen natürlich — von vibratorischen Reizen jeder Art angelockt würden. Da bei künstlicher Erzeugung von Erschütterungsreizen *bisher nur mit sinusförmigen Schwingungen verschiedener Frequenz gearbeitet* wurde, konnte ein derartiges Unterscheidungsvermögen gar nicht auffallen. Der Physiker BOYS (1880 und 1890) war als erster auf den Gedanken gekommen, einer Kreuzspinne eine Stimmgabel an das Netz zu halten. Dieses Instrumentes bediente sich dann eine Reihe von Untersuchern (die PECKHAMS 1887, MCCOOK 1893, PRITCHETT 1904, RABAUD 1920 und 1921, GRÜNBAUM 1927, MEYER 1928). BARROWS (1915) und PETERS (1931) ersetzten diese primitive Methode durch Verwendung eines elektrischen Vibrators, den sie durch Umbau einer elektrischen Klingel herstellten. LIESENFELD (1956) bediente sich als erster eines Tongenerators. Die Mehrzahl dieser Versuche wurden an Araneiden, insbesondere an der Kreuzspinne, angestellt, die auf diese Reize gut ansprachen. Selbstverständlich habe ich auch die Reaktionen von *Coelotes* auf sinusförmige Schwingungen geprüft. Vibrationen dieser Art aus dem gesamten Leistungsbereich des Gerätes von etwa 20 Hz bis 20 kHz habe ich einem Tongenerator entweder direkt entnommen oder vorher auf Tonband aufgesprochen und auf genau demselben Wege wie die Aufnahmen von Lauferschütterungen ins Netz der Versuchstiere geschickt. Ihre Reaktionen darauf waren ebenso positiv wie die der anderen Netzspinnen bei den Versuchen der vorgenannten Autoren. Alle *Coelotes*-♀♀ legten einen fortgesetzten, nur vorübergehend ermüdenden Angriffs-, „Eifer“ an den Tag. Aber man braucht gar nicht zu apparativer Hilfe zu greifen: Ein ganz gewöhnliches Zupfen mit spitzer Nadel am Netz erwies sich — im ganzen gesehen — sogar als ein wirkungsvollerer Reiz als die Bewegungen der Beutetiere selbst. Das erscheint auf den ersten Blick geradezu paradox! Nichts lag deshalb näher als versuchsweise die im Netz eingehängte und „stumme“ Vibrationsnadel mit der Hand so zu bewegen, daß sie am Netz zupfte. Die Reaktion darauf war ebenso positiv, wie wenn mit irgendeiner anderen Nadel gezupft worden wäre — vorausgesetzt allerdings, daß die Versuchstiere keine Reaktionsminderung gegenüber dem Reizort infolge vorhergegangener Reproduktionen an den Tag legten. Wurde dagegen die vibrierende Nadel während der Wiedergabe von Lauferschütterungen zusätzlich mit der Hand bewegt, näherten sich die Tiere in der Regel

nicht. Auch zusätzliches Zupfen am Reizort während der Sendung hatte keinen Erfolg. Nadelzupfen ist *das* Lockmittel schlechthin. Es wird auch bei geringer Reaktionsbereitschaft stets beantwortet. Und gegenüber sinusförmigen Schwingungen liegt das Reaktionsverhältnis gerade umgekehrt als gegenüber Reproduktionen von Lauferschütterungen: Sie lösen zu 75—80% den Angriff aus.

Der wesentlichste *Unterschied zwischen originaler Netzerschütterung und deren Reproduktion* ließ sich bei mikroskopischer Beobachtung eines Netzpunktes schon optisch feststellen: Bei der Reproduktion wirken die Erschütterungen, die als seitliche Auslenkungen des angepeilten Netzfadens in Erscheinung treten, schneller, ruckartiger und vor allem *härter* als beim Original; ihnen fehlen die langsamen, *weichen* Schwingungen, die ein im Netz strampelnder Käfer verursacht. Das schnelle Zittern hochfrequenter Schwingungen, das freilich nicht leicht zu verfolgen ist, scheint ziemlich gleich zu sein. Die niedersten Frequenzen dagegen sind bei der Reproduktion stark gedämpft oder fehlen — was ihren untersten Bereich anbelangt — vielleicht ganz. Die Vernachlässigung dieses Frequenzbereiches erklärt sich aus dem Frequenzgang der handelsüblichen Aufnahme- und Wiedergabegeräte, der bekanntlich unterhalb von 40—30 Hz rasch absinkt. Auf S. 447 finden sich Meßwerte für die Weite der Schwingungsamplituden, die bei originaler Netzerschütterung durch einen Käfer erzeugt werden, sowie Angaben über die Methode ihrer Messung. Bei der Wiedergabe von Tonbandaufnahmen war ich selbstverständlich bestrebt, die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals anzugleichen, so daß die weitesten Amplituden der ersteren denen der letzteren entsprachen. Durch die optische Kontrolle ließ sich aber erkennen, daß diese weitesten Amplituden in beiden Fällen in verschiedenen Frequenzbereichen erzeugt wurden, und hierin lag wahrscheinlich der von den Spinnen bemerkte Unterschied. Bei der Originalerschütterung lagen sie im Bereich tiefster Frequenzen, schätzungsweise zwischen 1 und 20 Hz; bei der Reproduktion dagegen im Bereich zwischen 63 und 180 Hz, vornehmlich sogar erst zwischen 125 und 180 Hz (vgl. Abb. 8, e und f S. 415). Durch die technisch bedingte Dämpfung des untersten Frequenzbereiches werden also die stärksten Amplituden zwangsläufig in einen höheren Bereich verschoben, woraus sich die obengenannten optisch sichtbaren Unterschiede und für die Spinnen die Unnatürlichkeit bzw. der Bedeutungswandel der reproduzierten Erschütterungsreize ergeben.

Nachdem ich mir über diesen Unterschied klargeworden war, versuchte ich, die fehlenden tiefen Frequenzen während der Sendung durch verschiedenartige Manipulationen hinzuzugeben. Ich mußte mich mit einfachen Methoden begnügen, da mir die Geräte fehlten, die eine Einblendung unterdrückter Frequenzen durch Übersprechen der Band-

aufnahmen mit Schwingungen entsprechender Intensität ermöglicht hätten. Zusätzliches Nadelzupfen am Reizort hatte, wie erwähnt, keinen Erfolg. Dagegen konnte ich zwischendurch überraschend gute Erfolge durch besondere Aufhängung des zur Schwingungsübertragung benutzten Nylonbandes (vgl. S. 401) erzielen. Hängte ich dessen freies Ende in Käfigmitte an erhöhter Stelle des Netztapetums ein und ließ es gegen den Netzrand zu etwas durchhängen, so ließen sich bei günstigen Spannungsverhältnissen durch Aufschaukelung des Bandes während der Sendung in letztgenannter Gegend zusätzliche niederfrequente Schwingungen erzeugen: Das eingehängte Band vibrierte im Rhythmus der Aufnahme, und der Mittelteil des Bandes klopfte zwischendurch aufs Netz. Da die Lockwirkung durch einfaches Klopfen oder Zupfen am Netz während der Sendung nicht merklich erhöht werden konnte, ist anzunehmen, daß durch die Schaukelbewegung des Perlonbandes die fehlenden Frequenzen in einem natürlicheren Rhythmus zugegeben wurden als von Hand. Im ganzen gesehen aber waren auch diese Erfolge sehr ungleichmäßig und hingen offenbar ganz von der Netzform einerseits und der jeweiligen Spannung des Perlonbandes andererseits ab. Die Erzielung einer geeigneten Spannung war aber bei jedem erneuten Einhängen des Bandes weitgehend dem Zufall anheimgegeben. War sie zu Versuchsbeginn nicht gleich gegeben, hatten spätere Korrekturen wegen der „Vergrämung“ des Versuchstieres keinen Erfolg mehr. Nur in einem Falle verlief die Reaktionsfolge so, wie ich sie mir vorgestellt und gewünscht hatte: ein ♀, das Junge hatte, kam achtmal hintereinander auf die Sendung eines Käferlaufs an die Reizquelle heran und reagierte auf die unregelmäßig dazwischengeschalteten Sendungen des Jungenlaufes nicht. Als ich dann anschließend zwischen den weiterhin beantworteten Sendungen der Läufe verschiedener anderer Beutetiere das Schleichen einer *Clubiona* reproduzierte, ruckte das ♀ entweder oder lief sofort in den Wohnraum zurück (vgl. TRETZEL 1959). Es beantwortete insgesamt 19 verschiedenartige Reproduktionen „richtig“ und reagierte dann nicht mehr darauf. Auch nach erneutem Einhängen des Perlonbandes an den folgenden Tagen blieben die erwarteten Reaktionen aus.

Es war selbstverständlich noch an weitere Faktoren zu denken, welche die Unnatürlichkeit der Reproduktion bewirken konnten. So war der mit der Vibrationsnadel erzeugte Erschütterungsreiz nur punktförmig, ein Käfer hingegen, der auf seinen auseinandergestellten Beinen läuft, verursacht die Netzerschütterungen auf einer breiteren Fläche; außerdem blieb die Vibrationsnadel stationär, der Käfer wandert. Um diese Unterschiede auszugleichen, spießte ich tote Käfer auf die Vibrationsnadel und setzte statt der Nadelspitze die Käferbeine am Netz an. Im Laufe der Versuche wurden die Käfer so hin- und hergeschüttelt,

daß ihre Beine gliedweise abfielen, aber die Spinnen griffen nicht an. Zur Imitation der Ortsbewegung des Erschütterungsreizes zog ich das Ende eines aufs Tapetum gelegten, vibrierenden Perlonstranges langsam über verschiedene Netzpartien. Da sich diese Imitation technisch nur unbefriedigend ausführen läßt, ist das negative Ergebnis nicht überraschend; doch scheint die Ortsbewegung gar nicht so nötig zu sein; denn ich habe viele Angriffe auf Beutetiere gesehen, die nach dem Einwurf im Netz eine Zeitlang auf der Stelle hängen- oder liegengelieben waren. Bedeutungsvoller könnten die alternierenden, beidseitigen Beinbewegungen eines Käfers sein, die sich mit meinen Mitteln freilich nicht befriedigend darstellen ließen. Um sie wenigstens grob nachzuahmen, klebte ich neben die gedämpfte Vibrationsnadel aus Kupferdraht eine dünnere aus Eisendraht an die Schwingspule des Lautsprechers. Beide Drähte waren gleich lang, ihre abgewinkelten, im Netz eingehakten Spitzen waren im Abstand der gegenüberliegenden Tarsen eines Käfers voneinander entfernt. Während der Vibration schwang der ungedämpfte Draht infolge der stärkeren Eigenschwingung wenigstens teilweise im ungleichen Rhythmus mit und täuschte bis zu einem gewissen Grade eine alternierende Beinbewegung vor. Aber mit all diesen Methoden konnte nicht einmal eine 40%ige Reizbeantwortung erzielt werden. Und solange die Versuchstiere nicht einmal auf die Reproduktion eines Käferlaufs regelmäßig positiv reagierten, war natürlich das Ausbleiben eines Angriffes auf die eines Jungenlaufes nicht als die „richtige“ Antwort zu werten. Hier sei noch ein denkbar einfacher Versuch erwähnt, der aber die Wirkung der Veränderung des Frequenzspektrums sehr anschaulich zeigt. Hält man einen lebenden Käfer an den Elytren so ins Netz, daß nur seine strampelnden Beine auf der Stelle ins Tapetum treten, so erzielt man eine ähnliche Reizqualität wie bei den Reproduktionen: Es fehlt ein Teil der langsamen, weichen Schwingungen, die der frei bewegliche, schaukelnde Käfer hervorruft. Offensichtlich schafft man schon durch diese scheinbar geringfügige Veränderung der Bewegungsweise eines Käfers auf dem Netz für die Spinnen eine zur Vorsicht mahnende Reizsituation; denn sie nähern sich, wenn überhaupt, in der Regel nur etappenweise und sehr zögernd und lassen nach kurzer Betastung wieder ab. Andererseits bleibt auch bei Unterdrückung der hohen Frequenzen der Angriff häufig aus. Wackelt man nämlich mit einer durchs Tapetum gestochenen Nadel, so ist die Reizwirkung wesentlich geringer, als wenn man mit der Nadelspitze oberflächlich am Netz zupft.

Eine weitere Fehlerquelle hätte das Fehlen des Beutegewichtes sein können. Als Ersatz dafür legte ich dort, wo die Vibrationsnadel am Netz zupfte, eine Plastilinkugel entsprechender Größe aufs Netz, die außer ihrer Netzbelastung während der Sendung zitterte, bei stärkeren

Amplituden sogar in die Höhe hüpfte und zusätzliche Erschütterungen erzeugte. Aber damit hatte ich ebensowenig Erfolg wie mit einer Kombination von Gewicht und flächenhafter Verteilung des Erschütterungsreizes, die ich in der Weise vornahm, daß ich die Vibrationsnadel an ein Käfermodell aus Plastilin mit Drahtbeinen ansetzte. Schließlich versuchte ich die Erschütterungsübertragung noch auf ganz andere Weise. Ich spannte im Abstand von 25 cm über einem natürlich angelegten Netz Perlongewebe aus und verband die Mittelpunkte beider Flächen mit einem straff gespannten Seidenfaden, der das Netztapetum etwas anhub. In dieses hängte ich noch ein Gewicht ein, damit es beim Niederschwingen der Perlondecke, auf der ich dann einen Käfer herumlaufen ließ, rascher und deutlicher mitgehen sollte. Ich versuchte diese Art der Schwingungsübertragung nur bei einem ♀ und hatte damit keinen Erfolg.

IV. Angeborene und erfahrungsbedingte Anteile bei der Reaktion auf Erschütterungsreize

Als weiterer bemerkenswerter Befund bei den im vorhergehenden Abschnitt mitgeteilten Versuchen sei hier besonders herausgestellt, daß Nadelzupfen und sinusförmige Schwingungen von *Coelotes* in der Regel positiv beantwortet werden, die unzureichenden Imitationen (Reproduktionen) von Lauferschütterungen dagegen nicht. Bei allen handelt es sich um künstlich erzeugte Reize, und es ist zunächst unverständlich, daß gerade diejenigen, die den von Beutetieren erzeugten und deshalb biologisch bedeutungsvollsten am nächsten kommen, die geringste Reizwirkung erzielen. Ihre mangelhafte Wirkung kann selbstverständlich nicht darauf beruht haben, daß sie einen völlig unzureichenden Reiz dargestellt hätten; denn die gelegentlichen Angriffe einzelner Versuchstiere haben bewiesen, daß sie in quantitativer und qualitativer Hinsicht als Auslöser immerhin ausgereicht haben. Die überwiegend negativen und insbesondere die wiederholten phobischen Reaktionen der Versuchstiere lassen vielmehr darauf schließen, daß die Reproduktionen infolge der festgestellten Veränderung der Reizqualität (Verschiebung im Frequenzspektrum) eine andere Bedeutung erlangt haben. Dies spricht für eine Einengung des angeborenen Auslöseschemas durch Erfahrung. Nur das durch Erfahrung modifizierte Verhalten kennt ein derart ganzheitliches Ansprechen auf Komplexqualitäten. Darauf haben zuerst besonders LORENZ und SEITZ hingewiesen. LORENZ (1943, S. 315) sprach von der „Komplexqualität des Erworbenen“ und machte auf ihre „Zerbrechlichkeit“ aufmerksam. Auch SEITZ (1939, S. 75) kam bei seinen Untersuchungen an Cichliden zu dem Schluß, daß es ein angeborenes Ansprechen auf Komplexqualitäten nicht zu geben scheint. Aus derselben Arbeit interessiert in diesem Zusammenhang besonders

folgender Satz (S. 79): „Wenn ein Tier irgendwelcher Art *dressurmäßig* auf Außenreize antwortet, so sind wir gewohnt zu sehen, daß es auf die Komplexqualität aller die Dressursituation kennzeichnenden Reize anspricht. Der Wegfall eines einzigen Einzelreizes kann dann die Gesamtqualität der Wahrnehmung zerstören bzw. verändern und damit die sonstige Beantwortung aller übrigen Reize verhindern.“ SEITZ berichtete weiter, daß sich bei diesen Fischen beispielsweise die Oberflächenqualität des Artgenossen als ein erworbenes Merkmal erwiesen hat, „dessen geringfügige Abänderungen die Attrappe zum heftigst wirkenden Schreckmittel werden lassen“ (S. 79).

Prinzipiell die gleichen Ursachen scheinen dem Verhalten der Spinnen gegenüber Reproduktionen zugrunde zu liegen. Die an sich geringfügigen Veränderungen im Frequenzspektrum durch das Aufnahme- und Wiedergabeverfahren sowie andere genannte Faktoren genügten, um den Spinnen die Unnatürlichkeit dieser Reizsituation so deutlich werden zu lassen, daß sie ihr gegenüber entweder überhaupt nicht oder zumindest viel vorsichtiger reagierten als gegenüber völlig indifferenten, weil erfahrungsgemäß unbekanntem Reizen. Für besonders wichtig halte ich die Feststellung, daß sich diese „Zerbrechlichkeit der dressurauslösenden Komplexqualität“ nicht allein bei der künstlichen Reproduktion bemerkbar macht; denn dabei könnte die Veränderung maßgebender und bereits im angeborenen Auslöseschema festgelegter Schwingungen für die Wahrnehmung des Tieres weit größer sein, als der menschliche Beurteiler annimmt; vielmehr genügt bereits das schon erwähnte Festhalten eines mit den Beinen sonst ganz natürlich ins Netz tretenden Käfers, um diese Reizsituation für die Spinne unnatürlich zu gestalten. Mit Vorbehalt glaube ich deshalb folgern zu dürfen, daß die Imitation eines bestimmten Erschütterungsreizes um so natürlicher sein muß, je mehr sie sich einer durch Erfahrung bedeutungsvoll gewordenen Reizart nähert.

So gesehen, bleibt es kein scheinbarer Widerspruch, daß die Spinnen gegenüber indifferenten oder „unbiologischen“ Erschütterungsreizen wie Nadelzupfen oder sinusförmigen Schwingungen, die (was insbesondere für letztere gilt) im Leben dieser Tiere sicher keinerlei erfahrungsbedingte Bedeutung erlangt haben, eine so anhaltende Reaktionswilligkeit bekunden. Reine, sinusförmige Schwingungen werden unter natürlichen Umständen auch von einer ins Netz geratenen Fliege nicht erzeugt. Ihre Flügelvibrationen werden von Bein- und Körperbewegungen überlagert, woraus ein unregelmäßiger, komplexer Schwingungsverlauf resultiert. Darauf hat schon LIESENFELD (1956) hingewiesen. Die biologisch bedeutungslosen Reize gehören demnach einem Bereich möglicher Erschütterungsqualitäten an, in den die Erfahrung noch nicht (oder nicht rechtzeitig) einengend und assoziationsbildend ein-

gegriffen hat. Die Verschiedenartigkeit der reaktionsauslösenden Schwingungen läßt darauf schließen, daß das angeborene Schema — wie zu erwarten — primär breit und unspezifisch ist, sich nicht auf komplexe Schwingungen allein beschränkt und somit jede Art von Netzerschütterung umfaßt, ausgenommen solche mit steilen und weiten Amplituden, auf die schon Jungtiere angeborenermaßen phobisch reagieren. Erst sekundär wird dieses durch Erfahrung teilweise so weit eingeengt, daß die Tiere bei den in freier Natur wohl ausschließlich vorkommenden komplexen Schwingungen nur noch auf die vollständige Tastqualität uneingeschränkt ansprechen, dagegen ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber bisher unbekanntem Reizen gemäß dem ursprünglichen Auslöseschema unvermindert beibehalten.

Nun scheint dieser Erklärungsversuch einen Widerspruch zu enthalten; denn einerseits rechnet er mit einem nicht unbeträchtlichen Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Spinnen, aber andererseits zeigten die Dressurversuche, daß es um ihre Merkfähigkeit nicht gut bestellt ist. Selbst die Bedeutung des Nadelzupfens, einer merkmalsreichen Komplexqualität, die einer Reihe von Versuchstieren gegenüber lediglich als Lockmittel diente und nie mit Belohnung, wohl aber mit der Strafe des Leer-Ausgehens verbunden war, haben sie in monatelangen Versuchen nicht „in Erfahrung bringen“ können und mit „Irreführung“ assoziieren gelernt. Diese Schwierigkeit oder Unfähigkeit *späteren* Lernens läßt annehmen, daß das „Kennenlernen“ der spezifischen komplexen Netzerschütterungen, welche die Beutetiere verursachen, schon bei den frühen Jugendstadien durch *Prägung* (im Sinne von LORENZ) während einer sensiblen Phase erfolgt. Sobald die Jungspinne einmal den natürlichen Lauf eines Beutetieres auf dem Netz wahrgenommen hat, behält sie unverwechselbar dessen Eigenart. Alle späteren Erfahrungen solcher Art scheinen dagegen nur sehr kurzfristig behalten zu werden.

Auch im Verhalten anderer Netzspinnen scheint ein derartiger Lernvorgang eine Rolle zu spielen. Parallelen, die in den Arbeiten anderer Autoren zu finden sind, lassen vermuten, daß der Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Arthropoden bisher unterschätzt wurde. So kam LIESENFELD (1956, S. 579) bei der schon erwähnten Bestimmung der Reizwirkung verschiedenartiger Netzerschütterungen auf die Radnetzspinne *Zygiella* zu dem Ergebnis, daß eine *frei ins Netz gehängte* Fliege „den höchsten Grad der auslösenden Wirksamkeit“ erreicht. Der Autor bemerkt dazu im einzelnen (S. 579): „Ein zwar geringer qualitativer Unterschied bestand darin, daß es nicht gleichgültig war, ob die Fliege mit der Pinzette gehalten das Netz nur mit den Beinen erschüttern konnte, oder ob sie frei im Netz hing und zu den Beinbewegungen noch die des Fliegenkörpers hinzukamen . . .“ Die Verhaltenshomologie zu

dem obenerwähnten Käferversuch, den ich übrigens noch vor Kenntnis dieser Arbeit angestellt hatte, ist eindeutig. LIESENFELD führte die Reaktionsunterschiede allein auf Unterschiede in der Reizwirkung zurück und kam zu dem verallgemeinernden Schluß, daß komplexe Erschütterungsreize bei *Zygiella* wirksamer seien als sinusförmige Vibrationen. Von den Reaktionen erwachsener und erfahrener Individuen abgeleitet, ist diese Folgerung sicher richtig. Die dabei unberührte Frage ist nur, inwieweit der Grad solcher Reizwirkung schon angeborenermaßen festgelegt oder (wie ich annehme) durch Erfahrung bestimmt ist. Diese Frage wird erst durch vorliegende Ergebnisse stark in den Vordergrund gerückt. Außerdem zeigt die Untersuchung an *Coelotes*, daß eine derartige Beweisführung ein anderes methodisches Vorgehen verlangt. LIESENFELD folgerte, daß das Beinzappeln einer Fliege wie überhaupt die komplexen Erschütterungsreize gegenüber Vibrationen deshalb als „höhere“ Reizqualitäten bezeichnet werden „müssen“, weil „vibrationsmüde Spinnen“ durch sie wieder zur Reaktion gebracht wurden. Er hat dabei aber die Möglichkeit einer Abdressur oder einer reizspezifischen Ermüdung gegenüber sinusförmigen Schwingungen anscheinend gar nicht in Rechnung gestellt.

Meine Befunde lassen demnach bezweifeln, ob komplexe Erschütterungsreize allgemein schon angeborenermaßen eine grundsätzlich stärkere Reizwirkung haben als sinusförmige Schwingungen. Diese Frage kann erst nach einer voraussichtlich sehr mühevollen Spezialaufzucht isolierter Jungspinnen beantwortet werden. Eine solche war mir im Rahmen dieser Untersuchung nicht mehr möglich, weil ich mit einem derartigen Erfahrungsanteil im Verhalten dieser Spinnen selbst nicht gerechnet hatte. Zwar habe ich, wie an anderer Stelle erwähnt, Junge isoliert aufgezogen, jedoch wenigstens zum Teil mit lebenden Beutetieren gefüttert. Eine Prägung auf „originale“, natürliche Netzerschütterungen war deshalb nicht ausgeschlossen.

Die Untersuchung hätte vielmehr so vor sich zu gehen: Die Jungen müssen sicherheitshalber schon vor dem Schlüpfen aus dem Ei getrennt werden. Einem Teil der Zuchttiere wird das Futter bis zur Erlangung ihrer Geschlechtsreife nur in Form von Fließpapierstückchen gereicht, die mit Futterbrei getränkt sind und äußerst vorsichtig auf das Netz gelegt werden, wobei jedes Streifen und Zupfen mit der Pinzette am Netz zu vermeiden ist. Nach meinen bisherigen Zuchterfahrungen dürfte diese Ernährungsweise möglich und ausreichend sein. Sind die Tiere erwachsen, werden ihre Reaktionen zunächst auf sinusförmige Schwingungen und komplexe Netzerschütterungen mit Verwendung von Tonbandaufzeichnungen (also Reproduktionen), sodann auf den Lauf lebender Beutetiere geprüft und mit den diesbezüglichen Reaktionen erfahrener Wildfänge verglichen. Dem anderen Teil der Zuchttiere werden abgetötete, völlig bewegungslose Futtertiere stets nach Sendung desselben künstlich reproduzierten Käferlaufs, dessen Intensität dem Alter der Versuchstiere angepaßt sein muß, gereicht. Damit soll geprüft werden, ob das „Beuteschema“ auf die Reproduktion geprägt werden kann und inwieweit diese Prägung bei späterem Angebot lebender Beuteobjekte reversibel ist — eine

Frage, die in der Verhaltensforschung gerade in letzter Zeit verschieden beurteilt wird (vgl. THORPE 1951).

Bei der Diskussion über den möglichen Erfahrungsanteil im Verhalten von *Coelotes* ist auch daran zu denken, daß gerade der Aufenthalt der Jungen im mütterlichen Netz eine Assoziationsbildung in bezug auf die Bedeutung verschiedenartiger Netzerschütterungen begünstigen könnte. Die Jungen würden dann bei ihrer Mutter auch gleichsam in die Schule gehen.

V. Analyse der Erschütterungsunterschiede

Wenn es auch nicht gelungen ist, die reaktionsauslösenden Komponenten von Netzerschütterungen auf Grund des Verhaltens der Versuchstiere selbst beweiskräftig zu analysieren, so konnte doch an Hand der hergestellten Tonbandaufnahmen nach objektiv feststellbaren Erschütterungsunterschieden gesucht werden. Ob die gefundenen Differenzen für die Spinnen wirklich maßgebend sind, muß dahingestellt bleiben. Die Art der Unterschiede aber macht dies sehr wahrscheinlich. Eine Vergleichsmöglichkeit der Aufnahmen untereinander ist trotz der festgestellten Abweichungen vom Original deshalb gegeben, weil die methodischen Fehler alle Aufnahmen in annähernd gleicher Weise betreffen; außerdem ist es wahrscheinlich, daß die für das Ausbleiben der erwarteten Reaktionen verantwortlichen Veränderungen mehr im Wiedergabe- als im Aufnahmeteil lagen oder erst durch beide Wege diesen Grad von Unnatürlichkeit erhalten bzw. diesen Bedeutungswandel erfahren haben.

Um das Prinzipielle dieser Unterschiede herausstellen zu können, will ich zunächst zwei starke Gegensätze vor Augen führen: den Lauf eines Käfers und den der Netzeigentümerin. Ihre Erschütterungsunterschiede sind bei Wiedergabe der Geräuschaufnahmen über einen leistungsfähigen Lautsprecher viel leichter hörbar als im Oszillogramm sichtbar. Akustisch hört sich der Lauf vieler Kleintiere auf dem Netz, insbesondere der eines *Coelotes*-♀ selbst, wie fernes Donnerrollen an oder wie wenn ein Wagen über eine alte Holzbrücke mit Querbalken führe. Das ist der Allgemeineindruck. Bei genauerem Hinhören aber bemerkt man alsbald folgende Unterschiede: Die Netzeigentümerin erzeugt rasch an- und abschwellende Poltersalven, deren einzelnen Polterschritte sich nur undeutlich voneinander abheben. Der Gesamteindruck ist daher gebunden, mehr rollend als polternd. Nur gereizte ♀♀ bewegen ihre Beine ruckartiger, stampfender und poltern mehr. Ein Käfer hingegen poltert immer. Die dumpfen Schläge seiner akustisch wiedergegebenen Bewegungen auf dem Netz sind ungebunden, arhythmisch und weisen fortgesetzte, unregelmäßige und starke Intensitätsunterschiede auf. Als weiteres und besonderes Charakteristikum vernimmt man beim Käferlauf zwischen diesen Polterschlägen weit hellere und schwächere Zisch- oder Knister-

geräusche. Sie hören sich wie das Zerreißen von Seide an, was ja tatsächlich der Fall ist. Auch der nicht Eingehörte wird diese beiden Geräuschbilder, wenn er beim Abhören einmal auf ihre Besonderheiten aufmerksam gemacht worden ist, nicht mehr verwechseln und hinfort wenigstens die beiden Kategorien Spinnen allgemein und Hauptbeuteobjekte (Käfer oder Käferlarven) unterscheiden können. Schon akustisch gewinnt man also sogleich den deutlichen Eindruck, daß die Hauptunterschiede zwischen den Lauferschütterungen des *Coelotes*-♀ und eines Käfers darauf beruhen, daß letzterer neben stärkerer Intensität und häufigerem Intensitätswechsel nicht nur beträchtlich höhere, sondern auch anteilmäßig stärker hervortretende Frequenzen erzeugt. Um diesen akustischen Eindruck bestätigt zu finden, war eine Frequenzanalyse der Geräuschaufnahmen notwendig. Ich hoffte, diese an Hand von Oszillogrammen selbst durchführen zu können. In Ermangelung einer Filmkamera zum Oszillographen mußte ich mich zunächst mit einer Frequenzschreibung der Tonbandaufnahmen mit dem EEG-Gerät (Elektroenzephalograph) begnügen, die mit einer Papiergeschwindigkeit von 10 cm/sec erfolgt ist. Damit konnte aber nur ein Frequenzumfang bis 400 Hz erfaßt werden. Außerdem arbeitete das Gerät nicht trägheitslos. Infolge von Anpassungsschwierigkeiten des Magnetophon-Ausgangs an den EEG-Eingang mußten die Aufnahmen außerdem über den im Tonbandgerät eingebauten Lautsprecher akustisch wiedergegeben und mit Hilfe eines an das EEG-Gerät angeschlossenen Mikrophons übertragen werden. Durch dieses indirekte Verfahren der Frequenzschreibung dürften sich weitere Fehler eingeschlichen haben. Bei ihrer Auswertung sowie beim Mitlesen des optischen Bildes während einer akustischen Wiedergabe zeigte sich, daß die hohen Frequenzen, die ich von Anfang an zu hören glaubte, auf diesen Oszillogrammen nicht erfaßt sein konnten. Diese waren dann erst an Hand der von der BASF Ludwigs-hafen a. Rh. durchgeführten Frequenzanalyse von insgesamt 55 ausgewählten Tonbandaufnahmen nachzuweisen. Die Frequenzanalyse erfolgte nach brieflicher Mitteilung der BASF vom 8. August 1957 in folgender Weise:

„... Die am Ausgang des Tonbandgerätes anstehende Spannung wurde über einen Verstärker und ein umschaltbares Filter auf den Brüel und Kjaer Pegelschreiber gegeben. Der Verstärker hatte über den gesamten Hörbereich einen ausgeglichenen Frequenzgang... Die Verstärkung, die Filterdämpfung und die Einstellung des Pegelschreibers waren für alle Aufnahmen gleich, so daß die Ergebnisse direkt untereinander vergleichbar sind. Als Filter wurde ein umschaltbarer Hoch- und Tiefpaß der Fa. Wandel & Goltermann benutzt, und zwar wurde jede Aufnahme nacheinander in den Stellungen 0—∞ (ohne Frequenzbegrenzung mit Grunddämpfung der Filter); 35,5—45 Hz, 45—63 Hz, 63—90 Hz, 90—125 Hz, 125—180 Hz, 187—250 Hz, 250—355 Hz, 355—500 Hz, 500—710 Hz, 710—1000 Hz; 1—1,4 kHz, 1,4—2 kHz, 2—2,8 kHz, 2,8—4 kHz, 4—5,6 kHz registriert. Als Beispiel für den Dämpfungsverlauf der verwendeten Filter legen wir einen Frequenz-

gangstreifen bei, der unter den normalen Meßbedingungen bei der Einstellung 4—5,6 kHz aufgenommen wurde. Das im Pegelschreiber verwendete Potentiometer war für 75 dB ausgelegt, das bedeutet, daß 1 mm Ausschlag auf dem Wachspapierstreifen 1,5 dB entspricht. Die Papiergeschwindigkeit war 10 mm/sec. Der Anfang jeder Aufnahme ist auf den Streifen markiert. Es hat sich gezeigt, daß einzelne Aufnahmen ein sehr uneinheitliches Geräusch zeigen, so daß die Frequenzanalyse zweckmäßig an verschiedenen, charakteristischen Punkten vorgenommen wird. Hierzu ist die genaue Festlegung des Anfangs der einzelnen Aufnahmen notwendig, um die Analyse jeweils an entsprechenden Punkten des Diagramms vornehmen zu können . . .“

Von diesen Pegelschreiberdiagrammen können hier nur wenige wiedergegeben werden (Abb. 8), aus denen wiederum einzelne dazwischenliegende Frequenzbereiche (35,5—45 Hz, 500—710 Hz, 1—1,4 kHz, 2—2,8 kHz), die keine nennenswerten Differenzen gegenüber den anschließenden aufweisen, zur Raumersparnis herausgenommen sind. Grundsätzlich ist dazu zu bemerken, daß nicht alle Aufnahmen hinsichtlich der Erschütterungsintensität direkt miteinander vergleichbar sind. Nur die Aufnahmen mit gleicher Kennziffer, die bei den Bildunterschriften in Klammern hinter der Tierart steht, sind unter annähernd gleichen Bedingungen gemacht.

Einerseits wurden die Netzerschütterungen teils am Netzstück des „Laufstalles“ (L) teils an natürlich angelegten großflächigen, freier schwingenden Netztapeten (N) in Käfigen abgetastet, weshalb der Dämpfungsgrad der Schwingungen verschieden war; andererseits kam es mir dabei nicht allein auf die Intensitätsunterschiede, sondern mindestens ebenso sehr auf die Qualitätsunterschiede an. Jene ließen sich an Hand weniger, unter gleichen Bedingungen hergestellter Aufnahmen unschwer feststellen; zur Erfassung von diesen aber war nicht nur eine größere Anzahl von Aufnahmen, sondern auch von vorneherein eine jeweils optimale Aussteuerung notwendig, die im Einzelfalle verschieden war, da bei geringer Intensität selbstverständlich stärker angesteuert werden mußte. Die absolute Intensität konnte ich an Hand der Aufnahmen nicht messen. Zur Festlegung des jeweiligen Aussteuerungsgrades habe ich am Potentiometer des Tonbandgerätes Kennziffern in der Anordnung eines Zifferblattes angebracht. Je höher die Zahl, desto stärker die Aussteuerung. L 10 bedeutet also Abtastung am Laufstall bei Stellung 10 des Potentiometers. In diesem Falle war die Aussteuerung etwas stärker als bei L 9. Aber auch Aufnahmen mit gleichen Kennziffern dürften kaum jemals unter ganz genau den gleichen Bedingungen gemacht worden sein; denn selbst bei dem kleinen Netzstück des Laufstalles war es von beträchtlichem Einfluß auf die Intensität, ob die Extremitäten des darüberlaufenden Tieres nur um wenige Millimeter näher oder entfernter vom Tontaster aufgesetzt wurden. Und dies ließ sich im Einzelfalle kaum verfolgen, geschweige denn korrigieren. — Bei der ersten Zacke eines jeden Pegelschreiberdiagramms, die sich in allen Frequenzbereichen an der gleichen Stelle befindet und deren Intensität mit zunehmender Frequenzhöhe von etwa 15 auf 7,5 dB abfällt, handelt es sich um die obenerwähnte Anfangsmarkierung jeder Aufnahme.

Vergleicht man die Pegelschreiberdiagramme der von einem ruhig laufenden *Coelotes*-♀ erzeugten Netzerschütterungen (Abb. 8b) mit denen eines Mehlkäfers (Abb. 8f) — beide Aufnahmen sind unter gleichen Bedingungen gemacht —, so findet man den akustischen Eindruck voll

bestätigt. Die Gesamtintensität (0—∞) erreicht bei der Spinne nur mit einer Pegelspitze knapp 45 dB, beim Käfer hingegen wiederholt 50 dB. Zwischen 125 u. 180 Hz liegen die Pegelspitzen beider ziemlich gleich um 45 dB, im Bereich tieferer und höherer Frequenzen aber verursacht der Käfer eine beträchtlich stärkere Erschütterung. Während die Spinne z. B. bei 45 bis 63 Hz nur 35,5 dB erreicht, steigert sich hier die Intensität beim Käfer auf 40,5 dB. Im Bereich höherer Frequenzen erzeugt die Spinne schon bei 710 bis 1000 Hz nur noch einen Ausschlag bis 11,4 und drei bis 6 dB. Im gleichen Bereich liegt aber beim Käfer noch eine ganze Reihe von Pegelspitzen zwischen 15 und 27 dB. Ab 2,8 kHz finden sich bei der Spinne nur noch Andeutungen des Erschütterungspegels, dessen Spitzen 3 dB nicht mehr übersteigen; beim Käfer hingegen erreichen bei 2,8—4 kHz noch acht Spitzen innerhalb der Laufzeit von 10 sec ganz oder fast die Intensität von 15 dB und eine weitere fast 20 dB. Auch bei 4—5,6 kHz erreicht eine Reihe von Pegelspitzen noch 7,5—13,5 dB. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den am Laufstall abgetasteten Auf-

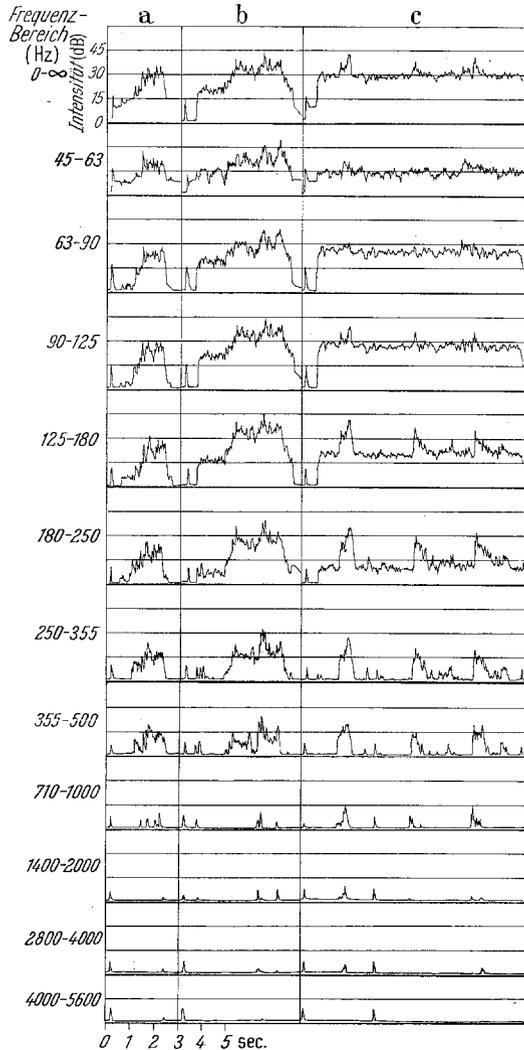


Abb. 8a—f. Frequenzanalyse von Netzerschütterungen. Gegenüberstellung der Pegelschreiberdiagramme ausgewählter Frequenzbereiche aus den Lauferschütterungen von Netzsässen (a—c) und Beutetieren (d—f). a *Coelotes*-♀, ruhiger Lauf (L 9). b Desgleichen (N 7). c Typischer Lauf eines *Coelotes*-Jungen in drei Etappen (N 7)

nahmen, nur ist hier die Intensität trotz stärkerer Aussteuerung geringer als bei den soeben besprochenen Aufnahmen am großflächigen,

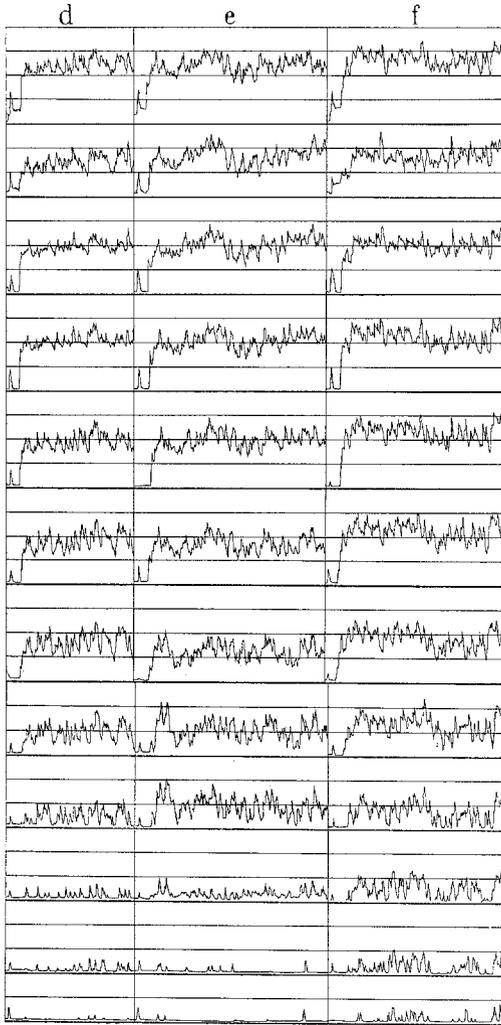


Abb. 8d—f. d Mehlwurm (N 6). e *Helops quisquilius* (Käfer) (L9). f *Tenebrio molitor* (Käfer) (N 7)

weniger stark dämpfenden Netztapetum. Von den L-Aufnahmen sind die Pegelschreiberdiagramme a (*Coelotes*-♀) und h (Schwarzkäfer) direkt miteinander vergleichbar. Die gleichen Unterschiede, wie sie die Lauferschütterungen eines Käfers gegenüber denen der Netzeigentümerin aufweisen, finden wir auch bei einer Käferlarve (Abb. 8d).

Diese Unterschiede lassen sich zwanglos daraus erklären, daß sich die Netzinsassen auf dem vertrauten Substrat reibungsärmer bewegen als Beutetiere. Letztere ecken mehr an. Für sie ist die Bewegung auf dem Netz nicht nur ungewohnt, sondern auch aus morphologischen und bewegungsphysiologischen Gründen sehr erschwert. *Helops* (Abb. 8e) z. B. hat am Tarsusende zwei kräftige Krallen und am distalen Ende der Tibia zwei kurze Sporne. Die Tarsalglieder sind gebürstet. Mit Spornen, Kral-

len und Borsten streifen diese Käfer über das Gewebe, bleiben an Fäden hängen, reißen an ihnen oder zerreißen sie, bewegen sich schaukelnd oder kippen sogar um. Ihr häufigeres und stärkeres Anstoßen oder Reißen am Netz dürfte vor allem die Intensität der tieferen Erschütterungsfrequenzen erklären, die vermehrte Reibung den

Umfang und den Anteil der hohen. Aber auch unter den Käfern gibt es Unterschiede. Der Rüsselkäfer *Hylobius abietis* beispielsweise bewegt sich auf dem Netz um vieles gewandter und erschütterungsärmer als die Tenebrioniden und Carabiden.

Im Hinblick auf die Fragestellung interessieren nun insbesondere die Differenzen beim Lauf von Jungen und von Beutetieren. Hier treten die eben festgestellten Unterschiede noch deutlicher zutage. In erster Linie handelt es sich um erhebliche *Intensitätsunterschiede*,

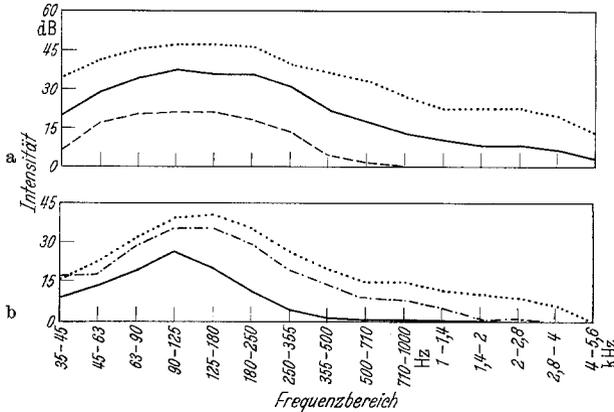


Abb. 9a u. b. Gegenüberstellung der Frequenzspektren verschiedenartiger Netzerschütterungen. a *Tenebrio molitor* (N 7). Punktiert: Pegelspitzen des gesamten Laufes; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe; gestrichelt: Tiefstwerte. b *Coelotes*-Junges (N 7), Etappenlauf. Punktiert: Pegelspitzen beim Start zur ersten Etappe; punktiert und gestrichelt: Spitzen beim Start zur zweiten Etappe; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf

die schon in Anbetracht der Größendifferenz, die beispielsweise zwischen Jungen und Käfern (Tenebrioniden) besteht, nicht überraschen. Das Pegelschreiberdiagramm c in Abb. 8, das die Aufnahme eines typischen Jungenlaufes wiedergibt, ist dem Käferlauf f derselben Abbildung direkt vergleichbar. Zur Veranschaulichung der Intensitätsunterschiede sind außerdem in Abb. 9 die Frequenzspektren der wichtigsten Pegelschreiberdiagramme in graphischer Darstellung einander gegenübergestellt. Von diesen Kurven entspricht a dem Diagramm f der Abb. 8 und b dem Diagramm c. Ein Vergleich beider Kurven läßt ersehen, daß schon die Minimalintensität des Käferlaufs (a, gestrichelte Kurve) der mittleren Pegelhöhe des ruhigen Weiterlaufes des Jungen (b, ausgezogen) annähernd gleichkommt. Die Pegelspitzen (punktierte Kurven) liegen beim Käferlauf im Frequenzbereich von 125—180 Hz zwar nur um 6 dB höher als beim Jungenlauf, übertreffen diesen aber im Bereich tieferer und vor allem höherer Frequenzen beträchtlich.

Die Bedeutung der Intensitätsunterschiede darf aber auch nicht überschätzt werden. Vieles spricht dafür, daß die Reaktionsunterschiede

einer Spinnenmutter gegenüber den von Jungen und Beutetieren herührenden Netzerschütterungen nicht allein auf einer bestimmten Amplitudenweite beruhén. Vor allem ist dabei zu bedenken, daß ein Käfer diese Erschütterungsintensität meist mehrere Zentimeter vom Lauerposten der Netzinsassin entfernt erzeugt. Die Schwingungen werden, ehe sie die Tastorgane der Spinne erreichen, durch das Netz stark gedämpft. Wie auf S. 242 im einzelnen noch ausgeführt werden wird, beträgt die Dämpfung sinusförmiger Schwingungen von 100 Hz über eine Netzstrecke von 6 cm je nach der Netzdichte 75—82% der Ausgangsamplitude. Ein Junges hingegen verursacht eine nicht unbeträchtliche Erschütterungsintensität in unmittelbarer Nähe seiner Mutter. Durch die Ansammlung von Jungen kommt es außerdem nicht selten zu einer Summation von Netzerschütterungen. Von kleineren Beutetieren werden Ameisen schon auf wenige Zentimeter Entfernung angegriffen, obwohl sie bei langsamem Lauf keine stärkeren Erschütterungsamplituden erzeugen als die Jungen. Ebenso bedeutungsvoll wie die bloße Intensität im Sinne der jeweils weitesten Amplituden scheinen mir deshalb noch andere, nämlich *qualitative Komponenten dieser Netzerschütterungen* zu sein. Sowohl das Unterscheidungsvermögen zwischen originaler Netzerschütterung und Reproduktion als auch das Phänomen der reizspezifischen Ermüdung gegenüber wiederholten Erschütterungsreizen bestimmter Qualität, auf das ich noch eingehen werde, sind ein Beweis dafür, daß diese Spinnen in der Lage sind, qualitative Unterschiede im Tastbild überhaupt wahrzunehmen. In engem Zusammenhang mit qualitativen Merkmalen steht die eigenartige Laufweise der Jungen. Der typische Jungenlauf erfolgt in der Regel nicht zusammenhängend, mit gleichmäßig fördernder Beinarbeit und gleichbleibender Geschwindigkeit, sondern in kurzstreckigen Etappen. Die Jungen holen bei Laufbeginn durch schnelle und kräftige Beinarbeit Schwung und lassen diesen in ruhigem Weiterlauf bei schwächer werdender Beibewegung gleichsam auslaufen, um dann erneuten Anlaufschwung zur zweiten Etappe zu holen. Manchmal bleiben sie zwischen zwei Etappen kurz stehen, meist aber setzen sie nach merklicher Geschwindigkeitsverlangsamung gegen Ende des „Auslaufs“ zu erneutem Schwung an, so daß die Etappen mehr oder minder nahtlos ineinander übergehen. Selbstverständlich lassen sich nur bei Zurücklegung längerer Strecken mehrere solcher Etappen zählen, während kurze Strecken eben schon nach einer zurückgelegt sind. Übrigens bewegen sich auch erwachsene *Coelotes*-♀♀ und sogar verwandte Arten (z. B. *Cicurina*, *Tegenaria*, *Hahnina*) in ähnlicher, allerdings nicht so ausgeprägter Weise. Durch diese Laufeigenart wird vermutlich ein Aufschaukeln der schwingenden Netzfläche vermieden. Abb. 8c gibt ein Pegelschreiberdiagramm eines Jungenlaufs über drei Etappen wieder. Das Tier hat in 8,5 sec eine

Strecke von etwa 4 cm zurückgelegt. Das Diagramm läßt ersehen, daß die weiteren Amplituden fast ausschließlich bei den Anläufen zu den drei Etappen erzeugt wurden. Der jeweils anschließende Weiterlauf ist im Vergleich zu den Bewegungen anderer Tiere auf dem Netz ausnehmend erschütterungsarm. Außerdem zeichnet sich die verstärkte Erschütterungsintensität der drei Anläufe erst ab 90 Hz deutlicher ab und macht sich ab 1,4 kHz nur noch schwach und abschnittsweise bemerkbar. In Abb. 9b sind die Frequenzspektren wichtiger Abschnitte dieses Etappenlaufes in graphischer Darstellung kombiniert. Die punktierte Kurve läßt die jeweils stärkste Intensität (Pegelspitze) über die verschiedenen Frequenzbereiche beim Anlauf zur ersten Etappe, die gestrichelt-punktierte die beim Anlauf zur zweiten Etappe und die ausgezogene die mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf verfolgen. Die stärkere Erschütterungsintensität beim Anlauf zur ersten Etappe ist darauf zurückzuführen, daß das Junge sich hier aus dem Sitzen in Bewegung gesetzt hat, während es vor dem Anlauf zur zweiten Etappe nicht ganz stehen geblieben war und noch einen geringen Bewegungsschwung hatte; zudem ist der Start zur ersten Etappe etwas betonter, ruckartiger erfolgt als es normalerweise der Fall sein wird, weil ich das Tier durch vorsichtiges Näherführen eines Azetontröpfchens zur Ortsveränderung veranlaßt habe, ohne aber dadurch einen hastigen Fluchtlauf auszulösen. Diese Abbildung führt ein sehr wichtiges und grundsätzliches Phänomen vor Augen: *sobald ein Junges zu schnellerer, hastigerer Bewegungsweise veranlaßt wird, erhöht sich die Erschütterungsintensität, und die Frequenzkurve greift weiter nach oben aus.* Steigerung der Intensität und Vergrößerung des Frequenzumfanges gehen Hand in Hand. Die Erzeugung und das Hervortreten hoher Frequenzen ist wahrscheinlich auch hier auf die vermehrte Reibung der Extremitäten auf dem Netz zurückzuführen, die ja vor allem beim Anlauf entsteht.

Das *Hinzutreten höherer Frequenzen* bei der Netzerschütterung ist der eine wesentliche Qualitätsunterschied. Beim Lauf der Hauptbeutetiere ist der Anteil hoher Frequenzen stets groß und kennzeichnend. Bei Jungen treten solche erst bei hastigen Bewegungen hinzu. In Verbindung mit einer allgemeinen Intensitätssteigerung und der Anhebung der tiefen Frequenzen entsteht dann die Reizart, welche die Spinnennutter zur Kontrolle des Jungen veranlaßt. Eine befriedigende Aufnahme der die Kontrollhandlung auslösenden Erschütterungen ist mir nicht gelungen. Abb. 10 soll einen gewissen Ersatz dafür bieten. Hier sind die Frequenzspektren bedeutsamer Abschnitte des Laufes einer jungen *Agelena labyrinthica*, also einer verwandten Art, übereinanderprojiziert. Die punktierte Kurve läßt das Intensitätsmaximum über die verschiedenen Frequenzbereiche beim Start verfolgen, die ausgezogene die mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf und die

gestrichelte die Intensitätsmaxima bei Tempobeschleunigung der Fremdspinne als Reaktion auf mein Antreiben. Auf die dabei erzeugten verstärkten Netzerschütterungen hin wurde sie von der Netzsassin verfolgt und gestellt, aber nach kurzer Betastung wieder laufen gelassen. Bei Anlauf und Tempobeschleunigung treten hier dieselben Veränderungen im Frequenzgang auf wie beim Lauf der Jungen, nur ist die Intensitätssteigerung in bestimmten Frequenzbereichen etwas größer. Wie die Abbildungen zeigen, machen sich die Qualitätsunterschiede selbstverständlich nicht nur im Bereich der hohen Frequenzen bemerkbar.

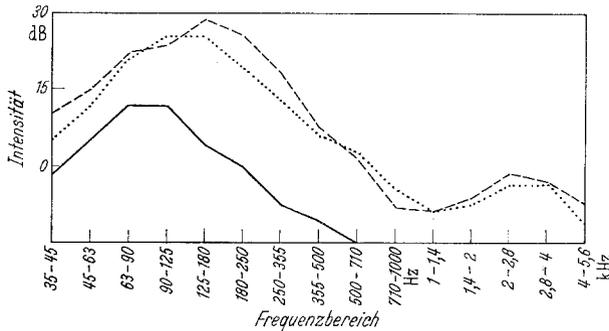


Abb. 10. Frequenzspektrum der von einer jungen *Agelena labyrinthica* auf *Coelotes*-Netz verursachten Netzerschütterung. Punktiert: Pegelspitzen beim Anlauf; ausgezogen: mittlere Pegelhöhe beim ruhigen Weiterlauf; gestrichelt: Pegelspitzen bei Tempobeschleunigung durch Antreiben; daraufhin wurde die Fremdspinne von der Netzsassin gestellt

Auch die tiefen Frequenzen sind beim Lauf von Beutetieren oder bei schnellerer Bewegungsweise der Jungen angehoben. Sie werden jedoch auch beim ruhigen Lauf eines Jungen schon in den tiefsten Bereichen erzeugt, der Unterschied besteht hier nur in ihrer verschiedenen Intensität. Die hohen Frequenzen hingegen fehlen beim ruhigen Lauf der Jungen vollkommen, werden aber von Beutetieren stets erzeugt. Deshalb erscheinen mir diese für einen Qualitätsunterschied bedeutungsvoller. Der Anteil höherer Frequenzen im Tastbild kann selbstverständlich nur dann von Bedeutung sein, wenn die Spinnenmütter diese auch tatsächlich perzipieren können. Auf die Versuche, durch die sich erweisen ließ, daß Vibrationen bis 10 kHz von diesen Spinnen nicht nur wahrgenommen werden, sondern auf entsprechend kurze Entfernungen sogar noch einen Angriff auslösen, werde ich auf S. 447 noch eingehen.

Ein weiteres qualitatives Merkmal ist die *Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels*. Während des typischen Etappenlaufes eines Jungen (Abb. 8c) treten innerhalb von 8,5 sec nur drei vorübergehende, jeweils etwa $\frac{5}{10}$ sec dauernde Intensitätssteigerungen bei den Anläufen auf, die 2—2,5 sec auseinanderliegen. Bei Käfern und Käferlarven hingegen

läßt sich an Hand der Pegelschreiberdiagramme d—f in derselben Laufzeit die folgende Anzahl von sprunghaften Intensitätssteigerungen um wenigstens 10 dB feststellen:

Frequenzbereich	<i>Hclops</i> (e)	<i>Tenebrio</i> (f)
125— 180 Hz	15	26
355— 500 Hz	20	23
500—1000 Hz	22	22

Davon sind jeweils ungefähr die Hälfte Intensitätssteigerungen um wenigstens 15 dB. Es ist anzunehmen, daß Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels den Grad der Reizwirkung einer Netzerschütterung bestimmen. Und da der normale Lauf eines Jungen nur wenige, in ziemlichem Zeitabstand sich wiederholende Intensitätssteigerungen aufweist, übt er wahrscheinlich von vornherein eine nur geringe Reizwirkung aus. Diese dürfte beim Kontrollverhalten eine Rolle spielen und wenigstens zum Teil erklären, warum sich die Spinnenmutter auch einem atypisch laufenden Jungen nicht wie bei einem scharfen Angriff nähert. Auch ihr tolerantes Verhalten gegenüber schleichenden oder in anderer Weise vorsichtig sich verhaltenden Fremdspinnen könnte im wesentlichen auf einem Mangel an Reizwirkung beruhen.

Auch die qualitativen Unterschiede drücken sich jedoch letztlich quantitativ aus, so daß sich wiederum die Frage erhebt, ob der Verhaltensunterschied der Spinnenmütter gegenüber Jungen und Beutetieren nicht doch bloß auf einer unterschiedlichen *Reizquantität* beruht, also auf der Summe der Komponenten Intensität, Intensitätswechsel, Frequenzumfang und Frequenzanteil. Auch Fremdspinnen von Jungengröße verursachen, wenn sie zum normalen Lauf auf dem Netz veranlaßt werden, ein größeres Reizquantum als die Jungen. In diesem Falle würde es sich also seitens der Mutter gar nicht um ein wirkliches Erkennen der Jungen an ihrer spezifischen Lauferschütterung handeln, das die Wahrnehmung bestimmter Tastqualitäten voraussetzt; sondern die Jungen würden einfach dadurch von Beutetieren abgegrenzt, daß sie das erforderliche Reizquantum nicht erreichen. Diese entscheidende Frage muß ich offenlassen; doch bin ich der Ansicht, daß alle bisher aufgezeigten Komponenten den Spinnenmüttern nicht die Merkmale bieten, die eine so sichere und vor allem so rasche Unterscheidung ermöglichen. Würde der Unterschied lediglich auf der Reizquantität beruhen, dann wäre nur ein recht grobes Unterscheidungsvermögen zu erwarten, dem öfter atypisch sich bewegende Junge zum Opfer fallen müßten, weil dann die Spinnenmutter bei Wahrnehmung eines bestimmten Reizquantums gar nicht erst kontrollieren, sondern gleich

zubeißen würde. Ich suchte deshalb in den Oszillogrammen lange nach weiteren qualitativen Merkmalen und vermutete diese in *rhythmischen Besonderheiten*. Schon die Intensitätswechsel könnten bei den einzelnen Tierarten — ihrer Bewegungsweise entsprechend — in einem bestimmten Rhythmus erfolgen. Aber diese sind meist zu unregelmäßig. Auch läßt sich den Aufnahmen von schneller laufenden Tieren weder oszillographisch noch akustisch mit Sicherheit entnehmen, ob es sich beispielsweise um einen dreißigbeinigen *Lithobius* oder um eine achtbeinige *Trochosa* handelt. Nur vereinzelt konnte ich feststellen, daß die Oszillogramme von Läufen verschiedener Individuen derselben Tierart einander gleichen; aber dazu lagen mir vielleicht zu wenige vergleichbare Oszillogramme vor. Beim Abhören der Aufnahmen war mir nun aufgefallen, daß insbesondere beim Lauf der Hauptbeutetiere hohe und tiefe Geräusche deutlich getrennt vernehmbar sind. Demnach können die hohen und tiefen Frequenzen nicht oder nicht immer gleichzeitig erzeugt werden. Da helle und dumpfe Geräusche kurz aufeinanderfolgen, gewinnt der Hörer die Vorstellung, als würde beispielsweise ein Käfer erst reißen, dann zerreißen oder erst streifen und dann tappen. Wahrscheinlich ist dies auch der Fall. Durch Kombination und Synchronisation verschiedener Frequenzbereiche aus den Pegelschreiberdiagrammen ließ sich diese Wahrnehmung dann als zutreffend erweisen. Die Synchronisation wurde dabei durch die bereits erwähnte Anfangsmarkierung jedes Diagrammes in allen Frequenzbereichen ermöglicht. Für die Auswertung und Darstellung dieses Phänomens projizierte ich in verschiedenfarbigen Kurven jeweils einen tiefen, mittleren und hohen Frequenzbereich übereinander. Der mittlere umfaßte bei allen Diagrammen 355—500 Hz; aus den tiefen und hohen Frequenzbereichen dagegen wählte ich solche Grenzbereiche aus, die bei den jeweiligen Läufen noch stärker hervortraten. Im tiefen waren dies entweder 45—63 oder 125—180 Hz, im hohen entweder 710—1000 Hz oder 1,4—2 oder 2—2,8 kHz. Auf eine Reproduktion dieser Kurven muß hier verzichtet werden, weil sie nur in verschiedenfarbiger Wiedergabe die erforderliche Übersicht bieten.

Beim ruhigen Etappenlauf eines Jungen fallen die Intensitätssteigerungen und Pegelspitzen des mittleren und hohen Frequenzbereiches ziemlich genau mit denen des tiefen zusammen. Ganz anders beim Käferlauf. Wohl deckt sich auch hier eine Reihe von Pegelspitzen der höheren Frequenzbereiche mit denen des tiefen; doch mindestens ebenso viele von ihnen liegen genau zwischen den Spitzen des tiefen oder weisen auf deren Intensitätsanstieg oder -abfall. Stellenweise sind alle drei Bereiche mehr oder minder gegeneinander verschoben. Hier interessiert nun vor allem, ob auch Fremdspinnen oder andere Tiere von Jungengröße derartige Unterschiede aufweisen; denn das Erstaun-

liche ist, daß diese von der Spinnenmutter oft schon nach wenigen Schritten „erkannt“ werden. Die Unterscheidungsmerkmale müßten sich deshalb schon oder gerade zu Beginn ihres Laufes bemerkbar machen. Vergleicht man nun den Laufbeginn von *Coelotes*-Jungen mit dem einer jungen *Agelena*, einer Ameise, eines *Cicurina*-♀, einer *Hahnia*, eines *Macrargus* oder einer jungen *Trochosa*, so läßt sich tatsächlich folgender grundsätzlicher Unterschied finden: Der ruhige Lauf eines Jungen beginnt mit einer Intensitätssteigerung im tiefen Frequenzbereich. Höhere Frequenzen treten erst um Sekundenbruchteile später hinzu. Mit zunehmender Laufgeschwindigkeit schiebt sich der Einsatz höherer Frequenzen weiter nach vorne an den Laufbeginn. Für erwachsene *Coelotes*-♀♂ trifft dies nicht regelmäßig zu. Bei ihnen ist auch der langsame Lauf reibungsstärker und erschütterungsreicher. Der Lauf netzfremder Tiere hingegen setzt gleich voll und akkordartig in allen drei Frequenzbereichen (oder wenigstens im tiefen und mittleren) ein. Mitunter werden die mittleren Frequenzen kurz vor den tiefen erzeugt oder die Pegelspitzen der hohen, mittleren und tiefen Frequenzen folgen einander in ganz kurzem Zeitabstand, also gerade umgekehrt wie beim Jungenlauf. Für das Auge erscheinen diese Differenzen freilich gering, das Ohr vermag sie aber deutlich zu trennen, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß sie auch der Tastsinn der Spinnen wahrnehmen kann. Diesen grundsätzlichen Unterschied fand ich mehr oder minder deutlich in allen Pegelschreiberdiagrammen; doch reicht die Zahl der Diagramme pro Tiergruppe für eine statistische Sicherung dieses Befundes nicht aus. In dem Einsatz und Wechsel verschieden hoher Frequenzen sehe ich eine wesentliche Unterscheidungsmöglichkeit gegeben. Ob die Spinnen sich wirklich danach richten, muß noch dahingestellt bleiben. Auch in diesem Phänomen des gleichzeitigen oder sukzessiven Einsatzes verschiedener Frequenzbereiche ist kein ausschließlich qualitatives Merkmal im Sinne einer besonderen Betonung und Rhythmik des Erschütterungsverlaufes gegeben. Es könnte auf die Spinnen wiederum nur quantitativ wirken.

Die bisherigen Befunde ließen also nur aus dem überraschend guten Unterscheidungsvermögen dieser Spinnen zwischen originaler Netzerschütterung und deren Reproduktion ein Ansprechen auf qualitative Merkmale folgern; dagegen ist ungewiß geblieben, ob auch ihre Reaktionsunterschiede gegenüber den Lauferschütterungen von Jungen und Beutetieren auf Qualitätsunterschieden beruhen. Da diese spezielle Frage auf direktem Wege nicht lösbar war, suchte ich auf andere Weise und ganz allgemein sichere Anhaltspunkte für die Bedeutung der Reizqualität zu gewinnen. So drängte sich in erster Linie die Frage auf, ob diese Spinnen im Dressurversuch qualitativ verschiedene Netzerschütterungen unterscheiden lernen. Ein Dressurerfolg wäre der überzeugendste

Beweis für das Unterscheidungsvermögen und zugleich für die Merkfähigkeit dieser Tiere.

Auch mit der Annahme, zu der ich neige, daß die Spinnenmütter ihre Jungen auf Grund bestimmter qualitativer Laufmerkmale unterscheiden können bzw. lernen, ist unsere Hauptfrage keineswegs erschöpfend beantwortet; denn die Eigenart des Einzellaufes ändert und verwischt sich um so stärker, je mehr Junge sich gleichzeitig bewegen, und zwischen dem Lauf einzelner Junger bis zu dem vielbeinigen Gekrabbel und Gestrampel der ganzen um die Beute versammelten Brut gibt es viele Stufen der Schwingungsüberlagerung, so daß eine Spinnenmutter gezwungen ist, sich in irgendeiner Weise den veränderlichen Reizqualitäten zu „adaptieren“. Außerdem wechselt der Ort einer derartigen Summation von Erschütterungsreizen. Einmal bewegen sich die Jungen in der Kinderstube, dann versammeln sie sich in der Wohnröhre um die Beute, und der Ablageort der Beute wechselt von Fall zu Fall. Aus früher mitgeteilten Beobachtungen ging bereits hervor, daß diese Spinnen eine Art Merkfähigkeit für die Richtung, aus der bestimmte Erschütterungsreize kommen, besitzen. Es war deshalb auch zu prüfen, ob die ♀♀ Reaktionsunterschiede gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung feststellen lassen. Und schließlich ist es biologisch notwendig daß eine Spinnenmutter über die fortgesetzten Netzerschütterungen, die von den Jungen in ihrer unmittelbaren Nähe verursacht werden, hinaus noch entfernte Bewegungen von Beutetieren oder Feinden wahrnehmen, d. h. aus dem allgemeinen Erschütterungspegel „heraustasten“ kann. Der Prüfung solcher Fähigkeiten galten die in den folgenden drei Abschnitten mitgeteilten Versuche.

VI. Frequenzdressur

Die Wahl der zur Dressur verwendeten Netzerschütterungen fiel aus verschiedenen Überlegungen auf die reinen, sinusförmigen Schwingungen. Diese sind, dem Tongenerator entnommen, qualitativ und quantitativ genau bestimmbar und lassen sich jederzeit und beliebig lange erzeugen. Außerdem können sie, da sie in dieser einfachen Form in freier Natur praktisch nicht vorkommen, mit Erfahrung nicht assoziiert sein. Sie bedeuten also für die Spinne eine neuartige Form von Netzerschütterungen und erscheinen deshalb zur Prüfung ihres Lernvermögens besonders geeignet.

Dressurmethode. Ich habe die ziemlich weit auseinanderliegenden Frequenzen 80 und 275 Hz gewählt, von denen die tiefere, weil sie den im Schwingungsbereich der Hauptbeutetiere vorherrschenden Frequenzen näher liegen dürfte, adressiert, die höhere adressiert werden sollte. Beide wurden dem Tongenerator entnommen, verstärkt und in der auf S. 401 beschriebenen Weise über den Lautsprecher mit der Vibrationsnadel ins Netz geschickt. Dabei habe ich den Lautsprecher meist

in der Hand gehalten und die Nadel an verschiedenen Punkten ans Netz gehalten, um eine Dressur auf einen bestimmten Reizort auszuschließen. Die Initialamplitude betrug bei beiden Frequenzen 0,35 mm. Zur Erreichung dieser Amplitude war für beide Frequenzen eine unterschiedliche Aussteuerung des Verstärkers notwendig. Diese wurde durch mikroskopische Messung des Nadelausschlages bestimmt, zur Vereinfachung der Bedienung durch Kennzeichnung der Potentiometerstellung festgelegt und alle paar Stunden nachkontrolliert. Bei positiver Reaktion auf 80 Hz erhielten die Versuchstiere durch kurzes heftiges Anblasen mit trockener Luft aus einer längeren Glaspipette mit großem Gummiball einen höchst wirksamen Strafreiz, während die gewünschten positiven Reaktionen auf 275 Hz durch schnelles Vorhalten eines sehr kleinen, an langer Nadel aufgespießten Beutestückes dicht vor die Vibrationsnadel belohnt wurde. Die Belohnung erfolgte erst im letzten Moment der Annäherung des Versuchstieres bei gleichzeitiger Wegnahme der Vibrationsnadel, um keine Möglichkeit zu etwaiger optischer Assoziation zu lassen. Die Plumpheit dieses Verfahrens mußte durch manuelle Geschicklichkeit ausgeglichen werden, und in einzelnen Fällen konnte nicht verhindert werden, daß die heranstürzende Spinne die Vibrationsnadel noch erfaßte oder wenigstens tastete, wodurch eine Beeinträchtigung des Dressurerfolges möglich war. An eine Befestigung des Beutestückes an der Vibrationsnadel konnte nicht gedacht werden, weil dieses entweder durch die Vibration weggeschleudert worden wäre oder weil das Tier beim Ergreifen des vibrierenden Stückes erschreckt worden wäre. Bei rechtzeitiger Abschaltung der Vibration aber hätte es den Draht tasten können. Andererseits konnte die Beute auch nicht auf das Netz gelegt und mit der Nadel in Schwingungen versetzt werden, weil die Reibung dieses Körpers auf dem Netz zusätzliche Schwingungen erzeugt und die Reizqualität verändert hätte.

Diese Versuche sind mißlungen. Vereinzelt konnten zwar Erfolge gebucht werden, die sich aber bei weiteren Bemühungen sehr bald als Scheinerfolge ausgewiesen haben. Falls dabei überhaupt eine Merkfähigkeit und nicht, wie es scheint, der reine Zufall im Spiele war, erwies sich diese gegenüber sinusförmigen Schwingungen als äußerst kurz. Die Möglichkeit eines solchen Dressurerfolges ist aber nicht ausgeschlossen; denn diese Versuche habe ich nur an fünf ♀♀ während eines Zeitraumes von 2 Wochen durchgeführt; außerdem währte die Andressur auf die positive Frequenz jeweils nur einige Stunden, höchstens einen halben Tag, und könnte deshalb zu kurz gewesen sein. Trotzdem halte ich einwandfreie Dressurerfolge dieser Art für sehr unwahrscheinlich, denn die Tasteindrücke von zwei einfachen sinusförmigen Schwingungen, die sich lediglich in der Frequenz, aber kaum im Schwingungsverlauf unterscheiden, sind wohl zu merkmalsarm, als daß die Spinnen eine unterschiedliche Bedeutung zu assoziieren lernten. Hingegen dürfte gegenüber komplexen Netzschwingungen eine weit günstigere Lern disposition vorliegen; denn einmal spielen im Leben dieser Spinnen nur solche eine Rolle, und zum zweiten verbinden sich hier Frequenzüberlagerungen, Rhythmik und die mehr oder minder steilen Intensitätswechsel in charakteristischer Weise und machen diese Erschütterungen merkmalsreich. Ich konnte wiederholt beobachten, daß *Coelotes*-♀♀ nach negativen Erfahrungen mit wehrhaften Käfern

tagelang auf die Reizkategorie „Käferlauf“ negativ reagierten, andersartige Beutetiere dagegen weiterhin angriffen. Dressurversuchen auf komplexe Erschütterungsreize, beispielsweise auf den Lauf von Käfern und deren Larven oder Käfern verschiedener Familien, dürfte also ein gewisser Erfolg in Aussicht gestellt werden können. Solche habe ich aber gar nicht versucht, weil ein *exakter* Beweis für ein derartiges Lernvermögen wegen der Schwierigkeiten einer gleichmäßigen Dosierung solcher Reize und der Unberechenbarkeit lebender Reizquellen von vornherein unmöglich erscheint. Wohl wird dabei das Beuteobjekt mit der geringeren Reizwirkung abzudressieren, aber bei der Dressurumkehr nicht wieder anzudressieren sein. Im Rahmen dieser Dressurversuche wurde die Aufmerksamkeit bald auf sehr interessante Erscheinungen der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Erschütterungsreizen verschiedener Qualität und Richtung gelenkt, die im folgenden Abschnitt mitgeteilt werden. Methodisch habe ich diese Reaktionen durch Erweiterung der genannten einfachen Dressurmethode mit zusätzlichen komplexen Erschütterungsreizen untersucht.

VII. Das Problem der „Schwellenänderung“ gegenüber wiederholten Reizen bestimmter Qualität und Richtung

Auf mehrfach wiederholte Erschütterungsreize irgendwelcher Art, die an beliebigen Netzpunkten erzeugt werden, reagiert *Coelotes* nicht — wie im einfachsten Falle anzunehmen wäre — mit zunehmender Schwellenerhöhung, die schließlich bald zur völligen Reaktionslosigkeit gegenüber Netzerschütterungen jeder Art und allerorts führt, sondern zeigt eine solche Schwellenerhöhung nur vorübergehend gegenüber einer bestimmten Reizqualität aus bestimmter Richtung, während die Eintrittsschwelle für denselben Reiz aus anderer Richtung oder einen andersartigen Reiz aus der gleichen Richtung unverändert niedrig bleibt.

Im günstigsten Falle hoher und anhaltender Handlungsbereitschaft eines Versuchstieres sind folgende Reaktionen zu erwarten: Als ersten Reiz einer Versuchsserie schicke ich an irgendeinem Punkt der gedachten Linie (= Richtung) a (vgl. Abb. 11) beispielsweise die Vibration von 80 Hz mit bestimmter Amplitude in ein Netz. Die Spinne greift mit höchster Reaktionsbereitschaft an, macht aber eine negative Erfahrung mit diesem Reiz, weil sie entweder durch Anblasen einen Strafreiz erhält oder weil sie infolge rechtzeitiger Wegnahme der Reizquelle umsonst herangelaufen ist. Dasselbe läßt sich, vor allem zu Beginn solcher Versuche, mehrmals wiederholen. Dann reagiert das Versuchstier auf diese Reizqualität nicht mehr. Man denkt zunächst an eine Ermüdung der Fanghandlung und wird in dieser Annahme bestärkt durch die Feststellung, daß eine positive Reaktion nach einer *Erholungsphase* auch mit demselben Reiz wieder auslösbar ist, um aber dann

— in ganz bekannter Weise — um so schneller, meist schon nach dem ersten Versuch, ganz auszubleiben. Läßt man dem Tier aber keine Erholungspause, sondern setzt gleich nach Ausbleiben einer Reaktion (im folgenden kurz „Reaktionssperre“ genannt) auf die Vibration von 80 Hz am gleichen Ort einen andersartigen Reiz, beispielsweise eine Vibration mit gleicher Amplitude, aber höherer Frequenz, oder zapft man einfach mit der Nadel am Netz, dann läßt sich die Fanghandlung wieder einige Male auslösen, bis das Versuchstier auch auf diese zweite

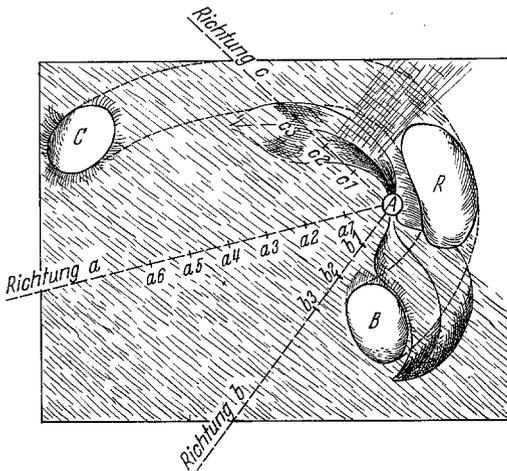


Abb. 11. Lageskizze der Netzpunkte zu dem auf S. 428 beschriebenen Versuch

Reizqualität nicht mehr anspricht; doch kann ein dritter oder vierter Reiz von veränderter und für die Spinne im Augenblick neuartiger Qualität weitere Reaktionen auslösen. Schließlich sperrt das Tier gegenüber allen Reizen aus Richtung a. Setzt man aber den zuletzt gegebenen und negativ beantworteten Reiz nun in Richtung b oder c, so kommt es meist sofort wieder heran. In der neuen Richtung läßt sich wieder eine mehrmalige Beantwortung dieser Reizserie errei-

chen, unter Umständen auch in der dritten Richtung; aber dann sperrt das Tier gegenüber allen bisher gebotenen Reizen (Vibrationen und Nadelzapfen) in jeder Richtung. Gibt man nun einen lebenden Käfer aufs Netz und bietet damit eine ganz neuartige Reizkategorie, erlangt die Spinne sofort oder wenigstens nach kurzem Zögern wieder ihre volle Handlungsbereitschaft. Vorher ist sie immer leer ausgegangen. Auch jetzt wird ihr der Käfer sofort weggenommen; aber sie hat die Beute kurz betastet, und dadurch ist ihr „Interesse“ wenigstens nach dieser, oft aber auch nach jeder Richtung wieder „geweckt“. Nun werden auch Vibrationen und Nadelzapfen wieder eine Weile positiv beantwortet, zuerst in dieser, dann in einer anderen Richtung. Ermüdet die Reaktion auf wiederholtes Nadelzapfen in verschiedener Richtung zusehends, und belohnt man das Tier bei der voraussichtlich letzten, sehr zögernden und etappenweisen Annäherung durch Verabreichung eines kleinen Beutestückes, dann hebt man sofort das „Interesse“ an dieser Reizkategorie und erzielt auf Nadelzapfen wieder weitere und viel spontanere Reaktionen, obwohl anzunehmen wäre, daß nach Ergreifen des Beutestückes die Fang-

handlung gehemmt sein würde. Bei anderen Spinnenarten, z. B. *Phoneutria fera*, wäre sie das auch.

Nach den erneut auslösbaren Reaktionen zu schließen, perzipiert *Coelotes* Nadelzupfen in verschiedener Zupfrichtung als verschiedenartige Reize. Gewöhnlich wird man beim Zupfen die Nadel von der Spinne weg leicht über die Oberfläche des Netzes führen. Ist die Reaktion darauf ermüdet, spricht das Tier dann jedoch wieder auf *kreisende* Bewegung der mit ihrer Spitze in das Netztapetum eingesteckten Nadel an, wobei der Durchmesser dieses Kreises kleinste Dimensionen haben kann (Nadelkreisen). Und schließlich wirkt Zupfen in Richtung zur Spinne hin auf besondere Weise reaktionsauslösend, aber nur auf ganz kurze Entfernung. Davon wird unten noch die Rede sein. Es ist auch nicht gleichgültig, ob mit stumpfer oder spitzer Nadel gezupft wird. Jede erzeugt ein anderes Frequenzbild, und bei der Spitznadel ist der Anteil höherer Frequenzen betont.

Bei diesen Versuchen zeigt sich auch, daß gleichartige Erschütterungsreize im Wohnungs- und Fangbereich des Netzes eine verschieden starke und anhaltende Auslösewirkung erzielen. Reagiert ein Versuchstier nicht mehr auf eine bestimmte Reizqualität, die an beliebiger Stelle des *Fangbereiches* erzeugt wird, so spricht sie doch stets und anhaltend noch an, wenn sich dieselbe im *Wohnungsbereich* (Verteidigungsbereich) bemerkbar macht. Reizen im Bereich der Wohnröhre begegnet sie stets mit lange anhaltender Aufmerksamkeit. Der Grund hierfür ist in der Verteidigungsbereitschaft zu sehen, die weit weniger schnell ermüdet als die Bereitschaft zum Beutefang. Interessant ist nun vor allem, wie durch „Herausforderung“ der Verteidigungsbereitschaft auch die Bereitschaft zur Fanghandlung erneut „aktiviert“ wird. Ein im Fangbereich nicht mehr beantworteter Reiz löst im Wohnungsbereich sofortige Reaktion aus und wird anschließend auch im Fangbereich wieder beantwortet. Hier wird dann nicht nur dieser, sondern öfters auch ein ganz andersartiger Reiz, auf den das Tier vorher ebenfalls nicht mehr angesprochen hat, wieder positiv beantwortet. Doch muß in der Regel derselbe Reiz, der in den Verteidigungsbereich vorgedrungen war, auch als erster wieder im Fangbereich erscheinen und dorthin „überleiten“, ehe in diesem auch andersartige Reize beantwortet werden.

Bei diesen Versuchen war allerdings die Wirkung der Reizqualität von der der Intensität nicht immer scharf abzugrenzen, da die komplexen Erschütterungsreize nicht alle reproduziert und deshalb nicht genau dosiert werden konnten. Bei vielen Reizfolgen schien es deshalb so, als hätte die anhaltende Reaktionsbereitschaft der Versuchstiere lediglich auf einer zufälligen Steigerung der Reizintensität beruht, und zweifellos hat eine solche oft den Ausschlag gegeben; doch bewiesen viele Fälle, wo nach Ausbleiben einer Reaktion auf wiederholte starke

Erschütterungsreize viel intensitätsschwächere beantwortet wurden, die Bedeutung der Qualitätsveränderung, auf die ich hier aus Gründen der Vereinfachung und Übersichtlichkeit allein eingehen will. Derartig anhaltende Reaktionen lassen sich natürlich nur bei Versuchstieren mit hohem Aktualspiegel erreichen. Ist dieser niedriger, tritt nicht nur eine baldige Reaktionssperre gegenüber bestimmten Einzelreizen, sondern auch gegenüber ganzen Reizkategorien (Nadelzupfen jeder Art; Vibrationen verschiedener Frequenz usw.) ein, oder die Reize werden nur noch im Verteidigungsbereich, aber nicht mehr anschließend auch im Fangbereich beantwortet. Die Qualitätsunterschiede zwischen den Reizen müssen dann größer sein, und oft muß mit der Richtung gleichzeitig auch die Reizart gewechselt werden. Aus den Protokollen zu dieser Versuchsserie ist hier eines ausgewählt und vollständig wiedergegeben, da es einen großen Teil der hier besprochenen Reaktionen enthält.

Versuche mit ♀ Nr. 61 vom 10.—12. 4. 57 (Daten des ♀: Fang 21. 3. 57; erste Eiablage: 31. 3.; zweite Eiablage: 20. 4.; Schlüpfen der Jungen des Erstgeleges: 22. 4.).

Abb. 11 gibt eine *Lageskizze der Netzpunkte*. Die hufeisenförmige Wohnröhre hatte neben den normalen Öffnungen B und C eine längsovale Öffnung des Röhrendaches über R. Mit R ist nicht die Öffnung, sondern der Röhrenboden an dieser Stelle gemeint, der der Spinne in der Regel als Lauerposten diene. Der Röhrenabschnitt A—R war unter ein umgebogenes Tradeskantienblatt gebaut. Den größten Teil der Wohnröhre überdeckte ein planes Tapetum, das rechts von A hangartig in die Röhrenwand überging. Dieser „Hang“ grenzte den höher gelegenen Fangbereich (das Tapetum) von dem tiefer gelegenen Verteidigungsbereich (Wohnröhre) scharf ab. Als erste Reaktion bestieg ihn die Spinne oftmals und saß dann auf Punkt A.

Erklärung der Abkürzungen. VN Vibrationsnadel, Vt Versuchstier (damit ist immer das *Coelotes*-♀ gemeint), o. R. ohne Reaktion; 80 Hz in a 6: Ich sende sinusförmige Schwingungen mit der Frequenz von 80 Hz in Punkt a 6 in das Netz, wobei ich die VN nicht einhakte, sondern nur leicht an das Netz hielt. Die Amplituden der Vibrationen mit den Frequenzen 80 und 275 Hz betragen je 0,35 mm. NZ Nadelzupfen (*v* in Richtung vom Vt weg, *z* zum Vt hin, *o* in kreisender Bewegung).

16³³ Uhr. Vt sitzt auf R. Halte Mehlkäfer an Elytren so, daß seine Beine bei a₆ ins Netz treten; Vt greift sehr zögernd und etappenweise an; mehrere kurze Bißversuche, geht zurück auf R. Setze Käfer frei auf a₆: sofortiger zügiger Angriff, an der Beute ist Vt aber vorsichtig, nur kurze Bisse. Käfer läuft weiter, Verfolgung fast bis C, dann ein kurzer und sofort anschließender langer Biß. Nehme ihm den Käfer weg. Vt steht nahe a₆. Setze *Myrmica* auf a₄: blitzschneller Angriff, Vt beißt aber etwa zehnmal daneben und dreht sich dabei dreimal im Kreise, ehe es Ameise am Kopf gefaßt hat. Trägt sie auf R.

16⁵⁶ Uhr. (Vt kaut noch an der Ameise). 80 Hz in a₃: stellt Kauen ein. Verändere mehrfach die Vibration durch Berührung (Bremsung) der VN mit dem Finger: Vt läßt Beute plötzlich fallen, stürzt mit großer Wucht heran, ich entferne VN bis a₆, Vt verfolgt sie, trotzdem ich es wiederholt heftig anblase, beißt sich in ihr fest und läßt sie etwa 15 sec lang nicht los. Steigt dann langsam auf R ab. Wiederhole 80 Hz in a₄: o. R.

17¹¹ Uhr. Setze *Myrmica* auf a_4 : sofortige Zuwendung. Ameise läuft auf a_2 : Blitzangriff, sicherer Biß. Eintragen der Beute um 17¹² Uhr.

17¹³ Uhr. 80 Hz in a_4 : läßt Beute fallen. Trotz mehrfacher Bremsung der VN: ohne weitere R. Wiederhole 80 Hz nach 2 min: o. R. Pause von 30 min.

17¹⁵ Uhr. Beginne wieder mit 80 Hz in a_4 : Vt reagiert erst auf Bremsung der VN, dann aber sehr heftig, hängt sich wieder an VN und will sie trotz Anblasens und Blitzlicht nicht loslassen. Schläge das Vt mit Pipettenspitze leicht: es geht zuerst nur ein Stück zur Seite, dann auf R.

17⁵⁰ Uhr. 80 Hz in a_4 : o. R. Einmaliges NZv in a_4 : geht sofort auf A. 80 Hz in a_4 : greift sofort an, erhält vor Erreichung der VN Strafreiz durch Anblasen: wendet sich nur ab und greift dann nochmals an, wird wieder angeblasen und geht daraufhin auf R.

18⁰⁰ Uhr. NZv in a_4 : Vt steigt sofort auf A. 80 Hz in a_6 : nach kurzem Zögern Angriff. Auf Anblasen hin springt es zurück auf R.

18⁰⁵ Uhr. NZv in a_4 : kommt sofort wieder auf A. 80 Hz in a_6 : sehr zögernde, etappenweise Annäherung, flieht auf Anblasen hin eiligst in Wohnröhre. Lasse VN noch 2 min am Netz weitervibrieren.

18⁰⁸ Uhr. NZv in a_4 gleich nach Abschaltung der Vibration: kommt nach kurzem Zögern auf A. Wiederholung NZv: nähert sich bis auf $1\frac{1}{2}$ cm, bleibt stehen. Sogleich 80 Hz in a_6 : o. R. VN langsam bis a_5 genähert: flieht.

18¹⁴ Uhr. NZv in a_4 : o. R. Dasselbe in a_2 : o. R. Gleich anschließend NZv in b_2 : kommt sofort heran. 80 Hz in a_2 : macht in diese Richtung Abwehrbewegungen mit den Vorderbeinen, indem diese leicht und steil in die Luft schlagen, und wendet sich wieder der Richtung b zu. 80 Hz in c_1 : flieht auf R. NZv in a_2 : kommt sofort auf A. 80 Hz in a_4 : flieht.

18²⁰ Uhr. NZv in b_1 , a_1 und c_1 : o. R. Nun NZv in a_2 : Vt kommt auf A. 275 Hz in a_2 : o. R. Nähere NV bis a_2 : o. R. (bleibt auf A sitzen). Erst bei Annäherung bis auf $1\frac{1}{2}$ cm: blitzschneller Angriff und Erfassen eines vorgehaltenen Stückchens Fettkörper aus einer Mehlkäferpuppe, mit dem es gleich auf R absteigt.

18³³ Uhr. NZv in a_2 : obwohl Vt noch kleinen Nahrungstropfen zwischen den Cheliceren hält, kommt es so schnell herbei, daß es VN noch tastet, ehe ich sie wegziehen kann; bleibt bei A sitzen; 275 Hz in a_4 : springt ohne Zögern heran und ergreift das vorgehaltene Beutestück. Obwohl sich VN ohne Verzögerung vom Netz lösen und zurücknehmen läßt, geht Vt mit erhobenen Vorderbeinen weiter bis a_5 , dann — links und rechts suchend — mit der Beute über a_6 hinaus, als hätte es gemerkt, daß Beute und Vibrationsort nicht übereingestimmt haben, und begibt sich dann durch C nach R.

18⁴⁰ Uhr. Während Vt die Beute noch einspeichelt: NZv in a_2 : o. R., in b_1 : o. R. NZv am Boden der Wohnröhre, 2 cm hinter Vt: Zuwendung; NZv in a_1 : o. R.; NZo (!) in a_1 : Intentionstruppeln; NZo am Boden der Wohnröhre (wie oben): läßt Beute fallen, bleibt aber stehen. NZo in d_1 : steigt sofort auf A. 80 Hz in a_6 : nach kurzem Zögern heftiger Angriff, Strafreiz durch Anblasen: flieht schleunigst bis b_1 . Wiederhole 80 Hz in a_6 : geht langsam zurück auf R, nimmt dort tote Ameise auf.

18⁴⁵ Uhr. NZv in a_1 : o. R.; NZo in a_1 : o. R. NZo in b_2 : kommt dorthin; 275 Hz in d_6 : sofortiger Angriff, nimmt Beutestück und geht zurück auf R.

18⁵⁰ Uhr. NZv in a_2 : läßt Beute fallen und kommt; 80 Hz in a_6 : wendet sich ab.

Fortsetzung am 11. 4. 10³⁵ Uhr. 80 Hz in a_6 : o. R.; NZv in a_6 : o. R.; NZv in a_2 : steigt auf A; 80 Hz in a_6 : Angriff, Strafreiz; flieht auf R.

10³⁸ Uhr. 80 Hz in a_6 : o. R.; NZv in a_1 : o. R.; NZo (!) in a_1 : steigt auf A; 80 Hz in a_6 : geht zurück auf R.

10⁴² Uhr. NZv in a₂: geht auf A; 275 Hz in a₆: geht zurück.

10⁴⁵ Uhr. NZv und NZo in a₁: o. R. NZz (!): begibt sich auf A; 275 Hz in a₆: geht zurück.

10⁴⁸ Uhr. Wiederholung derselben Reizfolge mit dem gleichen Ergebnis.

10⁵⁵ Uhr. 80 und 275 Hz sowie alle Arten von NZ in a₁: o. R.; NZz am Röhrenboden 1 cm hinter Vt: Zuwendung.

11⁰⁰ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort auf A; 275 Hz, NZz und NZo in a₆: o. R.; NZv: geht zurück auf R.

11⁰⁷ Uhr. Verschiedenartiges NZ in a₁: o. R.; 80 und 275 Hz in a₁: o. R.

11¹⁰ Uhr. NZv in b₃: kommt sofort; 80 Hz in a₆: o. R., bleibt auf b₃ stehen; setze vorsichtig eine *Myrmica* auf a₆: greift augenblicklich an, faßt sie und eilt mit ihr nach R zurück.

11¹⁵ Uhr. 80 Hz in a₄: wirft die Ameise weg und greift an, tastet noch die VN, geht zurück und nimmt die Ameise wieder auf. Lasse Vt die Beute verzehren.

12⁰⁰ Uhr. Vt hat soeben den Beuterest weggeworfen. NZv in a₆: o. R.; halte eine vibrierende Stubenfliege an den Beinen so über das Netz, daß ihre Flügel auf a₆ schlagen: o. R.; NZv in a₆: zögernde Annäherung bis a₅; 80 Hz in a₆: Annäherung bis auf 0,5 cm, dann Umkehr und Flucht. Verschiedenartiges NZ in a₁: o. R.; NZv in b₂: läßt sich herbeilocken; NZv in a₆: geht von b₂ fast bis a₆; 80 Hz in A: greift durch C nach R laufend an, erhält einen Strafreiz und geht auf R zurück. Reaktionssperre gegenüber Vibrationen in allen Netzpartien.

12²⁰ Uhr. Reagiert auch nicht mehr auf NZ. Lasse ihm lange Pause.

16⁴⁵ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort auf A; 80 Hz in a₄: greift in zwei Etappen zögernd an, muß zweimal angeblasen werden, ehe es flieht.

16⁴⁹ Uhr. NZv in a₁: kommt auf A; 80 Hz in a₄: bleibt stehen und begibt sich nach Wegnahme der VN auf R.

16⁵⁰ Uhr. NZv in a₁: steigt sofort wieder auf A; 275 Hz in a₄: geht zurück.

16⁵⁵ Uhr. NZv in a₄: geht bis A; 275 Hz in c₃ (!): Angriff mit Biß in die VN, läuft zurück.

17⁰⁵ Uhr. Drehe Käfig um 180°. NZv in a₄: kommt auf A; 80 Hz in a₆, c₂, b₂: o. R., desgleichen bei 275 Hz, bleibt aber auf A stehen. Setze gleich anschließend ein ♀ von *Robertus lividus* auf a₆: sofortiger scharfer Angriff, aber die Fremdspinne schlüpft unter das Tapetum, *Coelotes* steht über ihr; NZv in A: Vt eilt dorthin; 80 Hz in a₆: blitzschneller Angriff und Biß in die VN, flieht auf R.

17⁰⁹ Uhr. NZv in A, in b₂ und c₂: o. R. NZ dicht vor Vt: o. R. 80 Hz hinter Vt: flieht ein Stück in Richtung auf B.

17¹³ Uhr. Setze einen *Schwarzkäfer* auf a₆: sofortiger, anfangs noch etwas zögernder, dann sehr heftiger Angriff, verfolgt den Käfer, den es nicht gleich zu fassen bekommt, über a₆ hinaus unter das Tapetum; blase das Vt fünfmal zurück, es greift immer wieder an, faßt den Käfer fest am Hinterende und läßt ihn auch auf noch zweimaliges Anblasen nicht los. Ich lasse der Spinne die Beute.

18⁰⁰ Uhr. Werfe, als Vt diesen Käfer gerade zerlegt, einen zweiten bei a₄ aufs Netz: zuerst kurzes Intentionstruppeln, dann Angriff; betastet aber den zweiten Käfer nur kurz, geht dann zurück zum ersten und speichelt ihn ein. Putzt sich dann bis 18²⁵ Uhr bei R.

18²⁵ Uhr. Kommt viermal hintereinander auf NZv in a₂ auf A, reagiert dann nicht mehr auf NZ in jeder Richtung. 10 min Pause. Wiederhole NZv in a₂: geht auf A, erhält ein Stück Fettkörper, mit dem es auf R absteigt. Nach 3 min auf NZv in a₂ sehr reaktionsbereit: locke es durch abwechselndes NZv in a₃ und b₃ hierhin und dorthin; a₃, b₃, a₃, b₃, a₃, b₃, a₃, b₃: vor dem letzten NZ in b₃ dreht es sich — im Rhythmus bleibend — nach a₃ um!

Fortsetzung am 12. 4. 10³⁵ Uhr. Vt sitzt regungslos zwischen R und B. Unter C sitzt der zweite Käfer vom Vortag. NZv in a₂: Vt steigt sofort auf A; setze einen

weiteren Schwarzkäfer auf c_3 ; als er zu laufen beginnt, dreht es sich um und begibt sich auf R; setze Käfer auf A: o. R.; entferne Käfer; NZv in a_1 : kommt auf A; setze Käfer auf a_4 : geht stückweise an ihn heran, betastet ihn kurz, geht zurück bis R.

10⁴⁵ Uhr. NZv in a_2 : o. R.; NZo in a_2 : geht auf A; 80 Hz in a_4 : flieht.

10⁵⁰ Uhr. Verschiedenartiges NZ in a_1 : o. R.; NZv in b_2 (!): kommt sofort dorthin; 275 Hz in a_6 : o. R.; in c_2 : o. R.; in b_3 : flieht. Reaktionssperre gegenüber Nz und Vibrationen in jeder Richtung, Pause.

11¹⁵ Uhr. NZv in a_2 : lebhaftes Zuwendung; nochmals in a_2 : o. R., in b_2 : schlägt abwehrend mit den Vorderbeinen.

11¹⁷ Uhr. Werfe Ameise auf a_6 : o. R.; auf a_2 : greift zögernd an, läßt die Ameise nach Biß liegen und geht zurück.

11²⁰ Uhr. Lasse halbwüchsige *Tegenaria* bei a_3 aufs Netz, die sich über a_6 entfernt: Vt verfolgt sie sofort und hätte sie beinahe noch gefaßt; geht dann auf R zurück.

11²² Uhr. 80 Hz in a_6 : greift sofort an und kehrt nach Wegnahme der VN um.

11²³ Uhr. NZv in a_6 : abermals schneller Angriff, dann Rückkehr auf R. Bei Wiederholung: o. R.; 80 Hz in a_6 : o. R.

11²⁵ Uhr. 80 Hz in b_3 : steigt auf A (hier mußten diese Versuche abgebrochen werden).

(Vgl. auch das auf S. 446 wiedergegebene Protokoll.)

Phänomene dieser Art von Ermüdung oder Schwellenänderung sind auch bei Netzspinnen keineswegs neu; nur wurden sie nicht in den Mittelpunkt der Diskussion gerückt, sondern nur am Rande erwähnt. MEYER berichtete schon 1928 (S. 53) in dem Kapitel „Reizeinflüsse und Gedächtnis“ von einem Versuch, bei dem er eine *Zilla x-notata* mit einer Stimmgabel 16mal aus dem Schlupfwinkel gelockt hatte. „Dann aber reagierte sie auch nach einer Stunde nicht mehr auf die angeschlagene Stimmgabel. Auf eine ins Netz gesetzte Fliege kam sie sofort herbei.“ Der Autor erklärte dieses Verhalten mit einer Gedächtnisleistung bei gleichzeitigem Unterscheidungsvermögen von Vibrationsreizen. LIESENFELD (1956) bestätigte diesen Befund durch ebensolche Beobachtungen an der gleichen Spinnenart, erklärte aber dieses Verhalten mit einer stärkeren Reizwirkung, einer „übevibratorischen Reizqualität“, die die lebende Fliege ausübt. Er unterschied mehrere Stufen der Reizwirkung: Bei vibrationsmüden Spinnen können die bloßen Beinbewegungen einer in das Netz gehaltenen Fliege, die zwischen 20 und 40 Hz liegen, wieder positive Reaktionen auslösen. Die nächsthöhere Reizqualität sind Bein- und Körperbewegungen (Frequenz der Körperschwingungen: 5—15 Hz). „Den höchsten Grad der auslösenden Wirksamkeit erreichen die Flügelvibrationen einer frei eingehängten Fliege . . . 45mal konnte beobachtet werden, daß Spinnen, die auf sonstige Erschütterungen nicht mehr reagierten, auch nicht mehr auf Zappelbewegungen, sofort aus dem Schlupfwinkel hervorstürzten, wenn die eingehängte Fliege zu schwirren begann. Das Hinzutreten von Vibrationen zu sonstigen Erschütterungen löste also die Fanghandlung

am schnellsten aus.“ (S. 579) An anderer Stelle dieser Arbeit (S. 583) finden wir die Mitteilung: „... eine Spinne, die auf keinerlei Vibration mehr ansprach, reagierte wieder positiv auf Vibrationsreize, nachdem durch das Zappeln einer Fliege die Fanghandlung ausgelöst worden war. Hier waren die durch die Fliege erzeugten Erschütterungen der stärkere Reiz, der die Initialreaktion auslöste.“ LIESENFELD führte diese Veränderung der Reaktionsschwelle logischerweise nicht (wie an vorher zitierter Stelle) auf erhöhte Reizwirkung (diese ist ja nach seiner Auffassung bei Vibrationsreizen geringer als bei den vorhergehenden Zappelreizen), sondern auf die „Anfangsreibung“ zurück, obwohl sich die Versuchstiere nicht im Anfangsstadium voller Erregungsspeicherung, sondern bereits im Zustand der Ermüdung gegenüber vibratorischen Reizen befunden hatten. Die Parallelen zu meinen Befunden an *Coelotes* sind unverkennbar: Die erneut reaktionsauslösende Wirkung andersartiger Reize, wie sie LIESENFELD festgestellt hat, braucht nicht zwangsläufig durch ihre erhöhte Reizwirkung bedingt zu sein, wenngleich es bei seiner Versuchsanordnung so erscheinen mußte; sie kann auch einfach auf der Qualitätsänderung, der Neuartigkeit der Reize beruhen. Würde die Reaktion bloß die Folge einer verstärkten Reizwirkung sein, dann wäre eine erneute Beantwortung eines wirkungsärmeren Reizes nach Zwischenschaltung eines wirkungsreicheren nicht zu erwarten. Daß es auch bei den optisch orientierten Springspinnen ganz entsprechende „Ermüdungserscheinungen“ gibt, die nichts mit den bekannten Gesetzmäßigkeiten des Erregungszuflusses zu tun haben, haben PRECHT (1952) und DREES (1952) erkannt. Dieser nahm „Ermüdungserscheinungen ganz anderer Art“ an, ohne weiter auf sie einzugehen. Und PRECHT kam zu dem Schluß, daß hier sehr verschiedenartige Ermüdungserscheinungen vorliegen, von denen er zwei „große Gruppen“ unterschied: „Die einen hängen mit dem Verbrauch an Instinkterregung zusammen, die anderen haben nichts mit ihm zu tun. Ob es sich dann um die Ermüdung motorischer Elemente des Zentrums, bestimmter Effektoren oder gar des afferenten Schenkels (PRECHTL) handelt, ist im Einzelfalle zu untersuchen“ (S. 226). Diese „andersartigen Ermüdungserscheinungen“ „können einer Erschöpfung durch Auspumpen des Erregungsreservoirs zuvorkommen“ (S. 222). Bei LIESENFELD finden wir noch folgende Bemerkung (S. 581): „Bei jüngeren Spinnen konnte öfters festgestellt werden, daß die zur Initialreaktion führenden Amplituden im Verlauf der Versuchsreihe anstiegen . . . Dies hängt wohl mit der Ermüdung oder Gewöhnung der Tiere zusammen.“ Auch im Verhalten anderer, vor allem höherer Tiere, sind diese Erscheinungen immer mehr aufgefallen, doch wurde ein Deutungsversuch meist vermieden. TINBERGEN u. Mitarb. (1943, S. 212) stellten beispielsweise beim Samtfalter eine ständige Abnahme der „Reaktionsbereitschaft zum sexuellen

Anflug“ fest, wenn die gleiche Attrappe dreimal hintereinander angeboten wurde, und sprachen von einer „stimmungsspezifischen „Ermüdung“. TINBERGEN und KUENEN (1939) fanden keine Attrappenform, die — über Augenhöhe bewegt — die Sperrbewegung junger Drosseln nicht auslösen würde. Trotzdem werden diese Tiere nicht von den natürlich bewegten Blättern oder Ästen ihrer Umgebung zum Sperren gereizt. Die Autoren nahmen deshalb bei Jungdrosseln die Fähigkeit an, „die auslösende Reizsituation durch eine Dressur einzuengen“ und bemerkten dazu: „Wie aber diese Dressur sich vollzieht, wissen wir nicht“ (S. 46). Auch 1950 hielten TINBERGEN und PERDECK an der Annahme einer Adressur bei Reaktionsminderung gegenüber wiederholt gebotenen Reizen fest. Solche Beispiele ließen sich vermehren. Nach PRECHTL (1952) hingegen ist für derartige Phänomene die Annahme eines anderen Mechanismus notwendig, der weder mit dem Verbrauch zentraler Erregung noch mit Adressur oder motorischer Ermüdung etwas zu tun hat. Der Autor führte als Beispiel die Sperrbewegung nestjunger Buchfinken an, die ebenso wirksam durch akustische oder taktile Schlüsselreize ausgelöst werden kann. Wiederholt man nun einen dieser Reize so lange, bis er unwirksam wird, und bietet dann den anderen, so erhält man wieder die volle Intensität der Instinktbewegung. Eine Adressur kann hier nach PRECHTL nicht vorliegen, weil die Darbietung eines Reizes mit jedesmaliger Fütterung verbunden war, ebensowenig eine Erschöpfung der zentralen Erregung. PRECHTL folgert, daß es sich „um ein Geschehen innerhalb des afferenten Apparates, des sog. Angeborenen Auslösemechanismus (AAM)“ handeln müsse, wobei „dieses adaptive Geschehen auf das dem jeweiligen Schlüsselreiz zugehörige afferente Korrelat beschränkt“ bleibt. In diesem wie in manchen anderen Fällen handelt es sich nun um ein ersatzweises Ansprechen verschiedener Sinnessphären auf die ihnen zugehörigen Schlüsselreize. Beim hier diskutierten Beispiel von *Coelotes* aber ist (ähnlich wie bei den oben zitierten Fällen des Samtfalters und der Jungdrosseln) nur eine Sinnessphäre, dort die visuelle, hier die taktile, betroffen. PRECHTL (1952, obiges Zitat) hat bereits die besondere Eigenart dieser „Ermüdungserscheinungen“ gekennzeichnet und gleichzeitig ihren biologischen Zweck angedeutet. Es wird in freier Natur nicht selten vorkommen, daß ein auf die Netzfläche herabhängendes Blatt eines Grases, ein abgefallenes Rindenstück oder dergleichen bei Luftbewegung einen häufig wiederholten Erschütterungsreiz von bestimmter Qualität an bestimmter Netzstelle verursacht. Besäße die Spinne diesen biologisch sinnvollen Mechanismus einer alsbaldigen Reaktionssperre gegenüber solchen als bedeutungslos sich erweisenden Reizen nicht, würde ihr Erregungsreservoir alsbald in sinnwidriger Weise ausgeschöpft sein.

Die nächstliegende Erklärung für die hier vorliegenden Erscheinungen wäre die eines *Dressurvorganges*, wobei man für die Bildung bestimmter Assoziationen mit recht kurzen Zeiten rechnen müßte. Für einen solchen scheint tatsächlich eine Reihe von Beobachtungen zu sprechen, insbesondere eine scheinbare Behaftung bestimmter Reize mit positiven oder negativen Valenzen. Durch Strafen wird ein bestimmter Reiz negativ „getönt“ und die Reaktion darauf adressiert. Dazu ist ein besonderer Strafreiz gar nicht notwendig; denn die wiederholte „Enttäuschung“, die lockende Beute nach Annäherung nicht vorzufinden oder statt ihrer eine Nadel zu tasten, kann schon Strafe genug sein. So stellte SEITZ (1939, S. 73) bei Attrappenversuchen an Cichliden fest: „... der Fisch verliert jeden Anteil an einem bestimmten Objekt, weil es die weibliche Antworthandlung, die Nachfolgereaktion vermissen und daher die männliche Handlungskette wiederholt abreißen läßt. Ein solches Ausbleiben des lustvollen Abschlusses einer Kette funktionell zusammengehöriger Instinkthandlungen empfindet ein tierisches Subjekt, wie wir z. B. aus LORENZ-TINBERGENS Versuchen mit abnormen Objekten zur Eirollbewegung der Graugans wissen (1938), als so unangenehm, daß es einen wirksamen Strafreiz darstellen kann. Dieses *Adressieren des Objektes* ist spezifisch an dessen Merkmale gebunden, woraus sich das Annehmen eines zweiten Objektes nach Adressur der Reaktionen auf das erste erklärt. Auch wird die Adressur bald vergessen.“ Umgekehrt kann derselbe Erschütterungsreiz, auf den *Coelotes* wegen wiederholter Strafen kaum mehr anspricht, durch eine Belohnung augenblicklich wieder bedeutungsvoll gemacht und die Reaktion darauf scheinbar adressiert werden. Für die Bildung von Assoziationen spricht weiter die gelegentliche Beobachtung, daß ein Versuchstier, dem ein Erschütterungsreiz durch Strafen sehr wirkungsvoll adressiert wurde, bei erneuter Wahrnehmung dieses Reizes abwehrend die beiden Vorderbeine hebt, mitunter sogar flieht. Merkvorgänge von sehr kurzer Dauer mögen also dabei eine Rolle spielen; doch lassen verschiedene Beobachtungen und Überlegungen bezweifeln, ob Dressurvorgänge, die vielleicht nur so lange die nächstliegende Erklärung sind, als die Wirksamkeit anderer, einfacherer und zwangsläufigerer Mechanismen noch wenig bekannt ist, dieses Verhalten überhaupt maßgebend steuern; denn es ist doch höchst erstaunlich, daß solche Assoziationen bei serienweiser Darbietung verschiedenster Reize in so kurzer Zeit gebildet und in ebensolcher wieder geändert werden können, während es andererseits einer solchen Spinne offensichtlich nicht möglich ist, im *planmäßigen* Dressurversuch zwischen zwei Vibrationsreizen verschiedener Frequenz sicher und eindeutig unterscheiden zu lernen. Das Mißlingen eines derartigen Dressurversuchs glaubte ich oben mit dem Fehlen einer Lerndisposition für merkmalsarme und „unbiologische“ vibratorische

Reize erklären zu können. Trotzdem zeigt das Verhalten dieser Spinnen bei den besprochenen Versuchen, daß sie dieselben Frequenzen, deren willkürlich beigelegte Bedeutung sie im Dressurversuch so schwer assoziieren lernen, unterscheiden können und sich scheinbar sehr schnell „an-“ oder „adressieren“ lassen. Wäre ihre Reaktionssperre gegenüber Reiz A eine wirkliche Adressur, dann wäre nicht zu erwarten, daß sich schon kurz darauf, nach Zwischengabe eines ebenfalls negativen Reizes B abermals eine positive Reaktion auf A erzielen ließe. Auch ist nicht die Regel, daß bei Belohnung nur eine Adressur auf den mit Belohnung gekoppelten Reiz stattfindet, sondern einfach wieder eine Art Schwellensenkung gegenüber den verschiedensten Reizen. Nicht der als positiv sich erweisende *Reiz*, sondern die durch die Belohnung vollständige Auslösung, der befriedigende *Ablauf* der ganzen Reaktionskette der Fanghandlung scheint die Aufmerksamkeit zu heben. Es scheint sich demnach weniger um einen Dressurerfolg auf bestimmte Reize zu handeln als vielmehr um eine langanhaltende Reaktionsbereitschaft (Wachsamkeit) gegenüber taktilen „Neureizen“ schlechthin, d. h. gegenüber qualitativ merklich veränderten und deshalb für den Augenblick wieder neuen Erschütterungsreizen jeder Art. Diese erhöhen augenblicklich die Aufmerksamkeit und senken gleichsam die Reaktionsschwelle.

Auch die anhaltende Reaktionsbereitschaft im Verteidigungsbereich ist in diesem Zusammenhang aufschlußreich. Bei Adressur eines Reizes wäre nicht ohne weiteres einzusehen, warum dieser im Verteidigungsbereich wieder eine besondere Bedeutung erlangen und anschließend auch im Fangbereich behalten sollte. Auch hier ist es wiederum kein besonderer, mit Assoziationen verbundener Reiz, sondern gemeinhin jeder in den Verteidigungsbereich „eindringende“, der die Wachsamkeit und Reaktionsbereitschaft erhöht. Die Annahme, daß dieser die Bedeutung eines Feindes erhält, der dann, sobald er sprungweise zurückweicht, auch in die Außenbereiche des Netzes verfolgt wird, ist für die Deutung des Verhaltens der Spinne vielleicht gar nicht notwendig. Es könnte lediglich die Folge einer Art Schwellensenkung sein, daß derselbe Reiz anschließend auch im Fangbereich wieder den Angriff auslöst. Auch in diesem ruft ein Erschütterungsreiz, wenn er plötzlich in bedrohliche Nähe rückt, dieselben Reaktionen wie im gesamten Verteidigungsbereich hervor. Dieses Verhalten wird man sich immer dann zu Nutze machen, wenn man ein Versuchstier an eine bestimmte Netzstelle locken will. Läßt sich die Spinne auch auf kürzeste Entfernung nicht mehr mit Nadelzupfen, das von ihr wegführt, heranlocken, dann spricht sie doch sofort an, wenn man die Nadel zu ihr hinbewegt, und folgt anschließend wieder der von ihr wegzupfenden Nadel. Dieses Hinbewegen der Nadel wird (auch von geblendeten Tieren) eindeutig

als plötzliche Annäherung perzipiert. Erfolgt es genügend dicht vor ihr, hebt sie beide Vorderbeine zur Abwehr. Die Bereitschaft zur Verteidigung unterliegt offensichtlich denselben Gesetzmäßigkeiten wie die Flucht. Diese zeichnet sich nach den Untersuchungen von PRECHT (1952) und DREES (1952) durch niedrige Schwelle und geringe Ermüdbarkeit aus. Auch Springspinnen bringen allen Reizen, die ihnen bedrohlich nahe kommen, eine anhaltende Aufmerksamkeit entgegen und bekunden diese, da sie vorwiegend optisch orientiert sind, durch fortgesetzte Einstellreaktionen auf optische Reize. Bei Springspinnen-♂♂ ist nicht nur die Zuwendung, sondern bezeichnenderweise auch das Vorderbeinwinken bei der Balz nur sehr schwer ermüdbar (DREES 1952, S. 195). Dieser Schlüsselreiz, der die weibliche Beutefanghandlung hemmt, leitet sich wahrscheinlich von einer Abwehrreaktion her.

Ich bin deshalb der Ansicht, daß wir es bei den hier besprochenen Phänomenen im wesentlichen mit einer *reizspezifischen Ermüdung* zu tun haben, jener „besonderen Art von Ermüdung“, die schon oben zitierten Autoren (vgl. PRECHT) aufgefallen war und der erst in allerjüngster Zeit bei verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Vertretern anderer Tiergruppen besondere Beachtung geschenkt worden ist (vgl. KUENZER 1958 und die dort zitierten Arbeiten). Inwieweit hierbei in diese einfacheren Mechanismen noch kompliziertere Merk vorgänge von vielleicht nur sehr kurzer Dauer unterstützend eingreifen, läßt sich noch nicht sagen.

Zweifelhaft ist ferner, ob bei Änderung des Reizortes tatsächlich die Richtung als solche oder wiederum lediglich die damit unter Umständen verbundene Änderung der Reizqualität auf die Spinne erneut reaktionsauslösend wirkt. Infolge der Anheftungspunkte und des Überspinnens von Pflanzenteilen sind die Schwingungsverhältnisse einer Netzdecke bereichsweise verschieden; deshalb kann derselbe Erschütterungsreiz, der an verschiedenen Netzstellen erzeugt wird, sowohl hinsichtlich seiner Intensität als auch seiner Qualität, insbesondere seines Frequenzspektrums, verschieden bei der Spinne ankommen. Folglich könnte sie ihn lediglich als andersartigen Reiz, nicht als den gleichen aus anderer Richtung wahrnehmen. In diesem Falle wäre auch das Richtungsproblem noch mit reizspezifischer Ermüdung erklärbar; doch ist eine nennenswerte qualitative Veränderung schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Versuchstiere sehr häufig auf denselben Reiz in zwei Richtungen, aber nicht mehr in einer dritten oder vierten reagieren. Weit wichtiger als etwaige Qualitätsunterschiede könnte der veränderte Einfallswinkel des Reizes und damit doch seine Richtung sein. Beim Zurückgehen in die Röhre wechselt das Tier häufig die Körperrichtung. Einmal ist die rechte, einmal die linke Körperseite der Reizquelle zugekehrt. Zwischen der Reaktionssperre gegenüber dem einen Reiz

und einer erneuten Reaktion auf einen anderen aber bleibt das Tier in der Regel ruhig sitzen. Wird nun der Reizort gewechselt, dann trifft derselbe Reiz infolge seines veränderten Einfallswinkels andere Beine und deren Tangorezeptoren früher und — wegen des rapiden Dekrements — auch stärker als vorher. Diese veränderte Situation der Reizaufnahme ist hierbei vielleicht das Ausschlaggebende und wieder Neuartige dieser Reizwahrnehmung.

Solche Erklärungsversuche werden indessen der Tatsache nicht gerecht, daß die Spinnenmütter nach dem Erscheinen ihrer Jungen eine derartige richtungsbezogene Reaktionsminderung bis -sperrung dauernd gegenüber der Kinderstube und vorübergehend gegenüber den wechselnden Ablageorten der Beute an den Tag legen, obwohl sie ihre Stellung zu diesen Orten oftmals ändern. Dieses Verhalten läßt sich meines Erachtens nur mit einem Ortsgedächtnis befriedigend erklären, das nicht zu bezweifeln ist, da es auch bei der Orientierung im Netz und bei der Suche nach entwendeter Beute eine Rolle spielt.

VIII. Gewöhnung an Erschütterungsreize

Im Rahmen dieser Versuchsreihe prüfte ich ferner, ob es diesen Spinnen möglich ist, sich an bestimmte stärkere Erschütterungsreize, die anfangs ihre Fanghandlung ausgelöst haben und die dann dauernd auf sie einwirken, so zu gewöhnen, daß sie schließlich auf andersartige Erschütterungsreize, die zusätzlich geboten werden, wieder ansprechen.

Als Versuchstiere wählte ich vier ♀♀ aus, die Junge hatten, und die, wie eine Prüfung durch Nadelzupfen ergab, zu Beginn des Versuchs die hierfür notwendige Reaktionsbereitschaft besaßen. Keines hatte eine Fastenzeit von mehr als 3 Tagen hinter sich. Jedem schickte ich der Reihe nach am Rande seines Tapetums, 6—8 cm von seinem Lauerposten entfernt, die Frequenz von 70 Hz mit der an den Netzfäden neben der Vibrationsnadelspitze gemessenen Amplitude von 1,45 mm als *Dauervibration* ins Netz. Die Amplitudenweite war so gewählt, daß sie der Erschütterungsintensität, die ein Mehlkäfer auf dem Netz erzeugt, ungefähr gleichkam. In unregelmäßigen Zeitabständen prüfte ich dann durch Nadelzupfen und durch Einsetzen verschiedenartiger lebender Beutetiere, wann und wie die Versuchstiere auf zusätzliche Netzerschütterungen wieder ansprachen. Das Endergebnis überraschte: Jedes reagierte, wenngleich nach sehr verschieden langer Zeit, auf zusätzliche Netzerschütterungen, zwei von ihnen griffen lebende Beutetiere in Richtung zur Vibrationsnadel an, die beiden anderen wenigstens in anderer Richtung, aber immerhin nur 2—3 cm von der Vibrationsquelle entfernt. Die kürzeste Zeitspanne zwischen Einschalten der Dauervibration und Angriff auf ein Beutetier betrug 45 min. Nach dieser Zeit griff ♀ Nr. 92 einen 7,5 cm von ihm entfernten Mehlkäfer

an, der dicht vor die Vibrationsnadel gesetzt worden war. Als längste Zeit brauchte ♀ Nr. 80 zur gleichen Leistung rund 7 Std (einschließlich 1 Std Pause, nach der aber die Reaktionssperre gegenüber dem Vibrationsreiz nicht aufgehoben war). Die beiden anderen ♀♀ benötigten dazu 2 und 4 Std. Im einzelnen sei hier noch ergänzt, daß alle ♀♀ sogleich nach Einschaltung der Vibration die Nadel angriffen und mehrmals auf das Metall bissen, ehe sie davon abließen und wenigstens einige Minuten lang eine völlige Reaktionssperre gegenüber Erschütterungsreizen zeigten. ♀ Nr. 80 wiederholte seinen Angriff sogar neunmal kurz hintereinander; jedesmal, wenn es kräftig auf die Vibrationsnadel biß, wurde deren Schwingung stärker und hörbar gedämpft, und jedesmal, wenn es losließ, um sich seinem Schlupfwinkel zuzuwenden, schwang die Nadel wieder frei mit verstärkten Amplituden, worauf die Spinne erneut zum Angriff überging, bis sie nach neunmaligem Versuch endlich „belehrt“ war und 2 Std lang überhaupt nicht mehr reagierte. Dann ließ sie sich aber durch zusätzliches Nadelzupfen wieder in Richtung zur Vibrationsquelle locken, und sobald mit einigen Schritten der „Reibungswiderstand“ überwunden war, stürzte sie abermals auf die Vibrationsnadel los und biß einmal auf sie. Dann folgte sie dem Nadelzupfen in Richtung zur Vibrationsquelle nicht mehr, wohl aber in anderer Richtung, bis sie schließlich auf Nadelzupfen überhaupt nicht mehr ansprach. Nach 45 min aber wandte sie sich einer Ameise (*Myrmica*) zu, die in halber Entfernung (etwa 4 cm) zwischen Spinne und Vibrationsort aufs Netz gesetzt worden war, näherte sich ihr ein kurzes Stück und kehrte dann wieder um. In anderer Richtung wurde dieselbe Ameise im gleichen Abstand sofort angegriffen, aber nicht gebissen, sondern nur abgetastet. Erwähnenswert ist noch das Verhalten von ♀ Nr. 92: Schon 3 min nach der ersten negativen Erfahrung beim Biß auf die eingeschaltete Vibrationsnadel ließ es sich durch Nadelzupfen bis 2 cm vor die Vibrationsquelle locken und griff dann erneut die Vibrationsnadel an. Dieser Angriff war viel heftiger als der erste; das Tier kaute dabei am Draht eine Strecke von 3 cm entlang. Nach weiteren 10 min war es durch Nadelzupfen nicht mehr in Richtung zur Vibrationsquelle, wohl aber in seitlicher Richtung davon zu locken. Auf diesem Wege mußte es wegen der Lage der Röhrenmündung zuerst ein kurzes Wegstück in Richtung zur Vibrationsquelle zurücklegen. Es verließ dann diese Richtung, um sich der seitlich zupfenden Nadel zuzuwenden, die es eigentlich herausgelockt hatte. Aber schon nach wenigen Schritten übte die Vibration die stärkere Wirkung aus, und es stürzte abermals dorthin, um ein paarmal kräftig auf den vibrierenden Draht zu beißen.

Die wenigen Einzelbeobachtungen, auf die ich mich hier beschränken möchte, zeigen, daß wir bei diesen Versuchen im Prinzip denselben Reaktionen begegnen, die im vorhergehenden Abschnitt ausführlich

dargestellt worden sind. Ob ein Reiz pausenlos oder mit öfterer Wiederholung geboten wird, scheint in bezug auf den Eintritt der Reaktionssperre nicht einmal mit nennenswerten Zeitunterschieden verbunden zu sein. Diese Versuche, deren Zahl mit Rücksicht auf schonende Behandlung des entliehenen Tongenerators sehr beschränkt bleiben mußte, beweisen, daß sich diese Spinnen schon in verhältnismäßig kurzer Zeit so an einen Dauerreiz gewöhnen können, daß es ihnen möglich ist, auf zusätzliche Netzerschütterungen anderer Qualität wieder normal zu reagieren. Wie sich zeigte und wie nach Kenntnis der im vorhergehenden Abschnitt mitgeteilten Befunde zu erwarten war, ist es weit schwieriger und bedarf es längerer Gewöhnungszeit, die Tiere mit zusätzlichen Erschütterungsreizen in Richtung zur Dauervibration als an benachbarte Netzstellen zu locken. Gerade das Umgekehrte wäre hier verständlicher! Wird nämlich in derselben Richtung, aus der die Spinne die Dauervibration erreicht, noch ein zusätzlicher Reiz geboten, dann müßten sich doch beide Reize zu einer komplexen Erschütterungsqualität ergänzen, die auf die Spinne eine erhöhte Reizwirkung ausüben sollte. Das ist aber nicht der Fall. Das Versuchstier wendet sich vielmehr weit eher einem zusätzlichen Reiz aus anderer Richtung zu und weiß dessen Herkunftsort auch richtig zu orten, obwohl die benachbarte Dauervibration es stark ablenken könnte. Bei den Angriffen dieser Versuchstiere auf lebende Käfer, die sich in unmittelbarer Nähe der Vibrationsquelle bewegt haben, machte ich jedesmal folgende interessante Beobachtung: Die Käfer wurden nach schneller, zielsicherer Annäherung von den Spinnen ganz normal mit den Vorderbeinen gefaßt und kurz gebissen. Aber diesem kurzen Biß folgte eine Reihe weiterer an verschiedenen Körperstellen; der entscheidende lange Biß blieb aus. Immer wieder wichen die Spinnen ein Stück zurück, standen mit fangbereit erhobenen Vorderbeinen vor der strampelnden Beute, faßten erneut zu und bissen kurz, um schließlich ganz abzulassen oder auf halbem Wege zum Schlupfwinkel abermals umzukehren und zu versuchen, den Lähmungsbiß anzubringen. Dieser gelang erst in genügendem Abstand (mindestens 4 cm) vom Vibrationsort. Ich glaube dieses Verhalten so erklären zu können: Durch Gewöhnung an die Dauervibration ist es der Spinne nach einiger Zeit möglich, zusätzliche Netzerschütterungen aus dem Gesamt-Tasteindruck isoliert wahrzunehmen und als typischen Lauf eines Beutetieres zu erkennen. Daraufhin erfolgt die Annäherung. Sobald aber das Beutetier gefaßt und kurz gebissen wird, werden die für diesen Abschnitt der Fanghandlung charakteristischen und orientierenden Tasteindrücke durch die starken Schwingungen der nahen Vibrationsquelle überlagert; die Tasteindrücke und mit ihnen das Beuteobjekt sind deshalb atypisch. Weder der Geruch noch der Geschmack, noch die Oberflächenbeschaffenheit der

Beute sind verändert, nur ihre charakteristische Bewegungsweise. Und diese ist nur um die Vibration verändert, an die sich die Spinne eigentlich gewöhnt hatte; aber in dieser Reaktionsphase schafft die Vibration eine ungewohnte Situation. Sobald die Spinne von der Beute abgelassen hat, kann sie Käferbewegungen und Vibration wieder „trennen“ und wendet sich erneut der Beute zu, um aber bei Berührung derselben sofort wieder unsicher zu werden. Das Unvermögen, hier den tödlichen Biß anzubringen, läßt darauf schließen, daß die kurzen Bisse, die bei dieser Spinnenart dem langen Biß fast immer vorausgehen, ausgesprochene *Orientierungsbisse* sind (vgl. TRETZEL 1961, S. 703).

IX. Die Reaktionsschwelle gegenüber Erschütterungsreizen

Die enormen Tastsinnesleistungen der Spinnen sind seit altersher bekannt. Schon NOBLESVILLE (1756) nannte in seiner „Histoire naturelle des animaux“ die Spinne unter den fünf Tieren, die den Menschen an Sinnesleistung übertreffen: „le Sanglier (Wildschwein) nous surpasse par l'ouïe, le Lynx (Luchs) par la vue, le Singe (Affe) par le goût, le Vautour (Geier) par l'odorat & l'Araignée (Spinne) par le toucher“ (S. 248). Die zahlreichen Beobachtungen drängen die Frage nach der erforderlichen Schwellenhöhe von Tastsinneseindrücken auf. Über die Erschütterungsempfindlichkeit der Spinnen allgemein liegen bisher nur die Messungen von LIESENFELD (1956) an der Radnetzspinne *Zygiella* vor, die unten vergleichsweise noch angeführt werden. Jeder Beitrag zu dieser Frage wird deshalb willkommen sein, auch wenn er, wie im vorliegenden Falle, nur als Nebenergebnis meiner Untersuchungen zu werten ist und statt exakter Meßergebnisse nur Anhaltspunkte liefern kann.

Wir müssen bekanntlich zwischen Reizschwelle und Reaktionsschwelle unterscheiden. Jene liegt niedriger als diese. Die Überschreitung der ersteren läßt sich aus dem Verhalten der Tiere kaum erkennen, weil die geringe Intensität der wahrgenommenen Reize noch keine eindeutige Reaktion herbeiführt. Mit den ersten Reaktionen aber — sei es in Form von Zucken, Intentionstrippeln, Zu- oder Abwendung — ist, strenggenommen, bereits die Reaktionsschwelle erreicht. Zwischen den ersten Anzeichen einer Reizbeantwortung, der Auslösung von Teilhandlungen und der eines vollen Angriffes auf die Reizquelle liegen bezüglich der erforderlichen Reizintensität erhebliche Differenzen. Über die Höhe der *Reizschwelle* ließen sich mit meinen einfachen Methoden keinerlei Anhaltspunkte gewinnen. Sie liegt vielleicht um einige Zehnerpotenzen niedriger. Zu ihrer Bestimmung sind elektrophysiologische Untersuchungen notwendig. Aber auch einer Bestimmung der *Reaktionsschwelle* (sogar der „Angriffsschwelle“) war aus meßtechnischen Gründen leider sehr bald eine Grenze gesetzt. Es zeigte sich nämlich, daß er-

wachsene ♀♀ von *Coelotes* noch auf Fadenauslenkungen reagieren, die selbst bei 150facher (in besonders günstigen Fällen sogar in 270facher) mikroskopischer Vergrößerung so wenig sichtbar waren, daß sich an den Netzfäden, an denen ich solche Erschütterungen zu messen versuchte, keinerlei Unschärfe zeigte.

Methodisch wurde bei den Messungen in folgender, einfacher Weise vorgegangen. An einem Mikroskop geeigneter Bauart wurde der Objektisch abgenommen und der Stativfuß zu einer Plattform erweitert, die das Aufsetzen ganzer Spinnenkäfige und, nach entsprechender Senkung des Mikroskoptubus, eine mikroskopische Kontrolle bestimmter Netzstellen erlaubte. War beispielsweise die Bestimmung des Dekrements einer Schwingung beabsichtigt, wurden nach Unterteilung einer geeigneten Netzstrecke alle Punkte mit Farbstoff markiert. Am Beginn dieser Strecke, also bei Punkt 0 der Abb. 12, wurde sodann eine dem Tongenerator entnommene und in beliebigem Grad verstärkte Frequenz ins Netz geschickt. Dies erfolgte wie alle derartigen Frequenzsendungen stets über den präparierten Lautsprecher, jedoch auf verschiedenen, bereits auf S. 401 genannten Übertragungswegen. Bei der Messung der bei Punkt 0 ins Netz geschickten Initialamplitude wurde der Wert ermittelt, den das Übertragungselement nach An- bzw. Einsatz ins Netz erreicht hat, weil natürlich der Netzkontakt selbst schon eine Schwingungsdämpfung bewirkt. Anschließend wurden dann diejenigen Amplituden ermittelt, auf welche die Initialschwingung in bestimmter Entfernung vom Ursprungsort abgesunken war. Die Schwingungsamplituden wurden in der Regel an den Netzfäden selbst gemessen, wozu jeweils auf Einzelfäden, die quer zur Vibrationsquelle verliefen und im mikroskopischen Bild gut zu überblicken waren, scharf eingestellt worden war. Im Bedarfsfalle wurde die Beobachtung dieser Fäden noch durch winzige Farbmarkierung erleichtert. Mit Einsetzen der Vibration dehnte sich der schwingende Faden zu einem (je nach Amplitudengröße) mehr oder minder breiten, hellen Band auseinander, dessen Breite sich mit dem Mikrometerokular messen ließ und jeweils die Doppelamplitude ergab. Vergleichsweise habe ich die Messungen auch an möglichst schmalen, in das Deckengewebe hineingeschobenen und dort angeklebten Papierfasern vorgenommen, insbesondere bei sehr dichtem, feinmaschigem Gewebe, bei dem die Anpeilung von Einzelfäden sehr erschwert ist. Zur Beibehaltung des ursprünglichen Verstärkungsgrades wurde, da an jedem Meßpunkt zur Neueinstellung auf einen Faden eine Abschaltung der Schwingung unumgänglich war, nicht der Verstärker gedrosselt, sondern nur der Schwingspulenanschluß unterbrochen. Trotzdem gestalteten sich die Messungen sehr zeitraubend; denn es war erforderlich, die Meßstrecke in wechselnder Richtung mehrfach durchzumessen und die gewonnenen Werte zu mitteln, weil laufende Schwankungen in der Netzspannung zu Intensitätsunterschieden während der Messungen führten.

Da das Spinnennetz aus elastischen Fäden besteht, ist sowohl mit Transversal- als auch mit Longitudinalschwingungen zu rechnen. Meine Messungen dürften sich in der Hauptsache auf die Transversalkomponente beziehen. Die meßtechnische Grenze wurde nun dadurch allzu früh gezogen, daß sich mit zunehmendem Vergrößerungsmaßstab der Objektive ihr Arbeitsabstand verringert. Die Messung kleinster Schwingungen von Netzfäden macht Objektive erforderlich, die wegen ihres geringen Arbeitsabstandes die an der Oberfläche keineswegs plane Netzdecke berühren und dadurch eine unzulässige Dämpfung bewirken. Die

Freilegung einzelner Netzfäden durch Beseitigung umliegender hätte zwar einerseits die Verwendung stärkerer Objekte erlaubt, andererseits aber zu einer völligen Veränderung der natürlichen Schwingungsverhältnisse geführt. Ich zweifle nicht an Mitteln und Wegen zur Messung kleinerer Werte, doch war diese Untersuchung kein Hauptpunkt meiner Fragestellung¹.

In Abb. 12 ist der Dämpfungsverlauf sinusförmiger Schwingungen in zwei *Coelotes*-Netzen dargestellt. Punkt 0 der Abszisse gibt die

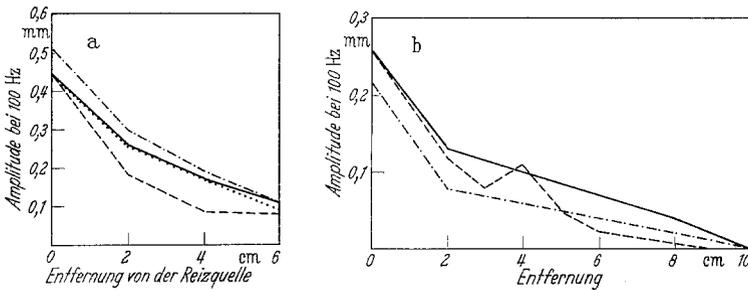


Abb. 12 a u. b. Dämpfungsverlauf sinusförmiger Schwingungen in feinmaschigem (a) und grobmaschigem (b) Fangtapetum. Die Initialamplitude wurde jeweils bei Punkt 0 ins Netz geschickt.

- a ——— Netz ohne Spinne.
 } ♀ sitzt am Röhreneingang und hat die Vordertarsen
 - - - - } an der 6 cm-Marke (verschiedene Amplituden);
 - - - - } ♀ sitzt zwischen den Marken 0 und 2.
- b ——— } Netz ohne Spinne (verschiedene Amplituden);
 - - - - }
 - - - - } ♀ sitzt zwischen den Marken 6 und 8 und hat seine Vordertarsen bei 6

Initialamplitude an, die mit einer bestimmten Weite und mit der Frequenz 100 Hz ins Tapetum geschickt und deren Verringerung durch die Netzdämpfung in Abständen von 2, 4, 6 cm usw. von der Reizquelle gemessen wurde. Bei Abb. 12a handelte es sich um ein sehr dichtes, feinmaschiges Tapetum, das nach 6 cm in die Wohnröhre übergang. In Abb. 12b sind die Schwingungsverhältnisse in einem großen, grobmaschigen und weitgehend freischwingenden Tapetum über eine Netzstrecke von 10 cm wiedergegeben, an deren Ende das Tapetum an der Käfigwand befestigt war. Bei a fiel die Initialamplitude von 0,44 mm über die Netzstrecke von 6 cm auf 0,11 mm, also auf 25% des Ausgangswertes ab. Eine etwas weitere Initialamplitude wurde relativ stärker

¹ Aus demselben Grunde habe ich auch darauf verzichtet, zur Bestimmung der höchsten wahrnehmbaren Frequenzen diese durch Kraftverstärker und Speziallautsprecher gesondert zu verstärken; denn für die Reproduktion von Lauferschütterungen — meine eigentliche Fragestellung — konnte der mit meinen Apparaten erreichbare Verstärkungsgrad gar nicht voll ausgenützt werden. Dies hätte zu einer Übersteuerung tiefer Frequenzen und zur Netzbeschädigung geführt.

gedämpft; sie kam mit dem gleichen Wert am Röhreneingang an, verringerte sich aber auf 21,5%. Auch im freischwingenden und grobmaschigen Netz (b) betrug die in 6 cm Entfernung ankommende Amplitude nur noch 18 bzw. 27%, wovon sich der höhere Wert auf die weitere Initialamplitude bezieht. Nach insgesamt 8 cm Netzstrecke ließen sich hier noch 11,8 bzw. 13,5% der Ausgangsintensität messen.

Die Messungen ergaben, daß die Initialamplitude schon im Verlaufe der ersten 2 cm Netzstrecke um rund 50% (um 41—64%), im Verlaufe der nächsten 4 cm aber nur noch um 16—25% gedämpft wird. Bei Netztyp a hatte es auf den Dämpfungsgrad nur wenig Einfluß, ob der Röhreneingang noch zusätzlich durch die Spinne belastet war oder

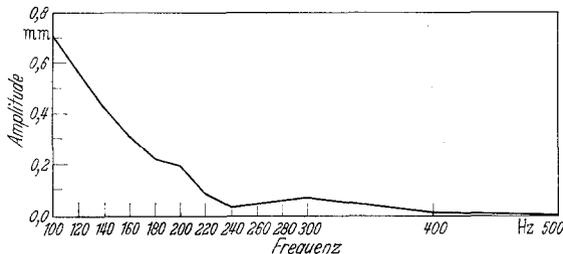


Abb. 13. Verringerung der Amplituden mit steigender Frequenz bei gleichbleibender Aussteuerung (an der Spitze der Vibrationsnadel gemessen)

nicht; denn die Röhrenmündung war durch zahlreiche Verstreben (Gerüstfäden) mit der Umgebung und dem festen Untergrund weitgehend stabilisiert. Ohne Spinne sank hier die Amplitude auf 25% ab, mit Spinne auf 20,5%. Anders beim großflächigen Tapetum b. Setzte man hier den Spinnenkörper im Abstand zwischen 6 und 8 cm von der Vibrationsquelle so aufs Netz, daß die Vordertarsen (wie bei a) auf der 6 cm-Marke lagen, so verringerte sich die Amplitude auf 10%; doch machte sich vor der Spinne nach vorherigem starkem Abfall nochmals eine Amplitudensteigerung bemerkbar. Wurde die Spinne nun der Vibrationsquelle genähert und in den Entfernungsbereich zwischen 0 und 2 cm gesetzt, so war die Dämpfung vor allem dicht hinter der Spinne stark. Die Amplitude verringerte sich nach 2 cm auf 43,2% (ohne Spinne auf 59,1%), nach 4 cm auf 20,5% (38,5%). Etwaige Unterschiede im Schwingungsverlauf verschiedener Frequenzen bei gleicher Initialamplitude wurden nicht geprüft.

Abb. 13 zeigt, in welchem Grade die erzeugte Schwingungsamplitude bei gleichbleibender Verstärkung mit steigender Frequenz ständig abnahm. Die dieser Kurve zugrunde liegenden Werte sind an der Spitze der freischwingenden (nicht im Netz eingehakten) Vibrationsnadel gemessen und lassen nebenbei den Frequenzgang der verwendeten Anlage

in diesem Bereich verfolgen. Dieser verlief keineswegs wünschenswert linear. Man erkennt im Bereich um 240 Hz eine erhebliche Dämpfung, bei 300 Hz jedoch eine Resonanzstelle; ebenso zeigt sich eine beträchtliche Anhebung um 100 Hz, die im Bereich tieferer Frequenzen wieder absank. Betrug die Amplitude bei 100 Hz — dem gewählten Verstärkungsgrad entsprechend — 0,7 mm, so verringerte sie sich bei 200 Hz auf 0,19, bei 400 Hz auf nur 0,01 mm. Diese Amplituden kamen in weitgehend freischwingendem Netztapetum über eine Netzstrecke von 8 cm mit Werten von 0,017, 0,005 bzw. 0,003 mm an. Das ist (abgerundet) der 40., 35. bzw. 3. Teil der Ausgangsintensität. Die Amplituden der Frequenzen zwischen 500 und 700 Hz ließen sich schon an der freischwingenden Vibrationsnadel mikroskopisch kaum mehr wahrnehmen, und ab 700 Hz schien die Nadelspitze ruhig zu stehen. Konnte von dieser Frequenz an aufwärts schon die Initialamplitude nicht mehr gemessen werden, so ließ sich natürlich erst recht nicht die Schwingungsintensität ermitteln, die bei der Spinne ankam. Wie niedrig aber die Reaktionsschwelle liegt, läßt sich daraus ermessen, daß bei Versuchstieren mit stark erhöhter Handlungsbereitschaft noch Reaktionen auf Frequenzen von 6—10 kHz bei gleichem Verstärkungsgrad, jedoch geringerem Abstand von der Reizquelle festgestellt werden konnten.

Die höchste Frequenz, auf die bei adulten ♀♀ eine eindeutige Reaktion festgestellt werden konnte, betrug 10 kHz. Diese Feststellung wurde, soweit überhaupt notiert, wenigstens 14mal gemacht. Dabei reagierten verschiedene Versuchstiere nicht nur mit Intentionstrippeln, sondern auch mit Zuwendung oder sogar mit einer Annäherung um 1—2 cm bei einem Abstand von wenigstens 5 cm von der Reizquelle, wobei das Potentiometer zum Teil nicht weiter ausgelegt war als bei den der Abb. 13 zugrunde liegenden Werten. Über 10 kHz wurde auch bei maximaler Aussteuerung der verwendeten Verstärker (4 bzw. 8 Watt) seltsamerweise niemals irgendeine eindeutig auf den Vibrationsreiz bezogene Reaktion beobachtet. Höhere Frequenzen wurden aber nachweislich erzeugt und vom Lautsprecher hörbar abgestrahlt. Trotzdem muß ich die Frage, ob die Wahrnehmungsgrenze dieser Tiere bei 10 kHz liegt, offenlassen. Als Ursache gelegentlicher Reaktionen auf Frequenzen über 10 kHz ließen sich in jedem Falle Schaltstöße oder dergleichen nachweisen. Auch ein wiederholtes, höchst überraschendes Ansprechen auf 19—20 kHz, der oberen Leistungsgrenze des Tongenerators, fand eine Erklärung darin, daß bei der Erzeugung dieser Frequenz ein tieferer Interferenzton entstand.

Diese Frequenzprüfung fand gewöhnlich in der Weise statt, daß bei gleichbleibender (versuchsweise auch bei verstärkter) Aussteuerung mit höchsten Frequenzen begonnen und die Frequenzhöhe dann so lange kontinuierlich erniedrigt wurde, bis das Versuchstier reagierte. Zur

besonderen Prüfung des Ansprechens auf eine bestimmte Frequenzhöhe wurde durch geringfügige Unter- und Überschreitung dieser Frequenz ein jaulender Ton erzeugt. Zur Veranschaulichung von Frequenzfolge und Reizbeantwortung gebe ich hier ein Protokoll wieder:

8. 2. 57. ♀ 45 (mit Jungen) in der Wohnröhre. Schickte Vibration von 10 kHz in 7 cm Abstand vom Vt (= Versuchstier) ins Netztapetum (Aussteuerungsgrad gleich den Werten in Abb. 13): o. R. (= ohne Reaktion). Senke Frequenz bei gleichbleibender Aussteuerung langsam und kontinuierlich über 9, 8, 7 kHz usw. Erst bei 200 Hz spontaner, blitzschneller Angriff mit Biß in Vibrationsnadel. Diese stillgelegt. Vt geht, bleibt aber am Röhreneingang in 5 cm Abstand von der Vibrationsnadel sitzen, dieser zugewandt. Beginne bei gleicher Aussteuerung mit 12 kHz: o. R. Senke langsam bis 10 kHz: hier sofortige Annäherung bis auf 2,5 cm, bleibt lauernd sitzen; drehe Potentiometer zurück. 5 min Pause. Vt zieht sich tief in Wohnröhre zurück, Abstand 8 cm. Dann Wiederholung der Vibration: 10 kHz: o. R. Verstärkung dieser Frequenz um rund ein Viertel: sofortige Annäherung bis zur Röhrenmündung. Ablendung der Vibration. Vt zieht sich wieder auf 8 cm Abstand zurück, sitzt abgewandt. Aufblendung und Aussteuerung wie anfangs: 10 kHz: o. R. Senke kontinuierlich bis 8 kHz: Zuwendung und Annäherung um 1 cm. Erhöhe sofort auf 10 kHz: o. R., senke wieder auf 8 kHz: kurze unruhige Ortsbewegung auf einer Strecke von 1 cm vor und zurück. Senke bis 7 kHz: Vt nähert sich bis zur Röhrenmündung. Senke sehr langsam bis 5 kHz: Vt verändert Körperhaltung: duckt sich wie zum Sprung. Erhöhe auf 10 kHz: o. R.; senke bis 7 kHz: Vt trippelt; senke weiter langsam und gleichmäßig: erst bei 400 Hz blitzschneller Angriff, bei dessen ersten Schritten Vibrationsnadel sofort ruhiggestellt wird. Trotzdem ortet Vt Reizort richtig, betastet Nadel, läuft dann daran vorbei bis zum Rand der offenen Käfigseite, tastet mit Vorderbeinen in die Luft, geht zur Netzmitte zurück, sucht nach 5, 10, 20 sec wieder nach der Reizursache am Rande des Glases, begibt sich dann in die Röhre. Nach weiteren 10 min Ruhe werden die Jungen immer unruhiger und laufen schließlich in der Wohnröhre lebhaft herum. Nach 30 min Pause wieder Sendung von 10 kHz mit gleicher Intensität wie vorhin: o. R. Vt sitzt im Abstand von 8 cm abgewandt in der Wohnröhre. Senkung der Frequenz und Jaulen bei 8 und 7 kHz. Erst bei 5 kHz Umkehr des Vt. Nach weiterer Senkung erfolgt Angriff bei 600 Hz. Vt wieder in Röhre gelockt. Nach 3 min Pause Wiederholung der Senkung von 10 kHz an abwärts, dabei zwischen je 1 kHz gejault; o. R. Dann bei 750 Hz plötzlicher Angriff und Biß in Vibrationsnadel. Vt zurückgelockt. Nach 45 sec Wiederholung derselben Frequenzfolge: Angriff ohne vorherige Reaktion jetzt erst bei 140 Hz. Vt sofort durch Nadelzupfen auf 8 cm Abstand zurückgelockt und Wiederholung der Vibration in gleicher Folge: wiederum plötzlicher Angriff bei 140 Hz. Abermalige Wiederholung nach 5 min Pause: Vt nähert sich bei 5 kHz der Reizquelle bis auf 3,5 cm, greift aber ebenfalls erst bei 140 Hz an und beißt anhaltend in die Vibrationsnadel, worauf sie längere Zeit nur noch auf Nadelzupfen reagiert.

Bei diesen Versuchen ließ sich, was auch aus dem wiedergegebenen Protokoll zu ersehen ist, eine wohl weitgehende Frequenzunabhängigkeit bei sinusförmigen Schwingungen erkennen. Reaktionsbestimmend ist die Amplitude. So reagierte in obigem Beispiel das Versuchstier nach Überwindung der „Anfangsreibung“ aus einer Entfernung von 5 cm von der Reizquelle auf 10 kHz, 8 cm entfernt aber nur auf 8 kHz; mit allmählicher Abnahme der Reaktionsbereitschaft wurden erst die

Frequenzen 8, dann 5 kHz und schließlich nur noch 140 Hz beantwortet. Die mehrfache Auslösewirkung dieser Frequenz erklärt sich allgemein aus den in diesem Bereich durch die Baßanhebung ohnedies verstärkten Amplituden und insbesondere aus einer um 140 Hz liegenden Resonanzstelle, die gelegentlich den Ausschlag gegeben haben mochte. In keinem Falle wurde von einem vorher ungestörten ♀ zu Beginn einer Versuchsserie eine höhere Frequenz als etwa 250 Hz sofort beantwortet. Dazu mußte die Reaktionsschwelle durch Erzeugung stärkerer Amplituden in jedem Falle erst gesenkt, also die sog. „Anfangsreibung“ durch erhöhte Reizintensität überwunden werden. Dazu genügte vielfach schon ein etwas unvorsichtiges Einhaken bzw. Ansetzen der Vibrationsnadel. Da Amplitudenweite und Frequenzhöhe zueinander in umgekehrt proportionalem Verhältnis stehen — einen gleichbleibenden Verstärkungsgrad natürlich vorausgesetzt — ist die Schwellenerniedrigung bei den Versuchstieren ganz einfach aus ihrer Reaktion auf steigend höhere Frequenzen zu ersehen. Dies zeigt die folgende Versuchsreihe sehr schön, mit deren Protokollwiedergabe auch die Fortsetzung obiger Versuche mit dem gleichen ♀ am darauffolgenden Tage mitgeteilt sei:

Vibrationsbeginn: 10 kHz (Aussteuerung wie am Vortag), langsame Frequenzsenkung mit wiederholtem Jaulen. Erste Reaktion des Vt aus 8 cm Entfernung bei 140 Hz mit spontanem Angriff. Biß durch rechtzeitige Stilllegung der Vibrationsnadel verhindert. Abgewartet, bis Vt von selbst auf den vorherigen Standort zurückgegangen war, dann sofortige Wiederholung der Vibration in gleicher Folge, nun Angriff bei 300 Hz ohne vorherige Reaktion. Wiederholung: Angriff bei 330 Hz, dann bei 700 Hz; dabei so blitzschneller Angriff, daß Biß in den vibrierenden Draht nicht zu verhindern war. Daraufhin Reaktionssperre gegenüber diesen Vibrationen. Mehrfache Sendung des Frequenzbereiches zwischen 10 kHz und 20 Hz ab- und aufsteigend bleibt unbeantwortet. Nun Wechsel des Reizortes: Vibrationsnadel 3 cm daneben, aber in gleicher Entfernung (8 cm) vom Lauerposten des Vt eingehakt. Beginn bei 10 kHz, kontinuierlich absteigend: Angriff bei 80 Hz. Kein Biß, aber Betasten der Nadel. Wieder Reaktionssperre. Änderung der Reizqualität: sende von Tonband mit gleicher Aussteuerung Käferlauf ins Netz: o. R.; verstärke diesen maximal: Zuwendung. Versuche es wieder mit 10 kHz absteigend: Vt greift bei 700 Hz an und beißt auf den Draht, obwohl er rechtzeitig stillgelegt. Daraufhin o. R. bei Vibrationen. Sende Lauferschütterungen verschiedener Beutetiere: o. R. Schicke daraufhin — dem Rundfunkteil des Tonbandgerätes direkt entnommen — Musik (Darbietung eines Streichquartetts) ins Netz: Vt trippelt alsbald und flieht bei etwas stärkerer Aussteuerung tief in die Wohnröhre, verläßt diese aber sogleich wieder, rennt „kopflös“ der Käfigwand entlang, bleibt aber im Käfig und setzt sich dann in 3 cm Entfernung von der weiterschwingenden Vibrationsnadel ruhig hin, als „lausche“ es. Zwei Junge rennen in der Wohnröhre aufgeregt hin und her. Bei anschließender Sendung sinusförmiger Schwingungen flieht das Vt bei 400 Hz in die Wohnröhre.

Die Reaktion auf Netzerschütterungen, die durch Musik- oder Sprachsendungen (über die Vibrationsnadel ins Netz geleitet) verursacht wurden, habe ich auch an mehreren anderen Individuen geprüft, jedoch nicht planmäßig, sondern mehr spaßeshalber dazwischengeblendet, wenn auch ich „vibrationsmüde“ geworden war. Diese Schwingungen wurden stets beantwortet, Musik jedoch in verschiedener

Weise: Ein Teil der Versuchstiere griff an, andere flohen, wobei zu bemerken ist, daß es sich um verschiedene Musikstücke handelt hat. Bei Streichquartettbesetzung kam dem Einsatz des Cellos wegen der Amplitudensteigerung eine besondere Bedeutung zu. Eine Reaktion von Versuchstieren auf Musik, die auf dem Luftwege übertragen wurde, habe ich bei vereinzelt Proben nicht bemerkt. So interessant diese Frage wegen mancher Literaturbemerkungen auch sein mag, so erschien mir die Konzentration auf biologisch näherliegende Fragen vorerst zweckmäßiger zu sein. Direkt ins Netz gesandte Sprache wurde von fünf ♀♀ mit sofortigem Angriff beantwortet.

Mit obiger Protokollwiedergabe wurde die Reaktion eines adulten ♀ auf die Vibration von 10 kHz aus einer Entfernung von 5 cm mitgeteilt, wobei der Verstärkungsgrad so bemessen war, daß bei 400 Hz eine Amplitude der freischwingenden Vibrationsnadel von 0,01 mm erzielt worden wäre. Diese Schwellenhöhe wurde gelegentlich noch von anderen Individuen erreicht, aber von keinem unterschritten. Auch lösten so hohe Frequenzen im Rahmen der angewandten Verstärkung in keinem Falle den vollständigen Angriff aus. Dazu waren in der Regel Frequenzen unter 1 kHz mit den ihnen entsprechenden Amplituden notwendig. Nur in einem Falle erfolgte bei vorgenanntem Verstärkungsgrad ein Angriff bei 6 kHz, jedoch aus der geringen Entfernung von nur 5 mm.

In methodisch gleicher Weise wurden auch die Amplituden der Netzerschütterungen gemessen, die ein auf dem Tapetum laufendes Beutetier erzeugt. Solche Ermittlungen waren schon deshalb notwendig, um bei der Wiedergabe von Tonbandaufnahmen die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals angleichen zu können. Ein im Netz strampelnder Mehlkäfer von 16 mm Körperlänge erzeugt beispielsweise — 3 cm von ihm entfernt an der Auslenkung der Netzfäden gemessen — folgende Amplituden: Die Amplitude der vorherrschenden Frequenzen liegt im Bereich von 0,03 mm. Um diese Strecke wird der angepeilte Netzfaden in fast pausenlos zitternder Bewegung ausgelenkt. Diese Zitterbewegung schlägt zwischendurch häufig bis 0,06, seltener bis 0,08 mm aus. Als maximale Amplituden wurden 0,14 mm festgestellt. Belastung und Entlastung des Netzes durch das Körpergewicht des aufgesetzten bzw. abgenommenen Käfers ergaben eine Dehnungsverschiebung des beobachteten Netzpunktes bis zu 0,29 mm.

Die maximalen Amplituden, die durch die Bewegungen der Netzeigentümerin (ein adultes ♀) selbst verursacht wurden, betragen — im Abstand von nur 1—2 cm von ihren Tarsen gemessen — bei langsamem Lauf 0,01—0,02 mm, bei plötzlichen, sprungartigen Bewegungen 0,03 bis 0,04 mm. Vergleichsweise sei hier auch erwähnt, daß Erschütterungen in der Größenordnung, wie sie eine erwachsene Spinne in ihrem Netz selbst verursacht, zumindest tagsüber fast pausenlos auf die Käfigtiere eingewirkt haben. So verursachten Schritte im Zimmer oder leichte Stöße an den Tisch Netzerschütterungen, die seitliche Fadenauslenkungen

bis zu 0,05 mm zur Folge hatten; auch Erschütterungen durch den Straßenverkehr haben Schwingungsamplituden bis zu 0,02 mm bewirkt. Aber daran gewöhnen sich die Tiere sehr bald. Im Freiland zeigen sie sich gegenüber Bodenerschütterungen, die durch die Annäherung eines Menschen an ihre Wohnröhre entstehen, sehr empfindlich. Hat man sich mit normalem Schritt genähert, so lassen sie sich durch Zupfen mit spitzen Gegenständen am Fangtrichter weit seltener aus der Wohnröhre locken, als wenn man sich vorsichtig angeschlichen hat.

Die Reaktionsschwelle der Versuchstiere gegenüber den durch Beutetiere verursachten Netzerschütterungen kann verständlicherweise nur indirekt ermittelt werden, indem die Reizsituation rekonstruiert wird. War aufgefallen, daß ein Versuchstier ein kleines Beuteobjekt aus ausnehmend großer Entfernung wahrgenommen und angegriffen hat, und erschien jede zusätzliche Auslösewirkung ausgeschlossen, wurde sowohl der ursprüngliche Standort der Spinne als auch der der Beute markiert, die Spinne aus dem Käfig genommen und nach Einstellung des Mikroskops auf einen Netzfaden am ursprünglichen Standort der Spinne dasselbe Beuteobjekt oder, wenn dieses getötet war, ein gleich großes Ersatzobjekt derselben Art an der alten Stelle wiederholt laufen gelassen. Bei der Messung wurde das Augenmerk auf die jeweils weitesten Amplituden gelenkt, die vom Beutetier durch ruckartige Bewegungen verursacht wurden, und vorsichtshalber nur deren Höchstwert notiert. Der *niedrigste Schwellenwert*, der auf diese Weise dank ausnehmend günstiger Verwendungsmöglichkeit eines starken Objektivs noch ermittelt werden konnte, betrug $9,6 \cdot 10^{-4}$ mm. Dabei konnte aber die Netzdämpfung durch die Spinne selbst nicht berücksichtigt werden, weil sonst der Wert unter die Meßgrenze gerückt worden wäre. Diese Erschütterungsintensität wurde von einem adulten ♀ der kleinen, rund 2,5 mm langen Linyphiide *Bolyphantes crucifer* im Abstand von 4 cm von ihrem Bewegungsort erzeugt und löste aus dieser Entfernung noch die volle Angriffshandlung aus. Dabei bezieht sich der Wert auf die höchstmöglichen Amplituden, und es ist unbewiesen, ob diese zur Auslösung wirklich notwendig waren. Ein Angriff auf solche netzfremden Kleinspinnen aus 3—4 cm Entfernung war keine Seltenheit und ist deshalb bezüglich der Reizintensität von besonderem Interesse. In anderen Fällen war mir eine mikroskopische Erfassung der von so kleinen Beutetieren verursachten Netzerschütterungen nicht mehr möglich. In Anbetracht der mitgeteilten Reaktionen auf die sicher sehr geringen Amplituden hoher Frequenzen liegt die Reaktionsschwelle adulter Individuen von *Coelotes* vermutlich noch eine Zehnerpotenz tiefer und wäre sonach — grob geschätzt — bei 10^{-5} mm zu suchen. Schwellenwerte in der Größenordnung von wenigstens 10^{-4} mm würde man bei Netzspinnen an sich erwartet haben. Wir entnehmen daher

nicht ohne Erstaunen der Arbeit von LIESENFELD (1956, S. 575), daß die an der Radnetzspinne *Zygiella* ermittelten Schwellenwerte, die bei sinusförmigen Schwingungen ungenannter Frequenz noch einen Angriff ausgelöst haben, beträchtlich höher liegen. Sie bewegen sich zwischen 10^{-2} und 10^{-3} mm und betragen in Einzelfällen $8 \cdot 10^{-3}$ und $3,5 \cdot 10^{-3}$ mm. LIESENFELD war offenbar selbst erstaunt über die unerwartet geringe Erschütterungsempfindlichkeit seiner Versuchstiere und machte zum Vergleich auf die Ergebnisse von AUTRUM (1941) aufmerksam, der auf elektrophysiologischem Wege durch Messung an einzelnen Beinen als absolute Schwellenwerte für den Erschütterungssinn von *Insekten* bis zu $3,6 \cdot 10^{-9}$ cm erhalten hat. Es ist durchaus denkbar, daß die *Reizschwelle* von Netzspinnen nicht weniger tief liegt; doch erscheint es biologisch als durchaus zweckmäßig, wenn die Reaktionsschwelle wesentlich höher liegt und auf Erschütterungsreize seitens solcher Lebewesen abgestimmt ist, die als Beuteobjekte oder Feinde von Bedeutung sind und die die Spinne überhaupt noch zielsicher fassen kann. Insofern ist es auch wahrscheinlich, daß die Reaktionsschwelle bei Netzspinnen verschiedener Gattungen entsprechend ihrer Körpergröße, ihrer Fangweise und ihres Beutekreises verschieden hoch liegt.

D. Das eigentliche Brutpflegeverhalten

Nächst der Frage nach dem Unterscheidungsvermögen der Spinnenmutter zwischen Jungen und Beutetieren, das überhaupt die Voraussetzung für ein familiäres Zusammenleben ist, suchten meine weiteren Untersuchungen eine Antwort auf die Frage nach den Beziehungen zwischen Mutter und Jungen, nach Art und Umfang der Pflege und nach den Auslösemechanismen im Brutpflegeverhalten. Ein Hinweis auf die Kernproblematik dieser Brutpflege sei gleich vorweggenommen: Anfangs glaubt der Beobachter die beiderseitigen Handlungen fein aufeinander abgestimmt und von einem mütterlichen Instinkt sinnvoll gelenkt zu sehen. Bei zunehmender Beschäftigung mit diesem Geschehen aber mehren sich die Zweifel, ob wirklich ein Sozialkontakt besteht und triebmäßig gesteuerte Fürsorgehandlungen vorliegen; ob sich nicht damit, daß die Mutter ihre Jungen aus ihrem „Speisezettel“ ausklammert, ihre Pflegedienste voll erschöpfen. Sind die Jungen überhaupt einbezogen in die Welt, in den Funktionskreis der Mutter oder sind sie lediglich geduldet und können sich dank eines Hemmungsmechanismus, der ihnen gegenüber die Fanghandlung einschränkt, im Netz aufhalten? Dann wäre das Brutpflegegeschehen nicht durch einen mütterlichen Instinkt in Gang gesetzt und unterhalten, sondern durch die Initiative der Jungen, die beharrlich im Netz bleiben, sich über Nahrungsabfälle hermachen und eine Art Schmarotzerdasein führen. Zur Feststellung spezieller Brutpflegehandlungen des ♀ wird man also

nach Verhaltensweisen suchen, die erst durch das Erscheinen oder die Anwesenheit von Jungen ausgelöst werden und somit darauf schließen lassen, daß das ♀ in einen Brutpflegekreis getreten ist. Fassen wir zuerst die Fütterung ins Auge.

I. Betteln und Fütterung der Jungen

Die Fütterung erfolgt (von einer anschließend besprochenen Ausnahme abgesehen) grundsätzlich in der Weise, daß die Beute, nachdem sie getötet und eingespeichelt worden ist, den Jungen *überlassen* wird. Diese müssen sich nicht mit den Nahrungsresten begnügen, sondern erhalten die Beute frisch und wenig ausgesogen; vielmehr macht sich die Mutter über die von den Jungen zurückgelassenen Reste her und trägt die ungenießbaren Chitinteile schließlich beiseite. Eine Verabreichung oder Überbringung von Beutestücken mit Hinwendung zu den Jungen oder aktivem Aufsuchen derselben findet nicht statt; doch sind ausnahmsweise Übergänge zu solcher Handlungsweise zu beobachten. Durch Tötung und Einspeichelung, gelegentlich auch durch Zerlegung der Beute wird die Nahrung für die Jungen gleichsam „zubereitet“. Dieses Wortes bediente sich schon WIEHLE (1937, S. 122) bezüglich der ganz entsprechenden Handlungsweise brutpflegender Theridien. Gerade in dieser Vorbehandlung der Beute wird man nach einem Verhaltensunterschied zwischen Müttern und ♀♀ ohne Nachkommenschaft suchen und erwarten, daß jene dabei eine besondere Sorgfalt an den Tag legen würden, wofür schon allein die Zeit, die beispielsweise an das Einspeicheln gewendet wird, einen Anhaltspunkt bieten könnte. Grundsätzlich gliedert sich die Fanghandlung einer *Coelotes*-Mutter in dieselben Teilabschnitte wie die eines unbegatteten ♀ oder jüngeren Tieres, und keine dieser Teilhandlungen ist bei den Müttern ausgedehnter als bei anderen Individuen, sondern im Gegenteil verkürzt. Bei ♀♀, deren Junge mindestens die erste Häutung außerhalb des Eikokons hinter sich hatten, dauerte der Lähmungsbiß in einen ausgewachsenen Mehlwurm durchschnittlich 8 min; dann lockerten sie die Chelicerenklauen und speichelten 12 min lang ein, wobei sie auch saugten und durch gelegentliche Kaubewegungen die Wunde vergrößerten; daraufhin ließen sie von der Beute ab, blieben aber neben ihr sitzen, hielten mit einem Vorderbein Kontakt und putzten sich 3 min lang leicht und gleichsam unschlüssig die Palpen, worauf sie das Opfer wieder ergriffen, in die Wohnröhre zogen und einige Fäden darüber-spinnen. Diese Spinn Tätigkeit erfolgte 22 min nach Beginn des Lähmungsbisses. Anschließend putzten sie sich ausgiebig oder setzten ihre Einspeichelungs- und Saugtätigkeit fort. Den Zeitwerten liegen Messungen in 18 Fällen zugrunde, bei denen die Teilhandlungen in dieser Folge aneinandergereiht waren. Abweichungen von dieser Reihenfolge kommen

jedoch vor, auch wenn es sich um dieselbe Spinne und dieselbe Beuteart und -größe handelt. Mitunter wird diese sogleich nach dem Lähmungsbiß in die Röhre gezogen; oder es unterbleibt das Palpenputzen nach der ersten Einspeichelungsphase. Fangort und Widerstand des Opfers mögen dabei von Fall zu Fall eine Rolle spielen, doch ist es ganz allgemein zu erkennen, daß es die Mütter eiliger haben mit der Abtötung und dem Eintragen der Beute. Diese Teilhandlungen dauerten bei ♀♀, die noch vor der Eiablage standen, nach zwölf Messungen an ebenso vielen Individuen etwas länger; der Lähmungsbiß wurde auf durchschnittlich 13 min ausgedehnt, die anschließende Einspeichelungs- und Saugphase auf 30 min, ehe die Beute eingetragen und übersponnen wurde. Eine Reihe von ♀♀ und halbwüchsigen Tieren (diese natürlich an entsprechend kleineren Mehlwürmern) aber erreichten dieselben kurzen Zeiten wie die Mütter; insofern werden die zeitlichen Differenzen, soweit man diese Handlungsabschnitte ins Auge faßt, für den Beobachter gar nicht so deutlich. Hier ist noch zu bemerken, daß Einspeichelungs- und Saugakt äußerlich nicht klar zu trennen sind, weil in kurzen Phasen abwechselnd Verdauungssaft ausgespien und mit dem vorverdauten Nahrungsbrei wieder eingesogen wird. Die Möglichkeit, daß die Nahrung von den Müttern trotz der kürzeren Zeit besser zubereitet wird, weil sie mehr Verdauungsssekret ausschütten als sie anschließend wieder aufnehmen, ist nicht ausgeschlossen. Grundsätzlich aber konnte ich mich bei wiederholter mikroskopischer Beobachtung dieses Vorganges wenigstens davon überzeugen, daß die Mütter nicht nur einspeicheln, sondern auch Nahrung aufnehmen. Ein wirklich auffallender Verhaltensunterschied zeigt sich erst nach dem Überspinnen der Beute. Die Individuen ohne Brut saugen dann, je nach Hunger, ungehindert noch Stunden bis halbe Tage lang weiter; ihre Nahrungsaufnahme ist nur von kurzen Pausen unterbrochen. Bei den Müttern ist es gerade umgekehrt: Sie überlassen die Beute den Jungen und enthalten sich stundenlang der Nahrung. Zwischendurch gehen sie wieder an die Beute, beißen an irgendeiner Stelle erneut hinein, speicheln und saugen, machen den Jungen aber bald wieder Platz und ziehen sich in einen anderen Teil der Wohnröhre zurück. Erst wenn die Jungen gesättigt und in ihre Kinderstube zurückgekehrt sind, macht sich die Mutter noch längere Zeit über die Reste her. Oft sieht man beide gleichzeitig an einer Beute; aber die Mutter saugt um so kürzer, je mehr Junge sich bei der Beute einstellen. Gelegentlich trägt sie die Beute, auch wenn diese von Jungen besetzt ist und keine Störung von außen Anlaß dazu gegeben hat, ein Stück beiseite, als wolle sie sie ungestört für sich haben; aber sobald die Jungen nachgekommen sind und um sie herumkrabbeln, läßt sie wieder ab. Man hat also den Eindruck, als würde der Erschütterungsreiz des Jungenlaufes, der sich um die Beute einstellt, der Mutter den Geschmack

daran verderben. Zur Veranschaulichung dieser Vorgänge seien hier zwei typische Beobachtungsfolgen nach dem Protokoll wiedergegeben. In beiden Fällen handelt es sich um das gleiche ♀, doch waren seine Jungen in Beispiel a am Vortage geschlüpft und nahmen noch keine Nahrung zu sich; in Beispiel b waren sie 5 Tage älter, hatten in der vorhergehenden Nacht alle schlagartig die erste Häutung außerhalb des Kokons durchgemacht und begannen mit der Nahrungsaufnahme.

Beispiel a. 9⁰⁵ Uhr. (Das ♀ war vorher ungestört.) Ein Mehlwurm wird in 3 cm Abstand von der Röhrenmündung aufs Tapetum gelegt. Das ♀ greift nicht an, läßt sich auch durch Nadelzupfen nicht aus der Wohnröhre locken, zeigt starke Reaktionsminderung, die auf das Schlüpfen und die plötzliche Anwesenheit von Jungen zurückzuführen ist.

9²⁵ Uhr. Der Mehlwurm wird erst angegriffen, nachdem er dicht vor die Röhrenmündung gelegt worden ist und sich stark bewegt (Verteidigungsbereich): drei kurze Bisse vor dem Lähmungsbiß. Die Jungen sitzen dicht gedrängt in der Kinderstube, verhalten sich beim Angriff ganz still, beginnen aber etwas umherzutrippeln, als die gebissene Beute sich langsam um ihre Längsachse windet.

9³⁵ Uhr. Nachdem die Beute bewegungslos geworden ist, läßt sie das ♀ liegen und geht in die Röhre zurück. Als es dort stillsitzt, beginnen seine Palpen reflektorisch zu zucken. Die Jungen sind wieder ruhiger geworden.

9³⁷ Uhr. Das ♀ putzt jetzt seine Palpen, macht aber zwischendurch längere Pausen. Bald beginnen etwa zehn Junge erregt hin- und herzulaufen, eines kommt an die Beute, betastet sie kurz mit einem Vorderbein und läuft wieder zurück.

9³⁸ Uhr. Das ♀ geht wieder zum Mehlwurm und beißt hinein.

9³⁹ Uhr. Der Versuch, die Beute am Kopf einzuziehen, mißlingt, weil deren Hinterende in einer Fadenschlinge hängt. Das ♀ erfaßt daraufhin das Hinterende, nachdem es mit den Palpen eine günstige Bißstelle getastet hat. Als der Beutetransport auch auf diese Weise nicht gelingt, beißt es abermals in den Kopf und speichelt ein. Die Jungen werden wieder ruhiger, drei laufen noch auf dem Röhrenboden, aber keines kommt zur Röhrenmündung.

9⁴⁴ Uhr. Das ♀ stellt sich längsseits neben die Beute, läßt das linke Bein III auf ihr liegen und beginnt sich zu putzen. Alsbald laufen sieben Junge im Wohnraum sehr erregt umher, aber keines kommt zur Mutter.

9⁴⁵ Uhr. Wieder will das ♀ den Mehlwurm einholen und beginnt abermals hinter seinem Kopf zu zeren. Als es das Hindernis am anderen Ende bemerkt, beißt es dort die Fadenschlinge durch, läßt die befreite Beute jedoch liegen, geht leicht spinnend durch die Wohnröhre, dann zurück zur Beute, beißt kurz in sie hinein, begibt sich daraufhin (wieder spinnend) 3 cm aufs Tapetum, bleibt dort kurz stehen und zittert vorübergehend am ganzen Körper. Anschließend kehrt es in die Wohnröhre zurück, kontrolliert ein Junges, das von der Röhrenmündung schnell einwärts gelaufen ist, mit einem heftigen Seitwärtssprung, worauf sämtliche Jungen augenblicklich regungslos verharren. Erst als das kontrollierte Geschwister wieder weiterläuft, beginnen auch drei andere, 2 cm entfernte Junge umherzulaufen. Gleich anschließend begibt sich die Mutter wieder zur Beute, zieht sie in den Anfangsteil der Wohnröhre und beginnt daran zu saugen. Sie saugt mit kurzen Unterbrechungen, ohne ihren Standort oder die Lage der Beute zu verändern, bis 11⁴⁵ Uhr. Während dieser 1³/₄ Std bleiben die Jungen in der Kinderstube auf einem Haufen beisammen und verhalten sich recht ruhig.

11⁴⁵ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, setzt sich 1 cm neben sie und putzt sich ausgiebig Palpen und Beine. Alsbald bemächtigt sich eine starke Erregung

der Jungen. Nach kurzer Zeit laufen 14 Stück in der Wohnröhre herum. Die Erregung pflanzt sich schnell fort, und bald sind etwa 30 unterwegs, aber keines geht an die Beute, die ihr Hinterende ab und zu noch etwas bewegt. Einige Junge laufen an ihr vorbei. Ab 12¹⁰ Uhr geht das ♀ wieder an die Beute und saugt fast pausenlos bis 18 Uhr, wobei es ein großes Loch in diese hineinbeißt und ihren Chitinpanzer weitgehend leerfrißt. Kein Junges ist während dieser Zeit herbeikommen und hat ein Nahrungsbedürfnis gezeigt.

Beispiel b. In der vorhergehenden Nacht, während der alle Jungen ihre erste Häutung außerhalb des Eikokons vollzogen haben, hat das ♀ rege gesponnen und den vorher ziemlich kleinen Fangteil des Netzes auf den gesamten Käfigraum ausgedehnt.

14²⁵ Uhr. Ein Mehlwurm, der im Abstand von 5 cm von der Röhrenmündung aufs Netz gegeben worden ist, wird augenblicklich scharf angegriffen, ohne vorhergehende kurze Bisse in der Körpermitte definitiv gefaßt und in die Röhre gezerrt. Noch während des Lähmungsbisses kommen einzelne Junge, als die Bewegungen des Opfers erlahmen, etwas näher, fliehen aber vor den starken Netzerschütterungen, die durch abermalige Krümmungen der Beute verursacht werden, in die Kinderstube zurück und bleiben still sitzen.

14³¹ Uhr. Der Mehlwurm ist weitgehend gelähmt, das ♀ lockert eine Chelicerenklaue und beginnt einzuspeicheln. Einige Junge beginnen daraufhin in der Kinderstube ein wenig hin- und herzulaufen.

14⁴⁵ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, stellt sich neben sie und putzt die Palpen. Wie auf ein Alarmsignal hin schwärmt ein großer Teil der Jungen aus der Kinderstube aus und läuft richtungslos in der Wohnröhre umher.

14⁴⁹ Uhr. Das ♀ stellt die Putzbewegungen ein, beißt nochmals kurz in die Beute und spinnst dann zweimal über sie hinweg. Immer mehr Junge finden nun die Beute und beginnen daran zu saugen.

14⁵² Uhr. Die Mutter will nach kurzem Putzen wieder an den Mehlwurm gehen, tastet aber mit den Vorderbeinen einige Junge. Sie drängt diese sanft beiseite, trägt die Beute in einen anderen Teil der Röhre und saugt daran. Einzelne Junge bleiben während des Transportes auf der Beute, die anderen schwärmen umher, bis sie die Nahrung wiederfinden. Die Mutter läßt sich zunächst bei ihrem Mahle nicht stören und knetet die Beute etwas mit den Chelicereen, wobei ihr eigener Körper in leichte, rhythmische Schwingungen versetzt wird. Immer größer wird nun die Zahl der herbeikommenden Jungen; die einen finden die Nahrung gleich, andere stoßen auf die Mutter und bestreichen mit den Vorderbeinen deren Palpen oder Beine. Ab und zu schüttelt die Mutter wie gekitzelt ein Bein, und wenn ihr die Belästigung zuviel wird, zuckt sie mit dem ganzen Körper, worauf das Gekrabbel der Jungen augenblicklich aufhört, jedoch nur für die Dauer von einigen Sekunden.

15⁰¹ Uhr. Das ♀ läßt von der Beute ab, als ihm die auf die Beute gekletterten Jungen fast den Kopf verdecken, geht beiseite und bleibt regungslos sitzen.

15⁰³ Uhr. Das ♀ kommt wieder zur Beute, drängt mit leichten, scharrenden Bewegungen der Vorderbeine die dichte Traube der Jungen teilweise beiseite und beißt an der freigemachten Stelle in den Mehlwurm.

15⁰⁸ Uhr. Von den Jungen stark belästigt, läßt das ♀ von der Beute wieder ab, geht ein Stück zurück, bleibt abgewandt sitzen, kommt aber schon nach 1 min wieder heran, macht vor der Beute kehrt und geht — einen Faden spinnend — zurück.

15¹⁰ Uhr. Nach einer weiteren Minute zieht es den Mehlwurm mit dem daranhängenden Teil der Brut in einen dunklen Winkel der Wohnung, läßt ihn dort liegen, bleibt abseits stehen und kümmert sich lange nicht mehr darum.

15⁵⁰ Uhr. Erst jetzt begibt es sich wieder zur Beute, hält ein Vorderbein leicht tastend über die saugenden und strampelnden Jungen und geht wieder weg.

16⁰⁵ Uhr. Auf Nadelzupfen dicht neben der Beute springt die Mutter sofort herbei und wartet, ohne die Jungen oder die Beute zu betasten, auf weitere Störungen. Ein aufs Tapetum gesetzter Carabide wird augenblicklich scharf angegriffen, getötet, eingetragen und, als während der Einspeichelung einige Junge herbeikommen, diesen überlassen.

Die beiden ausgewählten Beispiele zeigen den oft zu beobachtenden Unterschied im Verhalten desselben ♀ bei der Futtergabe, der in Zusammenhang mit dem Alter und dem Nahrungsbedürfnis der Jungen steht. Bei den ersten Nahrungsaufnahmen müssen die Jungen ihrer Mutter die Beute scheinbar regelrecht abjagen. Spätestens nach der zweiten Häutung aber tritt sie die Mutter immer leichter und selbstverständlicher ab und macht auch nachher keine Anstalten mehr, sie den Jungen wieder wegzunehmen, wie dies in dem geschilderten Falle b so offensichtlich war. Und das Bemerkenswerte ist, daß die Beute mitunter sogar dann schon verlassen wird, wenn die alarmierten Jungen noch gar nicht in unmittelbare Nähe der Mutter gekommen sind. Die Instinkthandlung scheint inzwischen gereift zu sein.

Da also größere Beute im einen Falle erst nach besonderer Aufdringlichkeit der Jungen freigegeben wird, im anderen Falle schon vorher, war mir der Auslösemechanismus längere Zeit recht unklar. Eine Antwort auf die Frage, ob die durch den Jungenlauf verursachten Netzerschütterungen (wie es zunächst schien) den Schlüsselreiz darstellen, ließ sich erst durch das Studium der zweiten Fütterungsweise, nämlich der *Abgabe von kleinen Beuteobjekten* finden. Auch hierbei handelt es sich lediglich um eine Überlassung, nicht um eine (auf ein Junges gerichtete) Verabreichung; aber da die „Bissen“ aus den Cheliceren der Mutter an einzelne Junge abgegeben werden, wirkt diese Fütterungsart etwas „persönlicher“. Sie läßt sich mit Regelmäßigkeit herbeiführen, wenn man, anstatt die ganze Familie mit größerer Beute zu sättigen, nur der Spinnenmutter ein kleines Nahrungsstück, beispielsweise etwas Insekten-Fettkörper oder ein Ei aus dem Ovidukt eines Mehlkäfers verabreicht. Jedes *Coelotes*-♀ nimmt einen solchen Bissen, wenn er ihm an langer Nadel ohne vorherige Netzberührung (!) zwischen die Cheliceren gesteckt wird, ohne sichtliche Beunruhigung und ohne sich von der Stelle zu bewegen, entgegen und beginnt sogleich mit der Einspeichelung. Hier erkennt man nun deutlich, daß die Saugphase nicht gehemmt ist; denn der Bissen wird immer kleiner und würde schließlich ganz aufgesogen. Aber dazu kommt es selten; denn nach wenigen Minuten Einspeichelungs- und Saugtätigkeit der Mutter eilt plötzlich ein hungriges Junges herbei und holt sich den Bissen. Dabei *bettelt* es die Mutter richtig an. Es bestreicht mit Vorderbeinen und Palpen (seltener nur mit einem von beiden) einige Male schnell die Cheliceren, Palpen oder

ein Bein der Mutter (Abb. 14), worauf diese die Nahrung abgibt. Die Abgabe erfolgt gelegentlich durch Fallenlassen, vor allem dann, wenn das Junge nicht sogleich zu den Cheliceren und damit zum Futter strebt, sondern an irgendeinem Bein oder am Abdomen der Mutter intensiv bettelt. Sobald der Bissen auf dem Röhrenboden liegt, deckt ihn das Junge, indem es sich mit dem Vorderkörper über ihn stellt und der Mutter den Hinterleib zukehrt (Abb. 15). Diese vergewissert sich mitunter der Artzugehörigkeit des Abnehmers, indem sie mit beiden PalpenseinAbdomen betastet (Abb. 15 und 16). Dann trägt das Junge seine Beute schleunigst in ein Versteck. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber nehmen sich die Jungen das Futter aus den mütterlichen Cheliceren, wobei sie mit streichelnd-tastenden Bewegungen an den Palpen oder Cheliceren der Mutter hochstreben und ihren Vorderkörper so weit heben, bis sie die Nahrung mit ihren Cheliceren direkt ergreifen können. Nicht selten



Abb. 14. Im Wohnraum des Netzes bettelt ein Junges seine Mutter durch Bestreichen ihres Beines um Futter an. Sie hält Mehlwurmdarm zwischen den Cheliceren, von dem ein Stück herabhängt. Ihre Schrägstellung an der Netzwand erweckt den Anschein, als würde sie dem Jungen ausweichen. In Wirklichkeit aber hatte sie diese schon vorher beim Ziehen an dem verabreichten Darm eingenommen

stehen sie — auf die Mutter gestützt — fast senkrecht vor ihr (Abb. 17). Ihre Hinterbeine bleiben auf dem Netz. Ein Wegschlagen oder Erfassen des Futters mit den Vorderbeinen wurde nicht beobachtet. Das Abbetteln geht ziemlich schnell vor sich und wird von den Jungen gleichsam „im Vorbeigehen“ besorgt. In manchen Fällen, insbesondere bei älteren Jungen, sieht man überhaupt kein richtiges Betteln. Sie laufen dreist auf die Mutter zu und nehmen sich, was diese zwischen den Cheliceren hält. Das sieht dann ganz nach Diebstahl aus. Eine kurze Berührung mit den Vorderbeinen bei der Aufrichtung des Körpers, die sogar eine streichelnde Bewegung gewesen sein kann, aber wegen der Schnelligkeit der Vorgänge nicht zu erkennen war, mag als Schlüsselreiz genügt haben. Die Mutter reagiert auch hierauf nur mit leichtem Öffnen der Cheliceren oder -klauen und bewegt sich nicht von der Stelle. Eine eindeutige Hinwendung zu einem seitlich bettelnden Jungen, um ihm das Futter zu verabreichen oder es ihm wenigstens direkt vor die Füße zu werfen, habe ich in keinem Falle

gesehen. Die Mutter steht steif und gleichsam unbeteiligt da, und gerade in diesem Gebaren offenbart sich das Mechanische dieses Auslösevorganges (der ethologische Begriff paßt hier außerdem buchstäblich genau auf den Vorgang) mit einer fast erschreckenden Deutlichkeit. Auf die Bettelbewegungen hin öffnen sich die Cheliceren der Spinnmutter, und der Nahrungsbrocken wird freigegeben. Wohin dieser fällt und ob ihn das bettelnde Junge auch wirklich erwischt, interessiert die Mutter nicht weiter. Dieser Auslösemechanismus funktioniert mit



Abb. 15

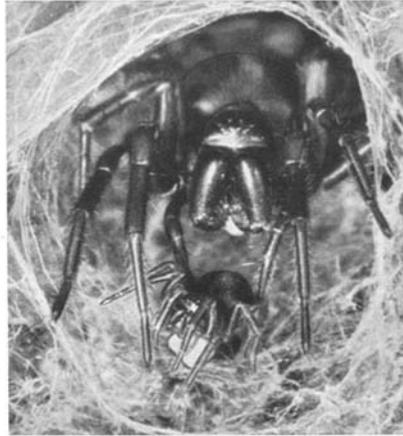


Abb. 16

Abb. 15. Ein Junges deckt das abgebettelte Futter — ein Stück weißen Fettkörper — vor seiner Mutter und wird von ihr zur Kontrolle mit beiden Palpen am Abdomen betastet

Abb. 16. Ein anderes Junges macht es bei derselben Mutter ebenso wie das auf Abb. 15 und wird ebenfalls betastet

erstaunlicher Zuverlässigkeit. Eine Verweigerung der Nahrung kommt nur unter ganz besonderen Umständen vor, die noch besprochen werden. In jedem Falle suchen die Jungen abgebetteltes Futter in Sicherheit zu bringen. Ein länger dauerndes Fressen vor der Mutter oder gemeinsam mit ihr, wie es bei großen Beutestücken zeitweise der Fall ist, konnte ich bei kleinen nicht beobachten.

Nach den Nahrungsresten zu schließen, dürften solche kleinen Beuteobjekte in freier Natur hauptsächlich aus Dipteren und Ameisen bestehen. Ein regelrechtes Zerwirken großer Beutetiere mit anschließender stückweiser Verteilung an die Jungen, was ein Zeichen einer ausgeprägten Nahrungsfürsorge wäre, habe ich bei keinem ♀ beobachtet. Wohl werden Käfer schon gleich bei Abtötung und erster Einspeichelung zwischen Thorax und Abdomen durchgetrennt und die Hälften anschließend nochmals gesondert eingespeichelt; auch Larven zerfallen durch später wiederholte Bisse (wenn die Mutter nach ihrer Abgabe

an die Jungen wieder zu ihnen zurückkehrt) und durch die Wirksamkeit des Verdauungssaftes gelegentlich in zwei oder drei Teile; aber von einem planmäßigen Herausreißen von Beutestücken, die dann an bettelnde Junge abgegeben würden, kann dabei nicht die Rede sein.

Die *Bettelbewegungen* sind sowohl hinsichtlich Streichart als auch Streichort sehr variabel. Es ist offenbar gleichgültig, welcher Körperteil der Mutter bestrichen wird. Gewöhnlich gehen die Jungen von der Seite und etwas von vorne an die Cheliceren der Mutter heran, seltener kommen sie direkt von vorne.

In diesen Fällen bestreichen sie meist nur die Cheliceren, in jenen nur einen Palpus oder Palpus und Chelicere. Manchmal beginnen sie ihre Bettelbewegungen an einem Vorderbein der Mutter und setzen sie dann noch kurz an einem Palpus fort. Sitzt die Mutter (wie meist) nach auswärts gewandt in einem Röhrenschinkel, kommen die Jungen von hinten (aus der Kinderstube) auf sie zugelaufen. Sie rennen dann seitlich, auf dem unteren Teil der Röhrenwand, an ihr vorbei, bis sie sich in Höhe ihrer Cheliceren befinden, denen sie sich dann

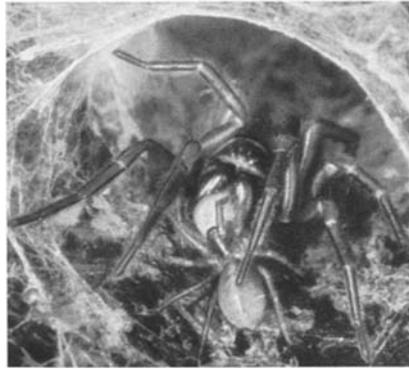


Abb. 17. Dieses Junge wartet gar nicht ab, bis seine Mutter das Futter fallen läßt, sondern strebt an ihr hoch, bis es dieses ergreifen kann. Sie überläßt es ihm dann. Hier kontrolliert sie das Junge vorher noch durch Auflegen eines Vorderbeins

zuzuwenden; oder sie schliefen unter ihr Abdomen, und die Mutter erleichtert dies durch sofortiges Hochheben ihres Hinterleibes oder durch Hochrecken auf den Beinen. Aber nur selten laufen die Jungen unter der Mutter weiter bis zu ihrem Mund vor, sondern gehen etwa im Bereich der Epigyne seitlich zwischen den mütterlichen Beinen heraus, um sich dann von der Seite oder schräg von vorne ihren Cheliceren zuzuwenden. Oft rennen sie zuerst einige Zentimeter an der Mutter vorbei in Richtung zur Röhrenmündung, kehren dann wieder um und betteln sie auf dem Rückwege an. Mehrere Male wurde auch beobachtet, wie Junge nur ein Hinterbein der Mutter, die Seite ihres Abdomens oder ihre Spinnwarzen streichelten, worauf sie die Beute fallen ließ.

In ihren ersten Lebenstagen werden die Jungen auf größere Entfernung durch die beim Saugakt (Pharynxpumpe!) verursachten Schwingungsreize, auf kürzere wahrscheinlich auch durch chemische Reize (vgl. S. 481) auf diese Futterquelle aufmerksam und betteln ihre Mutter nur dann an, wenn sie Futter hat. Bei älteren Jungen aber spielt auch die Erfahrung eine große Rolle. Beobachtet man eine völlig ungestörte

Brut mit älteren Jungen mehrere Stunden lang, dann bietet sich immer wieder das gleiche, recht idyllische Bild: Einzelne Junge verlassen, wenn sie Hunger haben, in unbestimmten Zeitabständen die Kinderstube, laufen recht zielstrebig zur ruhig lauernden Mutter und betteln sie an, auch wenn diese schon 24 Std lang keine Nahrung mehr in den Klauen gehalten hat. Dann wendet sich die Mutter ab oder geht einige Schritte vorwärts. Auch das zudringlichste Junge wird nicht geschlagen. Sobald ein Junges bettelt, unterbleibt jede Kontrolle; dann besteht für die Mutter kein „Zweifel“. Das leer ausgehende Junge streift dann noch etwas in der Wohnröhre herum und verschwindet schließlich wieder in der Kinderstube. Bald kommt das nächste zur Mutter, um einmal „nachzusehen“, ob sie etwas Genießbares hat. Die Bettelbewegungen leiten sich offensichtlich von Riechbewegungen mit den Palpen und von Tastbewegungen mit den Vorderbeinen ab und sind nur sehr wenig ritualisiert. Sie erinnern übrigens stark an die Vorderbeinbewegungen der ♂♂, mit denen diese beim Paarungsvorspiel den Körper der ♀♀ streicheln. Wenn ein Junges schnell an der Mutter hochstrebt, läßt es sich tatsächlich oft schwer entscheiden, ob seine Bewegungen nun ein spezifisches Betteln im Sinne einer ritualisierten Handlung oder nichts weiter als ein Tasten nach Stützpunkten und Futter sind. Meist unterscheiden sie sich aber durch die betontere Zielstrebigkeit und Sicherheit von entsprechenden Tastbewegungen; und wenn ein Junges nicht sogleich auf das Futter zustrebt, sondern erst intensiv ein Bein der Mutter bestreicht, kommt das Rituelle dieser Bettelbewegungen recht deutlich zum Ausdruck. Ihre Auslöserfunktion beweist die widerspruchslöse Abgabe des Futters.

Imitationen der Bettelbewegungen mit toten Jungen, Spinnenbeinen oder Pinselhaaren haben in keinem Falle zu einer eindeutigen Abgabe des Futters, höchstens zu phobischen oder abwehrenden Reaktionen geführt. Hingegen hat einmal eine Ameise (*Myrmica spec.*) durch Fühlertrillern bei einer *Coelotes*-Mutter eine ganz abnorme Fütterungsreaktion ausgelöst. Diese Einzelbeobachtung ist ebenso kurios wie aufschlußreich. Im Rahmen der schon erwähnten Versuche, die Spinnenjungen durch Ameisen zu ersetzen, wurde eine *Myrmica* zu einer *Coelotes*-Mutter hingelenkt, während diese noch mit dem Einspeicheln eines Mehlwurmes beschäftigt war. Als die Ameise bis auf 1 cm an sie herangekommen war, ließ die Spinne von der Beute ab, stürzte sich mit blitzschnellem Seitwärtssprung auf die Ameise, verfehlte sie beim ersten Biß, suchte ihr Opfer schnell tastend mit den Vorderbeinen, biß es dann einmal kurz und wandte sich wieder ihrer großen Beute zu. Die Ameise blieb nach dem Biß auf Hinterleib und Hinterextremitäten steil aufgerichtet sitzen; sie war nicht tödlich getroffen, sondern zeigte nur eine völlige Lähmung des letzten und eine starke Bewegungs-

einschränkung des mittleren Beinpaars. Sie konnte nicht mehr von der Stelle und tastete mit Antennen und Vorderbeinen hilflos in die Luft. Nach wenigen Minuten ließ die Spinne planmäßig vom Mehlwurm ab, begann umherzuwandern und einige Fäden um die Beute zu spinnen. Dabei begegnete sie wieder der jämmerlich dasitzenden Ameise, die zur Abwehr ihre Mandibeln weit auseinanderspreizte und äußerst lebhaft ihre Antennen und Vorderbeine bewegte. Als *Coelotes* das Opfer betasten wollte, betrillerte die Ameise seinen Palpus mit beiden Antennen und bestrich ihn mit den Vorderbeinen. Die Spinne stutzte einen Augenblick, richtete dann ihren Vorderkörper auf, schob ihre geschlossenen Cheliceren etwas nach vorne, hob sie — während sie einige Schritte auf die Ameise zuging — über diese hinweg und senkte ihre Mundöffnung zum Kopf der Ameise herab. Diese Fütterung aus dem Mund dauerte rund 2 min (!); dann hob die Spinne mit einem Ruck ihren Vorderkörper, drehte sich um und ging in die Röhre. Eine zweite *Myrmica*, der sie anschließend begegnete, wurde mit einem kurzen, aber wirkungsvolleren Biß getötet und liegengelassen. Ob die Spinne einen kleinen Flüssigkeitstropfen austreten ließ und ob die Ameise wirklich gelect hat, konnte ich nicht erkennen. Jedenfalls behielt die Ameise ihre Mundgliedmaßen während der ganzen Zeit im Bereich der Mundöffnung der Spinne, und ihr Kopf war deshalb weitgehend verdeckt. Daß es sich hierbei wirklich um einen Fütterungsakt seitens der Spinne gehandelt hat, ist unzweifelhaft. Ein derartiges Verhalten hat aber dieses ♀ den eigenen Jungen gegenüber — soweit ich gesehen habe — niemals an den Tag gelegt. Der jähe Bedeutungswandel der Ameise mutet wirklich kurios an. Als die Spinne deren spezifischen Lauferschütterungen wahrnahm, behandelte sie sie als Feind; als aber der Lauf ausgeschaltet war und die Ameise zufällig eine Bettelreaktion vor-täuschte, wurde sie als Junges behandelt. Derartige Verhaltensgegen-sätze dem gleichen Objekt gegenüber kennen wir auch bei anderen Tieren. Das bekannteste Beispiel ist vielleicht die Silbermöve: Für sie hat ihr Nachwuchs nur so lange die Bedeutung von Jungen und wird gefüttert, als er bittelt. Bleibt ein Junges aber bewegungslos, wird es als Beute behandelt (TINBERGEN 1936). Nun ist aber in unserem Falle besonders erstaunlich, daß es der Ameise gelungen ist, eine Fütterungsart auszulösen, die sonst keineswegs üblich ist. Eine Erklärung hierfür kann ich nur in der Annahme finden, daß es sich bei dem heftigen Betrillern um sog. „übernormale“ Bettelbewegungen gehandelt hat. Dieser Fall läßt also auf die Möglichkeit schließen, daß durch besonders intensive Bettelreize auch eine besondere Fütterungsweise ausgelöst werden kann. Vielleicht werden die Bettelbewegungen der Jungen bei sehr starkem Hunger intensiver und wirksamer und veranlassen die Spinnenmutter unter Umständen zur Abgabe körpereigener Nahrungs-

reserve. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß ich darauf besonders geachtet habe; aber eine eindeutige Fütterung aus dem Mund wurde nur bei dieser Ameise, also am falschen Objekt, beobachtet. Zwar krochen Spinnenjunge gelegentlich unter den Vorderkörper ihrer Mutter und wandten sich, durch den Geruch von Nahrungsresten oder Verdauungssaft angelockt, ihrem Munde zu; aber die Mütter duldeten dies nie länger als einige Sekunden; dann hoben sie den Vorderkörper oder drehten sich um. Diese Zeit mag für die Abgabe eines Nahrungstropfens zwar genügen, doch war nie festzustellen, daß ein Junges anschließend mit einem solchen davongerannt wäre. Selbst wenn ein Junges auf diese Weise einmal zu flüssiger Nahrung gekommen sein mag, weil an den Mundgliedmaßen der Mutter noch ein Tröpfchen gehangen war, so vermißte ich doch seitens der Spinnenmutter stets eine eindeutige Darreichung ihres Mundes nach vorheriger Bettelreaktion eines Jungen. Es ist nun freilich auch daran zu denken, daß eine derartige Fütterung nur bei völliger Dunkelheit und Erschütterungsfreiheit sowie bei empfindlichem Nahrungsmangel stattfinden könnte und sich deshalb stets der Beobachtung entzogen hat. Um dieser Möglichkeit nachzugehen, wurden drei Bruten ausgewählt, deren Junge kurz vor der ersten Nahrungsaufnahme standen. Durch diese färbt sich das vorher helle Abdomen dunkel; eine Nahrungsaufnahme kann damit indirekt festgestellt werden. Mehrere Tage hintereinander wurden nun die Spinnenmütter mit größerer Beute gefüttert, durch künstliche Bewegung der Beute zu wiederholtem Zubiß und ausgedehnter Beschäftigung mit dem Opfer veranlaßt, ihre Jungen aber durch vorsichtiges Zurücktreiben von der Nahrung ferngehalten. Dann wurde die Beute wieder abgenommen und anderntags an der Abdomenfärbung der Jungen kontrolliert, ob während der Nacht eine Fütterung aus dem Mund oder durch Erbrechen von Nahrung stattgefunden hat. Aber das Abdomen der Jungen verfärbte sich erst dann, als die Beute der Brut gelassen worden war. Dieser negative Befund schließt aber nicht aus, daß die Bettelreaktionen älterer Junger intensiver und erfolgreicher sind.

Eine *Futterverweigerung* kommt regelmäßig dann vor, wenn eine *Coelotes*-Mutter kurz nach dem Fang einer kleinen Fremdspinne oder Ameise von einem zufällig vorbeilaufenden Jungen angebettelt wird. Dann wendet sie sich ab oder dreht sich um. Ein Heben des Vorderkörpers und damit ein Wegziehen der Beute unterstreicht die verweigernde Geste. Sie gibt die Beute nicht her, ehe sie sie nicht eine gewisse Zeit in den Klauen hatte. Eine solche Verweigerung wurde nur nach dem Fang *lebender Beute*, niemals nach Verabreichung leblosen Futters beobachtet. Dieses wird sofort abgegeben. Der Grund für die Nahrungsverweigerung ist demnach nicht in einer bestimmten Mindestzeit für die Einspeichelung des Futters, sondern in gewissen Lebens-

zeichen der Beute zu suchen. Einige Minuten später, nachdem das bettelnde Junge gewöhnlich wieder weggelaufen ist, läßt die Mutter die Beute einfach fallen. Dies ist wohl auf eine Nachwirkung des Schlüsselreizes, einen „after-effect“ im Sinne von TINBERGEN (1948, S. 43) zurückzuführen. In der Nahrungsverweigerung kommt keine besondere Vorsicht der Spinnenmutter, sondern lediglich eine Verhaltenseigenart aller Individuen (auch der jungen Tiere) zum Ausdruck, von einer gefangenen Beute auch bei Wahrnehmung weiterer Erschütterungs- oder Berührungsreize erst dann abzulassen, wenn sie ausreichend gelähmt ist. Dank dieses Verhaltens kommen die Jungen nie in Gefahr, von einer wehrhaften Beute gebissen zu werden, und es ist höchst interessant, daß eine phobische Reaktion gegenüber Gefahren, die von einer ungenügend gelähmten Beute ausgehen könnten, im Aktionssystem der Jungspinnen tatsächlich nicht enthalten ist. Man muß eine von Jungen besetzte Beute schon sehr kräftig und stoßweise bewegen, ehe die ganz dem Nahrungsgenuß hingegebenen Kleinen überhaupt „merken“, daß hier Gefahr droht. Die Futterabgabe selbst läßt sich — phylogenetisch betrachtet — als Teilhandlung oder, besser gesagt, als Vorbereitung auf den Angriff verstehen, den das ♀ ursprünglich gegen das belästigende und nahrungsheischende Junge zu führen „beabsichtigt“ hat. Dazu mußte es sich erst der Beute entledigen, um die Cheliceren frei zu haben. An der Endhandlung, am Töten des Jungen, hinderte es nach Erfassung und Prüfung des Störenfrieds der schon besprochene Hemmungsmechanismus. Heute macht sich eine Spinnenmutter nicht mehr die „Mühe“ einer Verfolgung und genaueren Untersuchung, sondern läßt nur die Beute fallen. Diese ursprünglich so unheilverkündende Handlung wurde inzwischen nicht einmal in eine hübsche Geste verwandelt. Inwieweit dabei im Leben des Individuums auch heute noch ein vorhergehender Dressurakt, der im Sinne assoziativen Lernens jede weitere Reaktion auf den Erschütterungsreiz des Jungenlaufes unterbindet, eine Rolle spielt, vermag ich nicht zu sagen. In diese Vorstellung paßt auch die Beobachtung, daß Streichart und Streichort beim Betteln offenbar gleichgültig sind; denn als Störungsursache im ursprünglichen Sinne war es zur Auslösung des Angriffes sicher gleichgültig, welche Körperstelle der Mutter das Junge berührte und in welcher Weise dies geschah. Und da der Auslösemechanismus dank einer ausreichenden Tastempfindlichkeit des ♀ von jeher an allen Körperstellen gleich sicher in Gang gesetzt werden konnte, bestand auch keine Notwendigkeit, die Bettelbewegungen auf bestimmte Reizorte und Reizqualitäten auszurichten. In diesem Zusammenhang war auch zu prüfen, ob ein ♀ seine Beute, an der es saugt, nicht überhaupt aufgibt, sobald es durch irgendeinen Reiz gestört wird. Das ist nicht der Fall, solange der Reiz nicht durch eine vorhergehende Negativdressur eine ausgesprochen

negative Bedeutung erlangt hat. Derartige Versuche wurden mit verschiedenen Kleinspinnen, vor allem aber mit kleinen Ameisen (*Myrmica* spec., *Lasius niger*) durchgeführt. Erstgenannte waren dazu schlecht zu gebrauchen, weil sie sich nur sehr mühsam zum saugenden *Coelotes*-♀ hinlenken und keinesfalls dort halten ließen. Bei letzteren jedoch wird dies — soweit es sich um Nestgenossen handelt — durch eine Verhaltenseigentümlichkeit erleichtert. Nachdem nämlich einige tote Ameisen in die Nähe der Spinne gelegt worden waren, blieb ein Teil der anschließend dorthin gelenkten Individuen beharrlich bei ihren toten Nestgenossen, lief um diese herum und machte auch Anstalten, diese wegzutragen. Auf diese Weise ließen sich ohne weiteres fünf bis zehn lebende Ameisen (bis zu ihrem baldigen Ende) im Wohnraum des Netzes halten. Auf ihren Rundgängen kamen einzelne der saugenden Spinne sehr nahe und dienten als Imitation der bei der Beute sich einfindenden Jungen. Jedoch machte die Spinne keinerlei Anstalten, den Ameisen ihre Beute zu überlassen, sondern unterbrach, nachdem sie gelegentlich mit Intentionstrippeln ihre Absichten angedeutet hatte, den Saugakt, sprang auf die nächsten Ameisen zu, tötete mehrere hintereinander und wandte sich dann wieder ihrer Beute zu. Die Versuche wurden bei mehreren *Coelotes*-Müttern durchgeführt, und das Endergebnis war immer das gleiche: 10—15 tote oder gelähmte Ameisen lagen rings um die Beute, an welcher die Spinne ihren Einspeichelungsprozeß fortsetzte. Näher gekommene Junge waren teils vor den Ameisen, teils vor der umherspringenden Mutter geflohen. Als sie sich nach eingetretener Ruhe an die Beute wagten, erhielten sie diese. Auch eine Reihe artfremder Kleinspinnen, welche dicht vor verschiedene, an gereichten Bissen saugende *Coelotes*-Mütter gesetzt bzw. an ihrem Sicherungsfaden herabgelassen worden war, wurde getötet. Damit war die grundsätzliche Frage, ob mit der Nahrungsaufnahme eine so weitgehende Hemmung der Fanghandlung verbunden sei, daß jeder Spinne ein Nahrungsdiebstahl möglich wäre, entschieden verneinend beantwortet. Sehr eigenartig war dabei die Beobachtung, daß die ♀♀ zur Erledigung der Fremdspinnen ihre Bissen meist gar nicht fallen ließen, sondern mit vorgestreckten Cheliceren und ungleich weit geöffneten Klauen zubissen. Abb. 18 zeigt ein ♀ [übrigens dasselbe, von dem ich vorher Aufnahmen (vgl. Abb. 17, S. 457) von der Nahrungsabgabe an Junge gemacht hatte] kurz nach der Tötung einer kleinen Salticide. Über dem Kopf des Opfers ist das rundliche Stück hellen Fettkörpers zu sehen, welches das ♀ zwischen den Cheliceren behalten hatte. Diese Beobachtung steht nicht im Widerspruch zu der oben angegebenen Deutung der Futterabgabe; denn vorher erbeutete Kleintiere, die ja gewöhnlich auch größer und sparriger sind als die gereichten Bissen, werden vor dem Biß in der Regel fallen gelassen. Hingegen ließ sich bei einigen Spinnenmüttern

mit Hilfe eines Vibrationsreizes, den positiv zu beantworten ihnen adressiert worden war, eine der Nahrungsabgabe sehr ähnliche Reaktion erzielen. Dazu wurde vorher eine sinusförmige Schwingung um 100 Hz mit stärkerer Amplitude über die Vibrationsnadel in kurzen Intervallen aufs Tapetum übertragen. Jedesmal, wenn die Versuchstiere angriffen, ließ ich sie zuerst durch Bisse auf die Vibrationsnadel Erfahrungen sammeln und blies sie dann außerdem noch heftig zurück. Nachdem sie auch nach einer Pause von wenigen Minuten auf diesen Reiz nicht mehr ansprachen, wiederholte ich ihn noch mehrmals im Verteidigungsbereich des Netzes. Es war notwendig, die Reaktion darauf so wirkungsvoll abzudressieren, daß seine Bedeutung nicht durch das anschließende Angebot eines positiven Beutereizes „aufgehoben“ wurde. Kurz darauf legte ich einen lebenden Mehlwurm vor die Röhrenmündung. Von 16 dressierten Individuen griffen ihn elf an, die restlichen fünf reagierten auch hierauf noch nicht. Sobald die Tiere mit dem Einspeicheln der Beute beschäftigt waren, hielt ich die vibrierende Nadel in den Anfangsteil der Wohnröhre. Acht von ihnen ließen daraufhin spontan von der Beute ab (drei davon blieben bei ihr stehen, fünf zogen sich 2—3 cm zurück), drei aber griffen trotzdem wieder an, eines davon wenigstens teilweise. 15—65 min nach eingetretener Ruhe gingen sie wieder an die Beute. Außer diesen Versuchen wurde wiederholt beobachtet, daß ♀♀ von ihrer Beute abließen, wenn sie die Sendung eines Käferlaufs oder dergleichen wahrnahmen, aber nicht angriffen.



Abb. 18. Gleiches ♀, gleicher Netzort wie auf Abb. 17. Einer Springspinne von Jungengröße, die ich zur Vortäuschung eines Bettelverhaltens vorsichtig auf das ♀ zugetrieben hatte, wurde nicht das Futter überlassen, das über ihrem Cephalothorax sichtbar ist, sondern der Garaus gemacht

Studiert man nun nach Kenntnis des bei der Abgabe kleiner Nahrungsobjekte so eindeutigen *Auslösemechanismus* das beiderseitige Verhalten bei großen Beuteobjekten, so erkennt man, daß deren Überlassung größtenteils auf demselben Mechanismus beruht. Auch hier läßt sich in der Regel die Bettelreaktion irgendeines Jungen feststellen, die nur nicht so auffällt wie bei der „Einzelbedienung“. Man behält zunächst das Gros der Jungen im Auge und übersieht dabei leicht, daß ein herankommendes, vielleicht halb verdecktes Junges auf der Suche nach Beute „im Vorbeigehen“ ein Bein der Mutter betastet. Deutlicher ist der Auslösevorgang dann zu erkennen, wenn sich Junge (wie dies oft

geschieht) nach Erkletterung der Beute zu der noch einspeichelnden Mutter begeben und ihren Kopf oder ihre Cheliceren betasten und wenn diese dann abläßt (Abb. 19). Der Bettelerfolg bei großer Beute ist aber vor allem aus folgenden Gründen nicht so augenfällig und unmittelbar; Einmal besteht ein grundsätzlicher formaler Unterschied bei der Futterabgabe: große Beute wird nach dem Eintragen immer abgelegt und nicht wie kleine erhoben zwischen den Cheliceren gehalten; sie wird deshalb verlassen und nicht fallen gelassen. Zum anderen macht sich das Phänomen der Reiznachwirkung, das oben unter „Nahrungsverweigerung“ beschrieben worden ist, stärker bemerkbar. Große Beutetiere geben längere Lebenszeichen. Die unmittelbare Wirkung beobachteter Bettelbewegungen bleibt deshalb oft aus. Daß es sich hier um den prinzipiell gleichen Auslösevorgang handelt, scheint mir die



Abb. 19. Auch an großer Beute betteln die Jungen ihre Mutter an und erreichen dadurch eine vollständige Überlassung derselben. Hier wird die Mutter gerade von dem vor ihr auf dem Mehlwurm sitzenden Jungen bestrichen. Das Junge links davon hat, wie das mitunter zu sehen ist, alle Beine bis auf ein linkes hochgezogen und hält sich hauptsächlich mit den Cheliceren fest

Tatsache zu beweisen, daß auch ein langer Mehlwurm vom ♀ abgegeben, d. h. verlassen wird, obwohl keinerlei Notwendigkeit hierzu besteht;

denn an ihm hätte unter Umständen die ganze Familie gleichzeitig Platz, und die Jungen lassen sich durch die Anwesenheit der Mutter in keiner Weise vom Beutebesuch oder von der Mahlzeit abhalten. Die meisten von ihnen kümmern sich auch gar nicht um sie, sondern beginnen an irgendeiner freien Beutestelle mit der Nahrungsaufnahme, und nur wenige betteln sie überhaupt an. Einzelne aber streben zwischen durch (auch wenn andere Stellen noch unbesetzt sind) gerade dorthin, wo die Mutter noch saugt, und führen dabei wiederholte Bettelbewegungen aus. Ihr Appetit auf die von der Mutter besetzte Stelle erklärt sich wahrscheinlich aus der geruchlichen (!) Wahrnehmung ihres Verdauungssaftes (vgl. S. 481). Ist die Futterabgabe als Reaktion auf Berührungseize auch die Regel, so konnte ich mich bei älteren Bruten doch wiederholt davon überzeugen, daß verschiedene Mütter ihre große Beute auch ohne vorherige Berührung durch Junge verließen. In solchen Fällen können nur die Netzerschütterungen der umherlaufenden Jungen den Schlüsselreiz hergegeben haben, und es ist wahrscheinlich, daß seitens

dieser Mütter ein assoziatives Lernen im Sinne von THORPE (1951) vorgelegen hat, durch das der Erschütterungsreiz den Bettelreiz erfahrungsgemäß „erwarten“ ließ. Daß diese Mütter ohnedies die Beute verlassen hätten, ist in Anbetracht der Kürze ihres Saugaktes unwahrscheinlich, aber nicht ausgeschlossen.

Die Abb. 20 zeigt Junge an großer Beute. Zur besseren Übersicht wurde eine Aufnahme gewählt, auf der erst wenige Junge zu sehen sind. Später hängen sie in dichter Traube daran. Davon habe ich gute Farbaufnahmen. Auf Schwarz-Weiß-Bildern aber heben sich die gedrängt sitzenden Kleinen zu wenig ab. Bemerkenswert ist, daß die Jungen nicht, wie man erwarten sollte, vornehmlich den Bißstellen zustreben. Diese sind ihnen, wenigstens kurz nach der Einspeichelung, zu feucht. Auch an herausgequollenen Fettkörper gehen sie, wie ich beobachtet und im Wahlversuch geprüft habe, nur ungern. Ist er da-

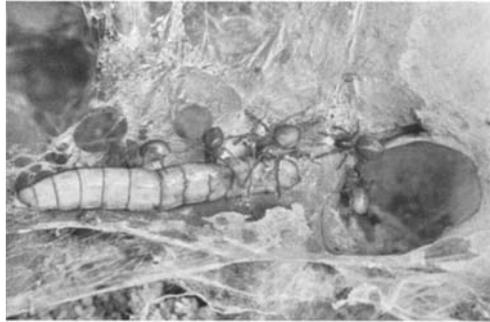


Abb. 20. Hier kommen die Jungen hintereinander an einen abgelegten Mehlwurm und beginnen an dessen Intersegmentalhäuten zu saugen

gegen auf Fließpapier dünn ausgestrichen, das seine Flüssigkeit aufsaugt, entspricht ihnen seine Konsistenz. An der Beute bevorzugen sie sehr deutlich die verhältnismäßig trockenen Intersegmentalhäute (wie Abb. 20 erkennen läßt) und die Wundränder. Eine Intersegmentalhaut braucht gar nicht verletzt, die Beute also nicht geöffnet zu sein; allein durch den Turgeszenzschwund ist ihnen die Nahrungsquelle schon genügend zugänglich. Ist die Beute durch das Beobachtungsfenster in der Röhrenwand beleuchtet (bei Tage stärker belichtet), wagen sich nur wenige und wahrscheinlich nur die hungrigsten Jungen an sie. Erst nach Abkehr dieser Käfigseite von der Lichtquelle kommen alle anderen. Bis sie sich fast alle an der „Tafel“ eingefunden haben, vergehen (je nach Hunger und Störungen) 1—3 Std. Einzelne, die schon satt oder frischgehäutet sind, bleiben fast stets in der Kinderstube zurück. Sind die Jungen aber einmal bei der Mahlzeit, lassen sie sich auch durch starke Belichtung nicht vertreiben.

Der durch die Anwesenheit von Jungen immer wieder hervorgerufene Erschütterungsreiz kann bei den ♀♀ einerseits die eben erwähnte gelegentliche Hemmung der Nahrungsaufnahme bewirken; andererseits ist sehr regelmäßig eine stimulierende Wirkung zu erkennen.

Hand in Hand mit einer Steigerung des Erregungszustandes, die sich in Zeichen allgemeiner „Nervosität“ (z. B. in öfter wiederholten Rundgängen, in Gliederzucken oder Körperzittern) ausdrückt, hebt sich der Aktualspiegel. Eine Erhöhung der Handlungsbereitschaft macht sich stets deutlich in den beiden Haupttätigkeitsbereichen Netzbau und Beutefang, die ohnedies in engem Zusammenhang stehen, bemerkbar. Von Ausnahmen abgesehen, brauchen die *Coelotes*-♀♀ (ohne Junge) mehrere Tage, bis sie ein einigermaßen ausgebautes Netz fertiggestellt haben, und noch nach Wochen kann dessen Fangteil sehr beschränkt sein und den zur Verfügung stehenden Käfigraum unausgenutzt lassen. Sobald aber die Jungen geschlüpft sind — gewöhnlich erst während der ersten Häutung — erweitern und verdichten auch die „säumigen“♀♀ ihr Netztapetum auffallend stark. Dies kann während einer Nacht geschehen und fällt dann besonders auf, kann sich aber auch über zwei oder drei Nächte hinziehen. Besonders eindrucksvoll zeigt sich der unterschiedliche Eifer, wenn frisch gefangene *Coelotes*-Mütter in neue Käfige gesetzt werden und wenn dabei den einen Individuen ein Teil ihrer Jungen (soweit man ihrer eben habhaft wurde) belassen, den anderen sämtlicher Nachwuchs genommen wird. Erstere gehen schon in der folgenden Nacht an den Netzbau und arbeiten dabei sehr rasch; letztere fühlen sich dazu in der Regel erst nach Tagen veranlaßt. Dieser Verhaltensunterschied war mir öfters aufgefallen. Um mich aber dessen nochmals zu vergewissern, setzte ich von Frischfängen aus dem gleichen Biotop noch am Fangtage fünf♀♀ mit je 5—15 eigenen Jungen und ebenso viele♀♀ ohne ihre Jungen in gleichartig ausgestattete Käfige. Anderntags hatten sämtliche♀♀ mit Jungen eine Wohnröhre und ein mehr oder minder umfangreiches Tapetum hergestellt, allerdings noch in recht dünner Ausführung. Von den ihres Nachwuchses beraubten Tieren hatten vier lediglich ein Fadenband entlang der Käfigwände gezogen, und nur eines hatte mit der Herstellung einer Wohnröhre begonnen. Welche Mindestzahl von Jungen zur Anregung der Spinn-tätigkeit notwendig ist, habe ich nicht untersucht. Da alle Tiere in frisch hergerichtete, netzfreie Käfige gesetzt worden waren, dürfte die stimulierende Wirkung nicht allein von Netzerschütterungen, die ja frühestens nach Herstellung eines „Laufteppichs“ zustande gekommen sein konnten, sondern auch (und wahrscheinlich sogar in erster Linie) von Berührungsreizen durch die um die Mutter sich drängenden Jungen (vgl. S. 485) ausgegangen sein. Die Bereitschaft zum Beutefang ist bei Müttern mit Jungen deutlich höher und anhaltender als bei gleich-alterigen♀♀ ohne Brut und bei jüngeren Individuen. Ist ein Einzeltier an einem Mehlwurm gesättigt, macht es sich nicht so schnell daran, auch einen Käfer zu überwältigen. Eine fütternde *Coelotes*-Mutter aber nimmt am gleichen Tage und bald nach dem Fang einer Käferlarve

auch den Kampf mit einem Käfer und unter Umständen noch mit einem zweiten auf, obwohl sie selbst ein solches Nahrungsquantum keineswegs benötigen würde. Auch wird ein Kampf mit großen und wehrhaften Käfern von ihnen viel verbissener geführt. Die unterschiedliche Reaktionslage bei Müttern und Nichtmüttern drückt sich aber nicht nur in Beutequantum und Beutegröße, sondern auch in der kürzeren Dauer und stärkeren Wirksamkeit des Lähmungsbisses aus. Erforderliche Nachbisse erfolgen in kürzerem Abstand. Ich nehme an, daß sie — ihrem Erregungszustand entsprechend — eine größere Giftmenge injizieren. In Einzelfällen waren große und aktive Mehlwürmer schon nach 5 min völlig bewegungslos. Die anderen Individuen lassen ihre Opfer anscheinend gerne etwas zappeln und schränken deren Bewegungsfähigkeit zunächst nur so weit ein, daß sie ihnen nicht mehr entkommen können. Auffallend ist auch, daß die Bereitschaft der Mütter zum Beutefang in direktem Verhältnis zum Hunger der Jungen steht. Es liegt nahe, darin einen Zusammenhang mit dem ebensogroßen Hunger der Mutter zu sehen und ganz allgemein ihre immerwährende „Unersättlichkeit“ auf die Reduktion ihrer Nahrungsaufnahme zugunsten der Jungen zurückzuführen. Inwieweit dies zutrifft, ließ sich nicht feststellen. Versuche, die darauf abzielten, einige Spinnenmütter durch direkte Verabreichung kleiner Nahrungsstücke völlig abzusättigen, während die Jungen hungrig bleiben sollten, endeten damit, daß wiederum die Jungen gefüttert wurden: Sie bettelten das Futter ab. Eine Isolation der ♀♀ aber hätte wegen der unvermeidlichen Störung und der damit verbundenen Reaktionsminderung zu Fehlschlüssen führen können. Ich bezweifle, ob der Hungerzustand der Spinnenmutter als Erklärung für diese Erscheinungen ausreicht, und bin der Ansicht, daß diese vielmehr auf ihren besonderen Erregungszustand zurückzuführen sind. Je hungriger die Jungen sind, desto mehr beunruhigen oder belästigen sie ihre Mutter durch Umherlaufen oder direktes Anbetteln. Es ist zu bedenken, daß auch die Mütter trotz baldiger Nahrungsabgabe noch zu ihrem Teil kommen können, zumal Spinnen allgemein in diesem Entwicklungsstadium nur noch wenig Nahrung benötigen. Die ♀♀ zahlreicher Arten fressen nach der Eiablage gar nichts mehr. Daß die *Coelotes*-♀♀ nach dieser überhaupt noch Nahrung zu sich nehmen, ist zusammen mit ihrer Lebensdauer eine bemerkenswerte biologische Eigenart, die eine Voraussetzung für die Entstehung dieser Brutpflege bildete. Trennt man die Mütter von ihren Jungen, nimmt ihre Bereitschaft zum Beutefang auffallend stark ab. Sie trauern gleichsam. Umgekehrt aber wird ein wochenlang isoliertes ♀, das nur ein kümmerliches Netz angelegt hatte und wenig fraß, schnell reaktiviert, wenn ihm einige Junge, auch solche von einer fremden Brut, beigegeben werden.

Bei der bisherigen Schilderung wurde die Verhaltensnorm ins Auge gefaßt. Ich konnte aber auch einige sehr überraschende *individuelle Variationen im Fütterungsverhalten* der *Coelotes*-Mütter beobachten, von denen hier nur die interessantesten mitgeteilt werden. Im Rahmen meiner Versuche mit anderen Spinnenarten (1959) wurden Hunderte von netzfremden Individuen aus den verschiedensten Familien von *Coelotes*-Müttern totgebissen. Die ♀♀ trugen ihre Opfer ein, überließen sie den Jungen oder ließen sich kleinere Arten aus den Cheliceren nehmen. Ein ♀ aber bildete eine Ausnahme und verhielt sich so, als wäre es zu der „Überzeugung“ gekommen, daß Spinnen nicht die geeignete Nahrung für seine Jungen seien. Die Versuche erstreckten sich über mehrere Tage, und täglich wurde dieses ♀ — mit ganz anderer Fragestellung — dazu veranlaßt, vier bis acht Fremdspinnen zu töten. Von dieser Beute ließ es sich aber täglich höchstens ein Stück, in der Regel das erste der Reihe abbetteln. Alle folgenden schaffte es kurz nach dem Biß beiseite. Dazu hatte es zuerst eine netzfreie Käfigecke außerhalb der Wohnröhre ausersehen. Dort lagen dann die Spinnenleichen, und kein Junges fand zu ihnen. Aber sobald das ♀ bemerkt hatte, daß auf der gegenüberliegenden Seite zur Einführung der Vibrationsnadel eine Käfigwand heruntergeklappt war, trug es hinfort alle Spinnenleichen, nachdem es sie zuerst in die Wohnröhre getragen hatte, wieder hinaus, beförderte sie über das ganze Tapetum hinweg und warf sie an der offenen Seite hinaus. Dabei trat es dicht an die freie Kante des Käfigbodens heran und ließ die Leichen mit wegschleudernden Bewegungen der Palpen in die Tiefe fallen (der Käfig war hochgestellt). PETERS (1931) beschrieb auch bei der Kreuzspinne eine derartige Schleuderbewegung. Diese Spinne läßt ungenießbare Objekte nicht einfach fallen, sondern schleudert sie weg, damit sie sich in den unteren Fäden ihrer vertikal gestellten Netzfläche nicht wieder verfangen. Anderntags, nachdem die *Coelotes*-Mutter wohl während der Nacht den Verschluß des Käfigs bemerkt hatte, legte sie die Beute, ohne es vorher an der geöffneten Seite versucht zu haben, wieder in ihre Ablageecke. Sobald sie aber bei einem zufälligen Gang durchs Netz oder beim Angriff auf die Vibrationsnadel die erneute Öffnung der Käfigwand bemerkt hatte, trug sie die Leichen wieder dorthin. Das wiederholte sich 4 Tage lang. Dann schoben sich andere Probleme in den Vordergrund und ließen mich eine weitere Beobachtung dieses interessanten Verhaltens vergessen. Dieselbe Spinnenmutter zeigte in diesem Zusammenhang auch folgende eigenartige Reaktion: Sie ließ sich einen erbeuteten *Macrargus* abbetteln und verhielt sich dann so, als bereue sie die Abgabe dieser Nahrung. Die anschließende Protokollwiedergabe wird über das hier in Rede stehende Verhalten hinaus noch auf weitere Beobachtungen, die eigentlich anderen Kapiteln zuzuordnen wären, ausgedehnt, weil sie, im Zusammenhang gesehen, anschaulicher wirken.

♀ Nr. 48 wird durch kurz aufgeblendete Vibration von 50 Hz ein Stück aus der Röhre gelockt. Als es abwartend 2 cm vor der Vibrationsnadel steht, lasse ich einen *Macrargus rufus* (ad. ♀) an seinem Sicherungsfaden vorsichtig herab und halte ihn etwa 20 sec lang leicht pendelnd dicht vor dem Kopf der *Coelotes*-Mutter. Diese reagiert nicht. Erst als *Macrargus* das Tapetum berührt, beißt sie ihn sofort tot, trägt ihn in den Wohnraum und speichelt ihn kurz ein. Dann erfolgt Ablage der Beute, kurzes Umspinnen, Wiedererfassen und Halten derselben. Nun werden zwei Junge unruhig, kommen bald herbei. Eines bettelt die Mutter an, erhält die Beute und geht beiseite. Daraufhin beginnt die Mutter unruhig zu wandern, tastet fortwährend mit halb abgewinkelten Palpen und Vorderbeinen — diese direkt ins Netz drückend — den Röhrenboden ab. Als sie so auf das Junge ohne Beute zugeht, zittert dieses kurz am ganzen Körper. Sie geht vorbei, begegnet dem anderen Jungen, das die Beute hält, und bleibt vor ihm stehen. Nun zittert die Mutter am ganzen Körper, macht dann einen kleinen Sprung auf das Junge zu, wobei sie den Vorderkörper hebt und ihre Vorderbeine dicht vor dem Jungen hart aufschlägt. Dieses springt beiseite, drückt sich in eine Nische, hält aber die Beute fest. Die Mutter wendet sich, sucht weiter, wandert unruhig im ganzen Netz herum, begegnet wieder dem Jungen mit der Beute, springt abermals vor dieses, verfolgt es seitlich aus der Röhre hinaus auf den Käfigboden, läßt dann ab, wandert weiter, spinnt an anderer Stelle des Wohnraumes im Zickzack und im Kreis über den freien Röhrenboden und wird ruhiger. Als sie wieder diesem Jungen begegnet, läßt sie es unbehelligt. Bis jetzt sind 20 min vergangen. Nach kurzer Sitzpause wiederholen sich die Anwandlungen der Mutter. Sie wird unruhig, läuft mit kurzen, ruckartigen Suchbewegungen umher, bedroht abermals das Junge, indem sie sich mit erhobenen, abgewinkelten Palpen und vorderen vier Beinen vor es stellt. Als das Junge mit der Beute weglaufen will, versperrt sie ihm mit den Vorderbeinen den Weg; als es seitlich zu entschlüpfen versucht, greift sie nach. Das wiederholt sich fünfmal, jedesmal mit den gleichen nervösen ruckartigen Bewegungen. Aber das Junge gibt die Beute nicht her. Dann läßt die Mutter ab, ruckt mehrmals wie schimpfend am Netz und geht mit stapfenden Schritten in der Wohnung auf und ab. Da verläßt eines der vor Tagen eingesetzten markierten Jungen aus einer anderen Brut durch eine hintere Nebenöffnung die Wohnröhre und flüchtet durch die geöffnete Käfigwand ins Freie. Ihm wurde es zu „ungemütlich“. Als ich es wieder vor die Röhrenmündung setze und seiner Rückkehr nachhelfe, springt das ♀ blitzschnell herbei, kontrolliert das sofort stehengebliebene Adoptivkind durch Auflegen des rechten Palpus auf die Abdomenwurzel und geht nach ruckartiger Umkehr langsam zurück. Das Junge läuft hinterdrein. In der Mitte des Röhrenschenkels dreht sich die Spinnenmutter wieder auswärts, kümmert sich aber nicht um das vorbeilaufende Junge, sondern bleibt ruhig sitzen und beginnt die Palpen zu putzen. Nach etwa 2 min erscheinen drei eigene Junge im Wohnraum und Röhrengang. Als sie sich unbekümmert ihrer Mutter nähern, fährt diese herum und kontrolliert das nächststehende. Dann eilt sie in den Wohnraum, springt auch auf die anderen Jungen zu, die ihr in den Weg kommen, und kontrolliert sie. Schnell sind alle Jungen verschwunden. Schließlich begibt sie sich wieder auf ihren Lauerposten inmitten des Röhrenschenkels. Da lasse ich ein ♀ von *Hahnia helveola* an seinem Faden langsam an der Röhrenmündung aufs Netz. Kaum ist es etwa 3 cm vor der Netzinsassin weich aufgesetzt, kommt diese etwas zögernd heran, beißt nicht sofort zu (sie scheint wegen der Ähnlichkeit des Laufes mit dem der Jungen oder wegen der Erfahrung mit dem vorher an der gleichen Stelle zurückgesetzten Jungen unentschlossen zu sein) nimmt aber auch nicht die Haltung wie zu einer Kontrolle an; die *Hahnia* entfernt sich blitzschnell seitwärts um 1,5 cm und bleibt dann unbeweglich stehen. Das *Coelotes*-♀ wendet sich ihr sofort zu und wartet ab. Nun führe ich eine Nadelspitze bis 2 mm vor die Hauptaugen der *Coelotes*-Mutter.

Als sie nicht reagiert, spieße ich ein totes *Coelotes*-♀ an diese Nadel und führe sie sowohl von der Seite als auch von oben so dicht an ihren Kopf, daß ihn die stark abgewinkelten Vorderbeine der „Attrappe“ fast berühren. Wieder bleibt jede Reaktion aus. Die *Hahnia* ist in der Zwischenzeit unbeweglich sitzen geblieben. Als sich *Coelotes* dann umwendet, sucht *Hahnia* zu entkommen, wird eingeholt, gefaßt, aber wieder nicht gebissen, sondern ausgelassen. Als sie davonläuft, ruckt *Coelotes* mehrfach, worauf *Hahnia* die Fluchtgeschwindigkeit steigert. Während *Coelotes* abwartend dasteht, lasse ich ein *Bolyphantes*-♀ an seinem Faden 3 cm vor ihm aufs Netz. Dieses wird beim vorsichtigen Aufsetzen offenbar gar nicht bemerkt und bleibt einige Sekunden unbeweglich sitzen. Erst als es einige Schritte läuft, springt *Coelotes* blitzschnell auf es zu, greift aber mit den Cheliceren über das Ziel hinaus (es sieht so aus, als hätte er beim Sprung einen Vorhaltewinkel mit einberechnet, der aber falsch war, weil *Bolyphantes* sofort stehenblieb), reißt sich ein Stück zurück, tastet kurz nach der Kleinspinne, die daraufhin sofort wegstrebt, faßt sie mit den Vorderbeinen, richtet sie zum Biß zurecht und tötet sie. Nach kurzem Halten zwischen den Cheliceren trägt er den Leichnam (ohne ihn ausnahmsweise zuerst in die Röhre zu bringen) an die offene Käfigseite und wirft ihn dort hinaus. Dann geht er langsam in die Wohnung und putzt sich ausgiebig; aber kein Junges kommt.

Die Vorenthaltung von Spinnennahrung durch dieses ♀ geschah sicher nicht der Jungen wegen. Es fehlte ihm offensichtlich selbst der „Appetit“ an derartiger Beute. Dies mochte auf einer geruchlich-geschmacklichen Abneigung beruhen und vielleicht mit einer unangenehmen Erfahrung mit fremdartigen Spinnen in Zusammenhang gestanden haben; es könnte aber auch eine bemerkenswerte Verhaltensvariation gewesen sein, in der ein deutlicher *Behandlungsunterschied zwischen Beutetieren und Feinden* zum Ausdruck gekommen ist, und es wäre schwer zu sagen, ob ein solcher als Weiterentwicklung oder als Atavismus aufzufassen ist. Auch die Bemühungen des ♀, wieder in den Besitz der abgegebenen Beute zu gelangen, galten sicher nicht dem Futter schlechthin, sonst hätte es bei den anschließenden Spinnenfängen Gelegenheit gehabt, die Beute selbst zu verzehren; sie bezogen sich vielmehr speziell auf das feindliche Objekt, an das es sich plötzlich erinnert oder dessen Nähe es durch Geruchswahrnehmung festgestellt hatte. Daher die wiederholte Suche, das Abtasten des Röhrenbodens, das Rucken und auch die Unsicherheit, die sich in einer vermehrten Kontrolle der Jungen ausgedrückt hat.

Eine andere *Coelotes*-Mutter hatte die Gewohnheit, mit kleiner Beute — seien es erbeutete Kleinspinnen und Kleininsekten oder verabreichte Insektenteile — nach kurzer Einspeichelung in der Wohnröhre hin- und herzuzugehen, wobei sie mit den Vorderbeinen in Nischen und durch seitliche Öffnungen tastete, als suchte sie nach einem Jungen, dem sie das Futter hätte verabreichen können. Und in der Tat, wenn sie einem solchen irgendwo begegnete, ließ sie das Futter in dessen unmittelbarer Nähe fallen, ohne eine Bettelreaktion abgewartet zu haben. Gelegentlich erfolgte, wenn das Junge seitlich von ihr stehen-

geblieben war, sogar eine Hinwendung zu diesen. Dabei tastete sie gar nicht nach dem Jungen, sondern war offenbar auf Grund seines Laufes und, wenn es stehengeblieben war, seiner Netzbelastung, vielleicht auch durch ergänzende optische Eindrücke über seinen augenblicklichen Standort voll orientiert, wandte sich ihm zu und ließ das Futter fallen. Dann drehte sie sich um und ging auf ihren Lauerposten zurück. Begegnete sie aber keinem Jungen, begab sie sich nach einiger Zeit ebenfalls auf ihren Lauerposten und saugte an der Beute weiter, um sie dann dort fallen zu lassen und erst später (gewöhnlich nachts) an den Abfallort zu tragen. Bei ihr löste also wie in den obenerwähnten Fällen der Erschütterungsreiz des Jungenlaufes allein schon die Futterabgabe aus, und das Besondere in ihrem Verhalten war, daß sie diesen Reiz anscheinend gesucht hat. Wurde ihr die Beute nämlich schon vorher abgettelt, unterblieb der Rundgang. In dem Verhalten dieser Spinnmutter finden wir einen weiteren und sehr wesentlichen Entwicklungsschritt in der Nahrungsfürsorge angedeutet und teilweise erreicht: *Das Futter wird den Jungen direkt zugetragen und mit einer gerichteten Zuwendung überreicht.* Keine der anderen *Coelotes*-Mütter ließ eine kleine Beute allein auf die Annäherung eines Jungen hin fallen; dazu waren bei ihnen stets mehr oder minder intensive Bettelbewegungen notwendig. Übrigens unterschied sich die Behandlung und Überlassung großer Beuteobjekte bei diesem ♀ in keiner Weise von der der übrigen Mütter.

Als weitere abnorme Fütterungsweise wurde bei einem einzigen ♀ regelmäßig ein *Erbrechen flüssiger Nahrung* beobachtet. Dieses erfolgte stets kurz nach dem Beutefang und der Nahrungsaufnahme (Einspeichelungs-Saug-Akt) des ♀ und wurde in Zeitabständen von $\frac{1}{2}$ bis 2 min wenige Male wiederholt. Eine spätere Abgabe von Nahrungsreserven aus den Coeca habe ich nicht festgestellt. Das ♀ erbrach erstmals, nachdem es nach dem Schlüpfen seiner Jungen wieder Beute gefangen und Nahrung zu sich genommen hatte. Die Jungen verließen den Kokon in der Nacht zum 13. 4. und häuteten sich in der Nacht zum 18. 4. Das ♀ ging erst am 24. 4., also erst 11 Tage nach dem Erscheinen der Jungen, wieder an die Beute, während die übrigen Mütter dies spätestens 6 Tage danach taten. Die Beobachtungsnotizen über diese erste Fütterung werden hier im einzelnen wiedergegeben (die Zeitangaben in Minuten rechnen ab Ergreifen der Beute und beziehen sich jeweils auf die verstrichene Gesamtzeit):

♀ Nr. 52 greift erstmals nach dem Schlüpfen seiner Jungen wieder Beute an, einen großen, dicken Mehlwurm, als er an der Röhrenmündung vorbeikriechen will. Nach zwei kurzen Bissen folgt ein 6 min dauernder Lähmungsbiß. Durch diesen platzt der turgeszente Mehlwurm auf, und viel Fettkörper quillt heraus.

6 min. Das ♀ lockert den Cheliceren-Griff und beginnt mit der Einspeichelung.

10 min. Es löst die Cheliceren von der Beute, bleibt neben ihr stehen und legt das linke Vorderbein leicht auf sie. Der Zwischenraum zwischen seinen Cheliceren ist voll von herausgequollenem Fettkörper.

12 min. Die Spinnenmutter läßt den Mehlwurm vor dem Röhreneingang liegen, geht langsam in die Röhre zurück, begegnet dort zwei Jungen, denen sie ausweicht, und speit dann inmitten des Wohnraumes an vier Stellen, die 0,5—1 cm voneinander entfernt sind, eine kaffeebraune Flüssigkeit aufs Netz, und zwar an zwei Stellen je eine größere Menge auf den Röhrenboden, an zwei weiteren je eine kleinere auf den unteren Teil der Röhrenwand. Die beiden Jungen laufen unruhig hin und her, alle übrigen befinden sich noch dicht zusammengedrängt in der Kinderstube.

18 min. Die Mutter bleibt ruhig in der Röhre sitzen. Leichtes Palpenzucken kündigt den Beginn des Putzens an.

19 min 30 sec. Sie beginnt die Palpen zu putzen, zuerst zögernd und pausenreich, dann immer lebhafter. Daraufhin bemächtigt sich eine starke Unruhe der Jungen, sie schwärmen aus der Kinderstube in die Wohnröhre, eines verläßt diese sogar und geht an die Beute. Einzelne kommen zur Mutter und betteln sie an.

22 min 15 sec. Die Mutter geht wieder an die Beute, beißt einmal kurz in sie, beißt dann in den herausgequollenen Fettkörper und bleibt ab 23 min 30 sec untätig neben ihr sitzen. Die Jungen rennen immer unruhiger und lebhafter in der Wohnröhre umher, sammeln sich zum Teil dort, wo das ♀ ausgespien hat, saugen ein wenig, wollen aber nicht recht dort bleiben.

27 min 15 sec. Das ♀ geht in den Wohnraum zurück, speit dort abermals auf den Boden, bleibt dann daneben sitzen und zittert ab und zu am ganzen Körper.

28 min 20 sec. Zwei Junge, die an der Röhrenmündung herumsuchen, stoßen auf die Beute und beginnen daran zu saugen.

30 min 15 sec. Zwei andere Junge rennen aus der Röhre direkt auf die Beute zu. Das ♀ beginnt wieder seine Palpen zu putzen.

31 min 15 sec. Nun dreht sich das ♀ um, geht spinnend in der Wohnröhre ein Stück hin und zurück und bleibt dann — nach auswärts gewandt — am hinteren Ende des Wohnraumes sitzen.

32 min. Daraufhin putzt es kräftig seine Palpen und beginnt auch die Beine durch die Cheliceren zu ziehen. Als ein Junges von vorne auf es zukommt, hebt es den Vorderkörper, dann das Abdomen und läßt das Junge unter seinem Körper hindurchlaufen.

33 min. Drei Junge verlassen die Beute und laufen zurück.

34 min 30 sec. Das ♀ putzt lebhaft seine Beine. Ungefähr 20 Junge sitzen jetzt dort, wo die Mutter zuletzt hingespien hat, und saugen die flüssige Nahrung auf. Nur noch eines befindet sich an der Beute.

35 min. Immer häufiger betteln die Jungen ihre Mutter durch lebhaftes Bestreichen ihrer Extremitäten an. Sie hebt die Beine hoch oder zieht sie weg. Nach weiteren Belästigungen begibt sie sich an das andere Ende des Wohnraumes und putzt sich dort weiter. Aber bald wird sie auch dort angebettelt.

38 min 5 sec. Nun geht sie wieder an die Beute und beißt einige Netzfäden durch, die sich um deren Kopf gewickelt haben. Schätzungsweise 40 Jungen saugen jetzt an verschiedenen Stellen des Röhrenbodens erbrochene Nahrung auf, etwa 20 weitere laufen in der Wohnröhre herum, und ebenso viele sind (wahrscheinlich gesättigt) in die Kinderstube zurückgekehrt; nur eines sitzt an der Beute.

40 min. Als das ♀ den Mehlwurm einziehen will, bewegt er wieder Beine und Vorderkörper, worauf es ihn nochmals in die Brustregion beißt, dann in den Wohnraum zieht und einspeichelt oder daran saugt.) Die herumlaufenden und die durch den Beutetransport von ihren Nahrungsquellen vertriebenen Jungen finden schnell zur Beute und fallen über diese her.

49 min. Als die Beute von Jungen dicht besetzt ist und einzelne die Cheliceren und Augenpartien der Mutter betasten, verläßt diese die Beute, begibt sich in den hinteren Teil der Wohnung und putzt sich.

52 min. Das ♀ beginnt lebhaft zu spinnen, geht dabei weit aufs Tapetum hinaus, beißt einige Randfäden durch und deutet damit eine Netzausbesserung an, die aber nicht ausgeführt wird, kehrt in die Röhre zurück, steigt vorsichtig über die fressenden Jungen hinweg, bleibt im hinteren Teil der Wohnung stehen und putzt sich langsam die Palpen.

Für das eigenartige Verhalten dieses ♀ hatte ich bei der ersten Beobachtung nur die Erklärung, daß es sich des Fettkörpers, mit dem seine Cheliceren so stark verschmiert waren, auf dem Netz entledigen wollte und daß die Farbe der abgegebenen Substanz vom Darminhalt des Mehlwurmes herrühren könnte. Aber schon nach der ersten Wiederholung dieses Vorganges bestand kein Zweifel mehr, daß dabei nicht weiß-gelber Fettkörper abgestreift, sondern braune Flüssigkeit erbrochen wurde. Und in den nächsten Tagen verhielt sich das ♀ genauso, auch nach dem Fang von Käfern und ohne Verschmierung der Cheliceren; nur trug es dann die Beute in die Wohnung, speichelte sie dort ein, verließ sie, wenn die ersten Jungen in seine Nähe kamen (Bettelreize waren hierzu nicht notwendig!) und erbrach dann die Flüssigkeit. Das Nahrungserbrechen war in den ersten 8 Tagen nach seinem Beginn intensiv, d. h. es erfolgte nach jedem Beutefang an einigen Netzstellen und in größerer Anfangsmenge, wurde dann mehr und mehr reduziert und nach insgesamt 14 Tagen ganz eingestellt. Dann erfolgte die Fütterung nur noch durch Überlassen der Beute und unterschied sich in nichts von der anderer ♀♀.

Das Erbrechen wurde jedesmal durch sehr charakteristische Bewegungen eingeleitet, die genau denjenigen glichen, mit der sich die Individuen dieser und (soweit ich beobachtet habe) auch anderer Spinnenarten zum Trinken anschicken, und in entsprechender Körperstellung vollzogen. Während das Tier einige kurze Schritte vorwärts machte und mit den Palpen das Netz abtastete, senkte es den Vorderkörper und brachte dadurch die Mundgliedmaßen dicht an das Netz. In dieser geduckten Stellung verharrte es einige Zeit. Beim Erbrechen eines größeren Quantums, das ungefähr 45 sec dauerte, bewegte es sich nach Abgabe des ersten Tropfens etwas zurück oder zur Seite, so daß die Flüssigkeit über eine Fläche von etwa 0,75 cm² verteilt oder in einem schmalen Streifen von 0,75—1,5 cm Länge ausgestrichen wurde. Nicht immer blieb es in geduckter Stellung; ab und zu ließ es nur die Cheliceren auf dem Röhrenboden, hob den Hinterkörper steil in die Höhe, stemmte ein Hinterbein gegen das Röhrendach und führte mit dem anderen, abgewinkelten in kurzen Intervallen, jedoch arhythmisch schlagende Bewegungen aus. Eine alarmierende Wirkung dieser Bewegungen auf die Jungen war nicht offensichtlich, ist aber wahrscheinlich.

Die Tastbewegungen mit den Palpen vor der Einnahme der „Trinkstellung“ legen die Vermutung nahe, daß für die Wahl des Ortes der Nahrungsabgabe jedesmal bestimmte taktile oder chemische Reize maßgebend waren. Sichere Anhaltspunkte dafür fehlen. Jedenfalls ließen sich keine bevorzugten Punkte feststellen. Und gerade diese Unberechenbarkeit sowohl des Ortes als auch der Körperriechung des ♀ beim nächsten Nahrungserbrechen vereitelte wiederholte Versuche, zu photographischen Aufnahmen von diesem interessanten Vorgang zu gelangen. Als ich dann endlich mit der Kamera zweimal zum „Schuß“ kam, hatte ich gerade Farbfilm (und zwar Umkehrfilm) geladen. Die Farbaufnahmen wirken in Projektion sehr scharf und bieten den großen Vorteil, daß man die erbrochene Nahrung an der Färbung gut erkennt; ihr Nachteil ist nur der, daß mit der Umkopie auf Schwarz-Weiß leider ein sehr merklicher Qualitätsverlust verbunden ist. Sie sind deshalb hier in möglichst genauer Nachzeichnung wiedergegeben (Abb. 21 und 22). Beide Aufnahmen — durch die aufgeschnittene Wand des Wohnraums hindurch photographiert — zeigen den Augenblick des Nahrungserbrechens, zu dem dieses ♀ zweimal kurz hintereinander an fast genau dieselbe Stelle gekommen war, als wollte es einer Gruppe von Jungen, die sich bereits außerhalb der Kinderstube befand, Nahrung zutragen. In beiden Fällen dauerte der Vorgang so lange, daß die in der Nähe befindlichen Jungen noch während des Brechaktes herbeieilen konnten. Ihr Streben zur Nahrungsquelle ist vor allem aus Abb. 21 gut ersichtlich. Einige von ihnen schlüpfen sofort unter die Netzdecke, um von dort aus zum Futter zu gelangen. Der erbrochene Tropfen ist auf Abb. 22 vor den Cheliceren des ♀ zu erkennen. Er wird von den Beinen des daran saugenden Jungen scheinbar umgriffen (in Wirklichkeit sind sie zum Teil hochgezogen).

Eine Bevorzugung der erbrochenen Nahrung vor der eingespeichelten Beute durch die Jungen war nicht zu erkennen. In der Regel waren beide Nahrungsquellen nebeneinander angeboten, und die Kleinen nahmen eben mit derjenigen vorlieb, die sie zuerst gefunden hatten. Wurden sie von der einen verdrängt, gingen sie an die andere (vgl. S. 478). Auch wurde öfters beobachtet, daß die erbrochene Nahrung sowohl von der Oberseite als auch von der Unterseite des Röhrenbodens aufgenommen wurde. Ein kleiner Teil der Jungen war durch Spalten unter den Röhrenboden geschlüpft und hing, mit den Beinen nach oben, an dessen Unterseite. Daraus ergibt sich der eine Vorteil dieser Fütterungsweise: eine Vermehrung der Futterstellen. Der andere besteht vielleicht in einer leichteren Resorbierbarkeit dieser Nahrung. Beides könnte insbesondere den schwächeren Individuen helfen, einen Entwicklungsvorsprung derjenigen Geschwister, die mit einem reichlicheren Dottervorrat bedacht worden waren, aufzuholen und — allgemein

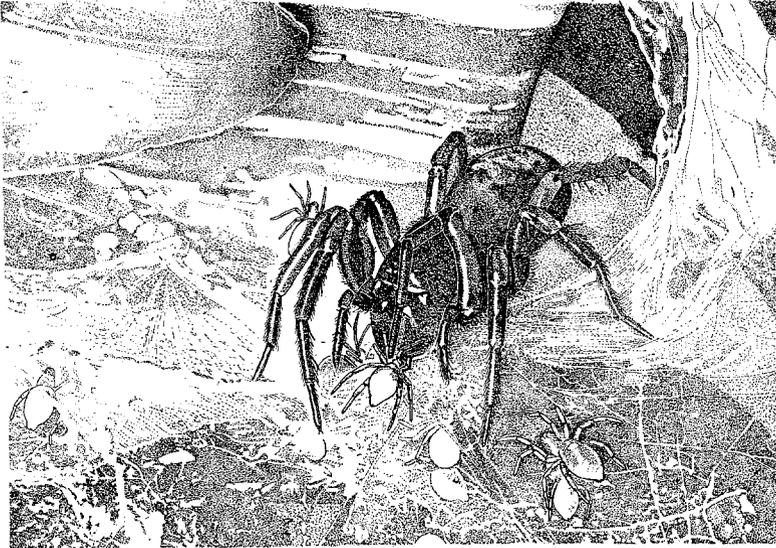


Abb. 21. Eine *Coelotes*-Mutter erbricht im Wohnraum flüssige Nahrung aufs Netz, die von den teils auf, teils unter dem Röhrenboden herbeieilenden Jungen aufgesogen wird.
(Nachzeichnung einer Farbaufnahme)



Abb. 22. Dasselbe ♀ wie auf Abb. 21 beim Nahrungserbrechen. Hier ist der erbrochene Tropfen unter den Cheliceren des ♀ gut zu sehen. Davor sitzt ein saugendes Junges. Zwei andere hängen zur Nahrungsaufnahme an der Unterseite des Röhrenbodens.
(Nachzeichnung einer Farbaufnahme)

gesehen — die Aufzucht einer zahlreicheren Nachkommenschaft ermöglichen.

Der Schritt von der Beuteüberlassung bis zur Fütterung durch Nahrungserbrechen erscheint auf den ersten Blick sehr erheblich, und man ist erstaunt, diesen von einem Einzeltier plötzlich vollzogen zu sehen. In Anbetracht dessen aber, daß in dieser Richtung Zwischenstufen kaum denkbar sind, ist er gewissermaßen der nächste. Auch dieses Verhalten wird offensichtlich von denselben Schlüsselreizen ausgelöst wie die Beuteabgabe; doch ist die Reaktion tiefer greifend. Die Bettelreize oder die Wahrnehmung des Jungenlaufes bewirken nicht nur eine Hemmung der weiteren Nahrungsaufnahme und damit ein Überlassen der Beute, sondern darüber hinaus auch noch ein Erbrechen der bereits aufgenommenen Nahrung. Die intensivere Reaktion läßt sich als Folge eines besonderen, graduell gesteigerten Erregungszustandes dieses Individuums verstehen. Dafür spricht die verspätete Nahrungsaufnahme des ♀ nach dem Schlüpfen der Jungen und sein wiederholtes Zittern während und zwischen dem Nahrungserbrechen. Eine andere Deutungsmöglichkeit, die ich aber für weniger wahrscheinlich halte, wäre die: Das ♀ benützt nach dem Verlassen der Beute das Netz als Ersatzobjekt zum Einspeicheln. Das würde heißen, daß es wesentlich mehr Verdauungsssekret ausschütten würde als die anderen ♀♀, und damit auf das vorher Gesagte hinauslaufen.

Wäre dieses Verhalten bei *Coelotes*-Müttern die Regel, so würde man in dem Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungen und der Fütterungsweise ihrer Mütter eine recht erstaunliche Entwicklung und Leistung des Fürsorgeinstinktes sehen, deren Zweckmäßigkeit sofort einleuchten würde; solange die Jungspinnen noch klein sind, werden sie mit bekömmlicherer „Spezialnahrung“ gefüttert. Da es sich aber (soweit ich das übersehen kann) um ein Ausnahmeverhalten handelt, das vielleicht bei 1% der Mütter vorkommt, ist man leichter geneigt, hierin eine recht zufällige Synchronisation zu erblicken, von deren Selektionswert die weitere Verbreitung dieses Verhaltens in der Zukunft abhängen kann.

In dieser Hinsicht sowie für eine vergleichende Betrachtung ist der Hinweis sehr wichtig, daß eine Fütterung durch Abgabe flüssiger Nahrung auch bei brutpflegenden Theridiiden, jedoch bisher nur bei der Art *Theridion sisyphium* (CLERCK) = *Theridion notatum* (LINNE) beobachtet wurde. Die ♀♀ dieser Art erbrechen die Nahrung aber nicht aufs Netz, sondern lassen sich Flüssigkeitströpfchen vom Mund wegsaugen. MENGE (1843, S. 47. und 1868, S. 162), der an dieser Art eine Brutpflege bei Spinnen überhaupt entdeckt hat, berichtete davon noch nichts; auch BECKER (1895, S. 100) und andere ältere Autoren haben bei ihr nur eine Beuteüberlassung erwähnt. Erst LOCKET (1926, S. 1128) verdanken wir eine derartige Beobachtung: „In diesem Jahr fand ich bei mehreren Gelegenheiten zwei oder drei Jungspinnen rings um die Mutter versammelt, als sie nicht fraß; bei mikroskopischer Untersuchung stellte ich fest, daß ihre Münder auf ihren

gelegt waren. Vermutlich fütterte sie da. Ich habe niemals von einem anderen Beispiel dieses Verhaltens unter Spinnen gehört.“ (Übersetzung aus dem Englischen vom Verf.) BRISTOWE (1937, S. 167) konnte während dreier Sommer im Freiland und in Gefangenschaft bei derselben Art feststellen, daß die ♀♀ „feed their young from their mouth“. „This invariably constitutes the young spiders' first meal, and it is interesting to see the mother hanging down in her snare to allow them to absorb from her mouth the liquid which she exudes for their benefit. Her acquiescence is clearly an established instinct. It is easy to watch the young spiders jostling and pushing one another for positions in the queue, and to see two or three fortunate ones with their mouths immersed in the fluid. Mouth-feeding continues for several days. Later the young spiders share in the insect meals of the adults, and I have seen the mother and perhaps fifty children all partaking of a large insect at the same time.“ SAVORY bemerkt hierzu in einem Nachwort, daß es sonderbar genug wäre, wenn diese besondere Instinkthandlung auf nur eine der vielen Spinnenarten beschränkt wäre. An anderer Stelle (1947, S. 21) schreibt BRISTOWE: „At the appropriate season I often watch our common garden *Theridion notatum* feeding her young. Their first meals are from their mother's mouth. Whilst she hangs downwards, the babies jostle one another to reach the drops of fluid she regurgitates for their benefit. For several days this procedure continues and for several weeks mother and children feed simultaneously on the insect she catches.“ — Bezeichnenderweise bieten also auch die *Theridion*-♀♀ diese Nahrung ihren Jungen nur während der ersten Lebensstage. Die Mitteilungen der genannten Autoren sind leider äußerst knapp gehalten und auf den Sachverhalt selbst beschränkt. Es ist deshalb schwer zu beurteilen, inwieweit hier tatsächlich eine höhere Entwicklungsstufe des Fürsorge-Instinktes vorliegt. Es wäre wichtig, zu wissen, wie lange die Mutter jeweils füttert, ob diese Fütterungsweise wie bei dem einen *Coelotes*-♀ regelmäßig in Zusammenhang mit Beutefang und Nahrungsaufnahme steht und ob die jüngsten Stadien nebenher auch an die eingespeichelte Beute gehen. In Anbetracht der sonstigen Parallelen zwischen *Coelotes* und brutpflegenden Theridiiden halte ich es für möglich, daß diese ♀♀ ihren Mund nicht im Sinne einer besonderen Instinkthandlung, sondern einfach durch die art-spezifische Gewohnheit, nach jedem Beutefang eine bestimmte Hängstellung einnehmen, „anbieten“ und es den durch Duftstoffe angelockten Jungen nicht verwehren, anhaftenden Verdauungssaft oder Nahrungsreste aufzusaugen. Ich erinnere daran, daß auch *Coelotes*-Junge gelegentlich unter die Cheliceren ihrer Mutter kriechen und deren Mund zustreben. Wenn die *Coelotes*-Mutter das nicht länger duldet, ist das vielleicht auf ihre aufrechte Körperstellung zurückzuführen. Seltsamerweise wurde eine solche Fütterungsart bisher bei keiner der übrigen brutpflegenden *Theridion*-Arten festgestellt. WIEHLE (1937), dem wir sehr gründliche biologische Beobachtungen verdanken, hat bei ihnen nur eine Überlassung der Beute gesehen, und NØRGAARD (1956, S. 188) bemerkt zur Brutpflege von *Theridion saxatile* dasselbe ausdrücklich. Nur GERTSCH (1949, S. 164) schreibt: „The common *Theridion notatum* of Europe and no doubt similar spiders from many other parts of the world feed their young for several days by regurgitating fluid upon which the babies make their first meals . . .“, nennt aber keine weiteren Arten.

Im Zusammenhang mit der Fütterung habe ich auch geprüft, ob die Jungen eine *Bevorzugung vorverdauter Nahrung* vor frischer zeigen. Zwar ließ das gute Gedeihen der Jungtiere bei der vollständigen oder teilweisen Aufzucht mehrerer Gelege keinen Zweifel daran, daß auch die jüngsten Stadien einer Vorverdauung der Nahrung durch mütterliches Verdauungsssekret nicht unbedingt bedürfen; doch interessierte

neben einer etwaigen Vorliebe insbesondere auch die Feststellung, inwieweit sie durch das Verdauungssekret chemotaktisch angelockt werden.

Eine größere Anzahl erster Versuche wird hier nur kurz und summarisch erwähnt, da sich bei ihnen die Versuchsanordnung als ungeeignet erwiesen hat, Klarheit in dieser Frage zu gewinnen. Zuerst wurden Gruppen von 25—50 hungrigen Jungen verschiedener Größe in flache Glasschalen von 15,5 cm Durchmesser gesetzt. Der Schalenboden war mit weißem, schwach angefeuchtetem Fließpapier bedeckt. Darauf wurden zwei Fließpapierstreifen von 5 cm Länge und 1,5 cm Breite einander gegenüber und vom Schalenrand je 1 cm entfernt gelegt, von denen der eine (+) mit vorbehandeltem, der andere (—) mit frischem Mehlwurm-Fettkörper gleichmäßig bestrichen war. Auf jeden Streifen wurde selbstverständlich der Fettkörper von gleich vielen (meist vier bis fünf) und ungefähr gleich großen Mehlwürmern gegeben. Die Vorbehandlung erfolgte in zweierlei Weise: Entweder ließ ich die Mehlwürmer vorher von Spinnenmüttern abtöten, eine halbe Stunde lang einspeicheln und verwendete dann ihren Inhalt, oder ich entnahm mehreren durch Gehirnstich getöteten ♀♀ den gesamten Darmtrakt, preßte den Inhalt heraus und strich ihn über frischen Fettkörper. Zwischendurch wurde zur Kontrolle noch ein dritter Fließpapierstreifen in die Schale gelegt, der mit gewöhnlichem Leitungswasser (W) getränkt war; in solchen Fällen wurden die Streifen in Form eines Dreisternes angeordnet. Eine Kennzeichnung der + - und - - Streifen wäre nicht notwendig gewesen; denn alsbald unterschieden sie sich von selbst sehr augenfällig: Der frische Fettkörper blieb heller, und seine gleichmäßige ausgestrichene Schicht trat mehr und mehr zu kugeligen Klumpen zusammen. Der angedaute hingegen verfärbte sich dunkelbraun bis schwärzlich und blieb feuchter und flach ausgestrichen. Es war deshalb nicht ausgeschlossen, daß auch Farbe und Form der Nahrung den Belauf bis zu einem gewissen Grade hätten beeinflussen können; doch habe ich davon nichts gemerkt.

Bei den ersten Versuchen wurde in bestimmten Zeitabständen von 5, 10 oder 15 min einfach gezählt, wie viele Junge auf der einen oder anderen Nahrungsquelle saßen. Die Zählungen ergaben, daß der Besuch beider Streifen im großen und ganzen ziemlich ausgeglichen war. Die eingesetzten Jungtiere wandten sich, nachdem sie anfangs bevorzugt am Rande der Schale entlang- und an den Streifen vorbeigelaufen waren, bald den mittleren Schalenpartien zu und nahmen mit derjenigen Nahrung vorlieb, auf die sie eben zuerst gestoßen waren. In ihrem Verhalten spielte also der Zufall eine bedeutende Rolle. Auch wenn die Streifen zwischendurch parallel nebeneinander gelegt worden waren, so daß der Geruch des Verdauungssaftes auf dem + -Streifen die Tiere vom - -Feld hätte herüberlocken können, änderte sich die Verteilung nicht eindeutig. Um die Jungen sodann gewaltsam auf die beiden Möglichkeiten aufmerksam zu machen, habe ich bei weiteren Versuchen nach jeder Zählung von den gewählten Streifen vertrieben. Der Erfolg war lediglich der, daß sie von + auf - überwechselten und umgekehrt. Immer schienen sie zufrieden zu sein, überhaupt Futter zu haben, und keines, das einmal die + -Nahrung geschmeckt hatte, suchte wieder danach, woran sie allerdings auch die Vertreibung gehindert haben kann. Zur genaueren Registrierung habe ich die Versuchstiere dann noch markiert. Diejenigen, die sich bei + niedergelassen hatten, erhielten einen kleinen roten Farbtupfen auf das Abdomen, die - -Gäste auf ein Hinterbein. Die Markierung machte Zwischenzählungen überflüssig, erforderte aber unablässige Kontrolle. Nach längerer Versuchsdauer konnte die Verteilung einfach an den Marken abgelesen werden. Aber selbst die behutsam vorgenommene Markierung störte viele, so daß sie auf den anderen Streifen überwechselten. Waren Hungrige zuerst auf den W-Streifen geraten,

augten sie auch dort etwas; doch blieben sie nie länger darauf sitzen, so daß dieser bei den meisten Zählungen frei war. Und dies war zunächst das einzige Ergebnis: daß Nahrung jeder Art gegenüber Wasser eindeutig bevorzugt wurde.

Einige Beispiele. a) 44 Junge aus Freilandnetzen, Gesamtlänge 3,0—3,5 mm, 3 Tage ohne Nahrung in Gefangenschaft. Versuchsdauer: 1 Std. Ergebnis: 22 auf + und —; 7 nur auf +; 4 nur auf —; 11 auf keinem Streifen (keine Ausfälle).

b) 14 Geschwister, in Gefangenschaft geschlüpft, kurz nach der ersten Häutung, bisher ohne Futter, Durchschnittsgröße: 2,4 mm. Versuchsdauer: 30 min. Ergebnis: 2 auf + und —; 4 nur auf +; 4 nur auf —; 4 auf keinem Streifen (keine Ausfälle).

c) 30 Junge aus mehreren Freilandnetzen, verschieden groß, 6 Hungertage in Gefangenschaft. Versuchsdauer: 1 Std. Ergebnis: 18 auf + und —; 3 nur auf +; 5 nur auf —; 3 auf keinem Streifen (2 wurden gefressen, eines davon ist oben mitgezählt).

d) 34 Junge aus Brut 61, Größe 3,4—3,6 mm, 4 Hungertage vor dem Versuch. Versuchsdauer: 90 min. Ergebnis: 8 auf + und —; 20 nur auf +; 4 nur auf —; 2 auf keinem Streifen (sie fraßen Geschwister, die bereits markiert waren und oben mitgezählt sind).

Das letztgenannte Ergebnis war bei dieser Versuchsanordnung das einzige, das eine eindeutige Bevorzugung des + - Streifens erkennen ließ und mich im Verein

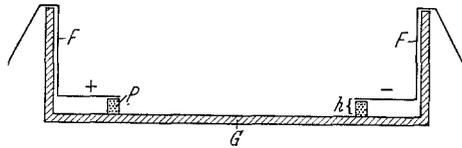


Abb. 23. Schema der Versuchsanordnung. *G* Glasschale von 25 cm \varnothing , deren Boden mit Fließpapier belegt war; *F* geknickte, über den Schalenrand gelegte Fließpapierstreifen, die im unteren, horizontal gestellten Teil (5 x 3 cm) mit Nahrung (+ oder —) oder mit Wasser (*W*) getränkt waren; *P* Plastilinstützen; *h* Entfernung der Nahrung vom Schalenboden

mit mehrfach festgestellter leichter Betonung von + bei anderen Versuchen (vgl. Beispiel a) veranlaßte, diese Frage mit veränderter Methode weiter zu prüfen. Durch die Neuordnung, die sicher nicht die bestmögliche war, wollte ich möglichst verhindern oder zumindest einschränken, daß die Versuchstiere beim planlosen Umherstreifen rein zufällig auf Nahrungsbrei treten und somit auch ohne Beachtung von Duftquellen allzu mühelos an den gedeckten Tisch gerieten. Es wurden deshalb die getränkten Fließpapierstreifen in bestimmtem Abstand vom Schalenboden horizontal aufgehängt, mindestens so hoch, daß die Tiere unbehindert darunter hindurchlaufen konnten. Bei Reaktion auf die Duftstoffe aber hatten sie die Möglichkeit, durch Hochrecken der Vorderbeine die Unterseite des Streifens direkt zu erklettern oder ihn auf dem Umweg über die Plastilinstützen, unter Umständen auch über den äußeren Schalenrand zu erreichen (Abb. 23). Zwar war auch durch diese Anordnung nicht ausgeschlossen, daß die Spinnen auf den genannten Umwegen rein zufällig an die Nahrung gelangen konnten; doch war diese „Chance“ bei + und — gleich, und die fast völlige Meidung des *W*-Streifens bewies, wie wenig die hungrigen Tiere zu zielloser Kletterei aufgelegt waren. Die Versuchstiere wurden markiert. Sie entstammten alle Freilandnetzen und waren verschieden groß. Sie wurden vorher in sechs ungleich starke Gruppen geteilt und 5 Tage lang ohne Nahrung, aber mit reichlich Flüssigkeit in gesonderten Schalen auf Nylongewebe gehalten. Während dieser Zeit war eine zunehmende Netzbautätigkeit und Verselbständigung zu beobachten. Durch Kannibalismus entstanden bis zu 25% Ausfälle. Alle Versuche wurden bei gedämpftem Tageslicht ausgeführt und bei jeder Zählung nur die Neankömmlinge gerechnet. Nach jeweils zwei Versuchen wurden die Fließpapierstreifen mit frischem Futter beschickt. Um eine Beeinflussung des Belaufes durch Phototaxis zu vermeiden,

habe ich die Schalen wiederholt um 180° gedreht, so daß abwechselnd die + und die — Seite dem Fenster zugekehrt war. Der jeweilige Lichteinfall ist in der Tabelle durch einen Pfeil angezeigt.

Tabelle

Zeit in Minuten nach Versuchsbeginn	Neuankömmlinge auf														
	Gruppe 1 (66 Junge) h = 6 mm			Gruppe 2 (etwa 40 Junge) h = 6 mm			Gruppe 3 (37 Junge) h = 10 mm			Gruppe 4 (45 Junge) h = 10 mm			Gruppe 5 (über 40 Junge) h = 15 mm		
	+	—	W	+	—	W	+	—	W	+	—	W	+	—	W
5	→3	5	←0	1	2	←0	0	1	←0	→1	2	0	2	1	←0
10	11	2	←0	3	1	0	2	0	0	3	1	0	0	0	0
15	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0
20	→1	1	0	→4	2	0	→1	0	0	0	1	←0	→1	0	0
25	2	0	0	2	3	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0
30	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
35	3	1	←0	2	1	←1	0	0	←1	→0	2	1	1	0	←0
40	1	2	0	3	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
45	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0			
Summe 45	23	12	0	18	10	2	7	5	1	13	7	2	5	2	0

Beim Versuch mit der sechsten Gruppe (29 Junge) wurden die + - und — Streifen vergleichsweise wie bei früheren Versuchen auf den Schalenboden gelegt.

Zeit in Minuten nach Versuchsbeginn	Neuankömmlinge auf	
	+	—
5	3	3
10	0	1
15	1	3
20	4	0
25	5	2
30	1	2
35	2	1
40	1	2
45	0	0
Summe 45	17	14

Zusammengerechnet ergaben alle Zählungen folgende Verteilung der Jungen über hoch gestellte Nahrungsquellen:

+	—	W
66	36	5

Daraus geht hervor, daß dann, wenn die Nahrung schwerer erreichbar war und der Zufall beim Auffinden derselben eine geringere Rolle spielte, die eingespeichelte eine fast doppelt so starke Lockwirkung ausübte. Sobald die Fließpapierstreifen aber wieder auf den Boden gelegt waren, fiel die Bevorzugung des + -Streifens wie bei früheren Versuchen nicht mehr so sehr ins Gewicht. Mit zunehmender Entfernung der Nahrungsquellen vom Boden nahm der Belauf merklich ab. Schon bei 15 mm Abstand fanden nur noch einzelne Tiere auf Umwegen zum Futter. Mit entsprechend abgewandelten und verfeinerten Methoden ließen sich spezielle Untersuchungen über den Geruchssinn von Spinnen, die seit langem dringend erwünscht wären, durchführen. Hierfür erscheint mir *Coelotes* ein besonders geeignetes Versuchsobjekt zu sein.

Nicht nur die Verteilung, sondern auch das Verhalten der Jungen gab zu erkennen, daß sie die Nahrung auf geringe Entfernung wirklich

rohen. Ein Kontakt mit den Vorderbeinen, wie man ihn auf Grund der bisherigen Untersuchungen bei Spinnen gewöhnlich für notwendig hält, war dazu offensichtlich nicht erforderlich. Die reagierenden Tiere waren unter den Streifen gelaufen, stehengeblieben und erhoben die Vorderbeine tastend nach oben zur Nahrung. War diese höher und nur mehr auf Umwegen zu erreichen, so hatte ich auch dabei vielfach den Eindruck, als sei der Umweg erst nach vorheriger Geruchswahrnehmung eingeschlagen worden: Die Jungen suchten zum Teil recht offensichtlich nach der Duftquelle. Eine Spontanneigung, erhöhte Gegenstände zu erklettern, hat dieses Verhalten sicher nicht bestimmt; dazu hätte in diesem Falle nur eine Flucht tendenz veranlassen können, gegen deren stärkeren Einfluß aber der seltene Besuch des W-Streifens spricht.

Ich nehme an, daß auch im Netz das Auffinden der von der Mutter erlegten Beute durch die Jungen von Geruchswahrnehmungen unterstützt wird, wenigstens auf sehr kurze Entfernung, und habe deshalb bei meinen Beobachtungen und Versuchen die Möglichkeit nicht außer acht gelassen, daß die Anlockung der Jungen gar nicht so sehr von den mütterlichen Bewegungen als vielmehr von den Duftstoffen der eingespeichelten Nahrung ausgehen könnte. Besonders in solchen Fällen, wo einzelne Junge plötzlich ihren Schlupfwinkel verließen und zielstrebig auf ihre Mutter zueilten, wenn diese einen kleinen, gereichten Nahrungsbrocken einspeichelte, schien mir in Anbetracht der dabei entstehenden geringfügigen Netzschwingungen eine chemotaktische Anlockung viel wahrscheinlicher zu sein. Aber jeder Versuch, bei dem die Nahrung möglichst erschütterungsfrei ins Netz gelegt wurde, bewies die unerhebliche und untergeordnete Lockwirkung des Duftes gegenüber den mütterlichen Bewegungen. Bis zu 60 und 90 min waren kleine, mit Futter und Verdauungssaft getränkte und vorsichtig in die Wohnröhre gelegte Fließpapierstückchen von den Jungen unentdeckt geblieben; aber sobald sich ein Muttertier damit beschäftigte, kamen sie herbeigeeilt. Der Geruchssinn schien also dem Tastsinn ebenso „nachsensitiv“ zu sein und diesen zu ergänzen wie der Gesichtssinn, und es ist noch zu prüfen, ob sich die Tiere nicht dann mehr von ihm leiten lassen, wenn sie — wie bei obigen Versuchen — der Netzunterlage beraubt sind und damit der gewohnten Tastorientierung entbehren.

II. Disposition der Weibchen

Über die Frage, inwieweit bei den Spinnenmüttern überhaupt eine Brutpflegedisposition (im Sinne einer Brutpflege Stimmung) vorliegt, konnte ich noch keine Klarheit gewinnen. Ihre Reaktion auf Bettelreize wie überhaupt ihre leichtere Einstellung auf den Zuwachs lassen eine solche annehmen, und an anderen Stellen dieser Arbeit habe ich diese Annahme stillschweigend gemacht. Die Beurteilung dieser Frage

wird indessen sehr erschwert durch erhebliche Verhaltensunterschiede, die gerade die Haupthandlung der Nahrungsfürsorge, die Futterabgabe, betreffen und sich vor allem in der ersten Zeit nach dem Erscheinen der Jungen bemerkbar machen. In dieser Hinsicht gibt es — vom menschlichen Beobachter aus gesehen — „gute“ und ausgesprochen „schlechte“ Mütter. Diese erscheinen noch längere Zeit nach dem Schlüpfen der Jungen höchst eigennützig, können sich jedesmal nur schwer von der Beute trennen, und wenn sie es tun, zeigen sie oft eine erhebliche Reaktionsminderung, die so weit gehen kann, daß sie eine weitere Beute, die aufs Netz geraten ist, entkommen lassen und dadurch keinen Vorrat schaffen; jene hingegen überlassen den Jungen alsbald die Beute, verkriechen sich nicht wie verjagt und vergrämt in eine abgelegene Nische, sondern bleiben wachsam in der Nähe der fressenden Jungen und behalten sowohl zur Abwehr von Feinden als auch zum Fang weiterer Beute eine hohe Handlungsbereitschaft. Auch sie kehren ab und zu zur Beute zurück, aber nicht, um hineinzubeißen, sondern nur um „nachzusehen“. Bei solchen Kontrollgängen drücken sie sich entweder seitlich an den fressenden Jungen vorbei, indem sie schräg an einer Röhrenwand entlang laufen, oder steigen — die Krallen an beiden Röhrenwänden einhakend — mit vorsichtigen Schritten über Beute und ansitzende Brut hinweg. Treten sie mit einem Bein auf ein Junges, nehmen sie es sofort mit leicht federnden Bewegungen zurück. Nicht selten kehren sie bald wieder um und gehen abermals über diese Stelle, als interessiere sie das Geschehen um die Beute ungemein, und der Beobachter kann sich mitunter des Eindrucks nicht erwehren, als drücke die Art, mit der sie sich schließlich neben der Brut niederlassen, volle Zufriedenheit mit dem Appetit der Jungen und der Verwendung der Beute aus. Hier glaubt man sozusagen „auf Schritt und Tritt“ die unmittelbare Wirksamkeit eines mütterlichen Fürsorgeinstinktes zu erkennen, und die Jungen scheinen einbezogen zu sein in die Welt der Mutter; dort aber herrscht der Eindruck vor, als wären die Jungen (wenigstens in den ersten beiden Wochen ihres Daseins) zu einem recht zweifelhaften Schmarotzerdasein verurteilt. Übrigens blieben derartige Verhaltensunterschiede bei einer ganzen Reihe von ♀♀ während der gesamten Brutpflege bestehen und ließen keinen Zweifel daran, daß es sich hier um verschiedene „Persönlichkeiten“ handelte, wie sie KÄESTNER (1950, S. 47) auch unter seinen Springspinnen begegnet waren. Auch die Qualitäten einer „schlechten“ Mutter reichen jedoch vollkommen aus, um eine genügende Versorgung der Brut zu garantieren. Soweit es nun (wie meist) lediglich die Verhaltensunterschiede der Mütter während der ersten Mahlzeiten ihrer Jungen betrifft, könnten die Prädikate „gut“ und „schlecht“ auch gerade verkehrt gegeben sein; denn für die Jungen ergibt sich ein so zweckmäßiger Zusammenhang zwischen Futter-

bedarf und Futterabgabe, daß zu fragen ist, ob die scheinbare „Eigennützigkeit“ gewisser Mütter nicht vielmehr Ausdruck eines höchst sinnvollen Fürsorgeinstinktes ist. Solange nämlich die Jungen noch von ihrem Dottervorrat zehren, sättigt sich die Mutter nochmals gründlich; dadurch, daß sie während der ersten Fütterungen wiederholt zur Beute zurückkehrt, sie an verschiedenen Stellen beißt und einspeichelt, macht sie diese gerade für die jüngsten Stadien zweifellos besser zugänglich und vielleicht auch bekömmlicher. Dieser sinnvoll erscheinende Zusammenhang könnte aber ebenso ein Produkt des Zufalls sein, das die Ausbildung besonderer Instinkthandlungen solcher Art überflüssig gemacht haben mag; denn in das Bild vollkommener Zweckmäßigkeit will die Tatsache schlecht passen, daß die Mütter den Jungen die Nahrung zwischendurch entreißen und damit genau das Gegenteil von dem im vorhergehenden Abschnitt Gesagten tun: Sie machen sie (wenigstens vorübergehend) unzugänglich.

Die starke Reaktionsminderung, die sich bei allen ♀♀ wenigstens in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen ihrer Jungen einstellt und die bei „schlechten“ Müttern längere Zeit anhält, fügt sich schlecht in die Vorstellung, daß die ♀♀ mit der Eiablage in einen Brutpflegekreis eingetreten seien; denn dann wäre anzunehmen, daß die ihrer Disposition adäquaten Erschütterungsreize des Jungenlaufes gleichsam erwartet würden. Ich habe im vorigen Abschnitt von der Möglichkeit eines Reifungsprozesses der Instinkthandlung „Futterabgabe“ gesprochen. Das würde voraussetzen, daß es sich dabei tatsächlich um einen Fürsorgeinstinkt handelt. Dessen bin ich mir aber nicht sicher. Vier Müttern habe ich ihre Jungen 6 Std nach dem Schlüpfen genommen und nach 4—6 Tagen wieder ins Netz zurückgesetzt. Die Mütter empfingen sie nicht „freundlicher“ als am ersten Tage und waren ebensowenig auf diesen Besuch „eingestellt“ wie ♀♀, die noch vor der Eiablage standen. Statt irgendeines Anzeichens der Befriedigung darüber, daß der spezifische Schlüsselreiz ihre (angestauten) Fürsorgehandlungen nun endlich in Gang setzen würde, jagten sie ihre Jungen durch unruhiges Umherlaufen und häufiges Kontrollieren in Schlupfwinkel und waren schließlich, nachdem eine Beseitigung dieser Störungsursache nicht gelungen war, „vergrämt“. Weit deutlicher zeichnen sich in dem Gesamtverhalten der Spinnenmütter ihren Jungen gegenüber die auf S. 425 aufgezeigten Gesetzmäßigkeiten in der Reaktion auf wiederholte Reize bestimmter Qualität und Richtung ab, und diese halte ich zumindest für die *Reaktionsgrundlage, auf der sich diese Brutpflege entwickelt hat*. Ob der spezifische Reiz des Jungenlaufes im Laufe der phylogenetischen Entwicklung schon bedeutungsvoller geworden ist als irgendein andersartiger Erschütterungsreiz gleicher Intensität und somit den einer Brutpflegedisposition der ♀♀ adäquaten Schlüsselreiz darstellt, ließ sich

noch nicht erweisen. Die Auslösung wesentlicher Fürsorgehandlungen würde auf seiten der Spinnenmutter nicht unbedingt eine endogen gesteuerte Disposition erfordern. Die Hemmung vor dem Kindermord könnte der ausschlaggebende Steuermechanismus für diese Art von Nahrungsfürsorge sein. Dieser aber muß in jedem Falle bereits angeboren sein. Er könnte nicht durch Negativdressur und noch weniger durch reizspezifische Ermüdung oder Gewöhnung an den Jungenlauf zustande kommen. Die Fanghandlung als Reaktion auf einen bestimmten Erschütterungsreiz läßt sich nur dann durch Negativdressur unterbinden, wenn dieser erfahrungsgemäß mit Strafe oder wenigstens mit „Leerlauf“ (einem Leer-Ausgehen), kurz mit negativer Valenz, behaftet ist. Da die Jungen aber wie andere Spinnen genießbar und einem erwachsenen Tier gegenüber wehrlos sind, können sie selbst keine unangenehmen Erfahrungen mitgeben und deshalb in direkter Weise nichts zu diesem Dressurvorgang beitragen. Es muß deshalb schon angeborenermaßen ein Hemmungsmechanismus ausgebildet sein, der ein Junges für die Mutter spätestens bei genauerer Untersuchung als „ungenießbar“ erscheinen läßt, damit eine Negativdressur überhaupt beginnen und schließlich so weit fortschreiten kann, bis die Mutter nicht einmal mehr auf die von Jungen erzeugten Netzerschütterungen reagiert. Auch wenn eine Brutpflegedisposition fehlen würde und der Jungenlauf nicht die Bedeutung eines Schlüsselreizes zur Auslösung von Fürsorgehandlungen erlangt hätte, wäre auf Grund einer solchen Negativdressur der besondere Erregungszustand der Spinnenmütter, der bis zum Nahrungserbrechen führen kann, sowie die Steigerung ihres Aktualspiegels (Erweiterung des Fangtapetums, anhaltende Bereitschaft zum Beutefang) in der Weise vorstellbar, daß die ♀♀ durch fortgesetzte Wahrnehmung eines nicht bedeutungslosen (wie er es nach Gewöhnung wäre), sondern ausgesprochen „negativen“ Reizes in Erregung versetzt werden und ihre angestaute Erregung an andersartigen, „positiven“ Reizen, die von einem Beutetier ausgehen, mit um so höherer Handlungsbereitschaft abreagieren. Tatsächlich ließ sich bei zwölf adulten ♀♀, die noch vor der Eiablage standen, sowie bei drei subadulten ♀♀ durch Beigabe von 8—15 Jungen eine Art Brutpflege in Gang setzen. Sogar zwei subadulte ♂♂ wurden dadurch scheinbar zu sorgenden „Vätern“ gemacht. Alle diese Individuen zeigten ein den Müttern recht ähnliches Verhalten, was freilich bei dem Mangel an spezifisch mütterlichen Fürsorgehandlungen keine besondere Leistung war. Anfangs vertrieben sie die Jungen durch große Aufregung und Verfolgung. Dann folgte eine mehrtägige Reaktionssperre gegenüber Beutereizen, aber schließlich fingen sie wieder Beute, ließen die herankommenden Jungen daran teilhaben und überließen ihnen diese sogar. Und doch kam kein richtiges Familienleben zustande. Die vorzeitig zu Müttern gemachten Tiere behielten

alle eine ziemlich starke Unruhe, die sich unter anderem in häufigerem Umherlaufen und wahrscheinlich vor allem in heftigerem Auftreten äußerte. Diese Stimmung übertrug sich auf die Jungen. Keines wagte sich recht allein zur „Stiefmutter“ (Einzelgänger geben eher Anlaß zu Kontrollen), und in keinem Falle sah ich eine Bettelreaktion. An großer Beute hingegen, an die die Jungen im Verband ohne weiteres gingen, berührten sie das erwachsene Tier vielfach; doch bin ich im Zweifel, ob die Futterabgabe (das Verlassen der Beute) auf demselben Mechanismus beruhte, da sie oft lange auf sich warten ließ. Es ist deshalb anzunehmen, daß sich die Muttertiere auf die Anwesenheit von Jungen dispositionsmäßig leichter einstellen, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, daß diese Grunddisposition lediglich eine altersbedingte ist und nichts weiter als eine größere „Duldsamkeit“ darstellt.

Auch Anhaltspunkte dafür, daß zwischen Mutter und Jungen über die anschließend besprochenen Reaktionen der Jungen auf mütterliche Lock- und Warnreize hinaus ein *Sozialkontakt*, hier im Sinne eines familiären Zusammengehörigkeits„gefühls“ besteht, haben sich kaum finden lassen. Zwei Beobachtungen deuten aber in diese Richtung. Werden Mutter und Junge ihres Netzes und Unterschlupfes beraubt, etwa beim Fang im Freiland oder beim Umsetzen in einen neuen, netzfreien Käfig, dann drängen sich die Jungen alsbald um ihre (oder eine fremde) Mutter, kriechen, wie ich durch mehrere Aufnahmen belegen kann, unter ihre Beine, ihren Körper oder steigen auf ihren Rücken. Anscheinend suchen sie Schutz. Wie sie zur Mutter finden, ist ungeklärt. In Ermangelung von Netzfäden können sie nicht von Netzerschütterungen geleitet werden. Vielleicht bieten Bodenerschütterungen oder optische Wahrnehmungen einen Ersatz dafür. Zur Klärung der Frage, ob die Jungen über die Anwesenheit und den jeweiligen Standort ihrer Mutter im Netz auch unabhängig von laufenden Erschütterungsreizen orientiert sind, habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, die zwar in Einzelfällen zu überraschenden Ergebnissen, im ganzen gesehen aber zu keinem zweifelsfreien Resultat geführt haben. Die meisten dieser Versuche zielten darauf ab, zuerst die Spinnenmutter durch starke und nachhaltige Einschüchterung in eine Seitenröhre zu „verweisen“, so daß sie zwar im Bereich des Unterschlupfes blieb, sich aber nicht mehr bewegte, und dann ein netzfremdes *Coelotes*-♀ mit Beute vor die Wohnröhre zu setzen. Mich interessierte, wie die Jungen sich verhalten, wenn das fremde ♀ die Beute bearbeitet oder einträgt, obwohl von vorneherein anzunehmen war, daß die Jungen durch die Bewegungen der fremden Mutter ebenso angelockt würden wie durch die der eigenen. Die Einschüchterung der Netzinsassin ließ sich mit Hilfe von Attrappen und Strafreizen leicht erreichen. Weit schwieriger dagegen war es, die Umsetzung des fremden ♀ so durchzuführen, daß dieses den Netzwechsel

wenigstens eine Zeitlang nicht weiter bemerkte und deshalb keinen Anlaß zu Orientierungsgängen oder zur Flucht fand. Wie bei der Prüfung des bekannten „Umdrehreflexes“ von Netzspinnen nach dem Beutefang, die ich im Rahmen von Vorversuchen zur Orientierung von *Coelotes* vorgenommen habe, zog ich die Versuchstiere an Mehlwürmern, die sie unmittelbar nach dem Fang nicht loslassen wollten, auf eine runde, an einer Präpariernadel aufgespießte Scheibe aus Torf (Durchmesser etwa 4 cm), hob sie nach Durchsengung ihres Sicherungsfadens aus dem einen in den anderen Käfig und brachte sie durch weitere Bewegung ihrer Beute auf das fremde Netz. Dies glückte nach einiger Übung in der Regel, und die umgesetzten Tiere verhielten sich auf dem fremden Netz wie auf dem eigenen, d.h. sie waren vorerst ganz mit ihrer Beute beschäftigt. Die meisten Versuche scheiterten aber daran, daß die eingeschüchterte Netzinsassin allzufrüh wieder „Mut faßte“ und die Fremde angriff. Dann kam es jedesmal zu minutenlangen, hartnäckigen Ringkämpfen; denn beide ♀♀ verteidigten ihr wirkliches bzw. vermeintliches Revier und versuchten, sich gegenseitig mit den Vorderbeinen niederzudrücken. Bei keinem der hierbei beobachteten etwa 20 Kämpfe gab es Körperverletzungen. Immer ergriff schließlich die netzfremde Spinne die Flucht, und die Revierverteidigerin gab ihr die Möglichkeit zu fliehen, indem sie ihr höchstens mit einem Scheinangriff nachstellte. Nur zweimal verließen bei diesen Versuchen Junge die Kinderstube, beim einen zwei, beim anderen ein Stück. Sie waren offensichtlich durch die Putzbewegungen des am Röhreneingang neben der Beute sitzenden fremden ♀ alarmiert worden. Alle Jungen liefen aber überraschenderweise nicht zu diesem hin, sondern auf direktem Wege zu der fast ebenso weit entfernten, völlig unbeweglich in einer Seitenröhre kauern den eigenen Mutter und bettelten sie an.

III. Lock- und Warnsignale

a) **Locksignale.** Aus Protokollwiedergaben und gelegentlichen Bemerkungen ging bereits mehrfach hervor, daß die *Jungen über das Vorhandensein von Beute in irgendeiner Weise verständigt werden*. Wie auf ein Alarm-signal hin beginnen nach dem Beutefang der Mutter plötzlich einzelne von ihnen, dann immer mehr in der Kinderstube hin- und herzulaufen. Die Erregung pflanzt sich rasch fort. Bald verlassen sie ihren Aufenthaltsort, um sich dann nach und nach an der Futterquelle einzustellen. Dabei fällt sogleich auf, daß die Mehrzahl der Jungen recht ziellos umherstreift und keineswegs gerichtet auf die Beute zueilt. Sie werden offensichtlich nur alarmiert und suchen dann herum, bis sie auf Genießbares stoßen. Dies ist recht wörtlich zu nehmen; denn sie bemerken die Nahrung oft erst dann, wenn sie mit den Vordertarsen darauftreten. Man sieht nicht ohne Verwunderung, wie viele scheinbar völlig blind dicht neben

dem Körper eines Mehlwurmes entlanglaufen, bis sie plötzlich auf eine Stelle treten, an der der Röhrenboden neben der Beute durch den Einspeichelungsprozeß oder durch herausgequollene Beutesäfte naß geworden ist. Dann bleiben sie stehen, senken wie reflektorisch ihren Vorderkörper und beginnen zu saugen. Erst wenn ihnen diese Futterquelle zu knapp geworden ist, suchen sie im Umkreis und finden schließlich die Beute selbst. Das Verhalten anderer Individuen aber, die gelegentlich aus geringer Entfernung direkt auf die Beute zueilen, macht es wahrscheinlich, daß die Jungen auf kurze Entfernung durch chemische, vielleicht sogar durch optische Reize zur Beute gelenkt werden. Auf die Feststellung einer anlockenden Wirkung des Nahrungseruches wurde auf S. 480 bereits eingegangen. Hier interessieren nun in erster Linie die auf größere Entfernung (über etwa 1 cm) wirksamen Lockreize. Schon das richtungslose Umherschauen der meisten Jungen macht es unwahrscheinlich, daß sie chemotaktisch angelockt werden. Daß eine derartige alarmierende Wirkung vom Beuteduft allein nicht ausgeht, ließ sich experimentell erweisen.

Bei einer Reihe solcher, an verschiedenen Bruten angestellten Versuche wurden nach Entfernung der Muttertiere unter möglichsten Vermeidung einer Netzerschütterung teils frisch getötete und an mehreren Stellen angeschnittene, teils von den Müttern vorher überwältigte und eingespeichelte Mehlwürmer 2,5—5 cm vom Aufenthaltsort der Jungen entfernt in die Wohnröhre gelegt. Die Reaktion auf ein derartiges Beuteangebot war immer die gleiche: Die Masse der Jungen wurde durch Duftstoffe nicht offensichtlich und zumindest nicht so schnell alarmiert. Einzelne, vielleicht zufällig des Weges kommende oder vom Hunger umhergetriebene stießen auf die Nahrung und nahmen sie gerne an; aber es blieb lange bei diesen einzelnen. Erst nach Stunden (die genauen Zeiten habe ich nicht notiert) wuchs ihre Zahl beträchtlich. Dann ging offenbar von den um die Futterquelle sich summierenden Netzerschütterungen durch die Bewegungen der Jungen selbst ein Reiz aus, der andere anlockte (vgl. S. 515). Im Laufe der Zeit (meist während der folgenden Nacht) finden die Jungen auch ohne mütterliche Locksignale zu einer völlig bewegungslosen Nahrungsquelle. Mit der alarmierenden Wirkung aber, die die Spinnenmutter erzielt, läßt sich dieses allmähliche Auffinden des Futters nicht vergleichen. Die Gegenprobe, durch Zurücksetzen der Mutter angestellt, liefert dafür den schlagenden Beweis.

Die Lockwirkung war also in taktilen Reizen zu suchen, die durch spezifische Netzerschütterungen als Folge von bestimmten Bewegungen der Mutter hervorgerufen werden. Der Suche nach diesen *taktilen Auslösern im Sozialverhalten* wurde erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt; denn solche sind für die vergleichende Verhaltensforschung von besonderem Interesse, weil ihrer bisher nur wenige bekanntgeworden sind. Sie treten im Tierreich gegenüber visuellen, auditiven und chemischen Auslösern stark in den Hintergrund (vgl. TINBERGEN 1948, S. 8—18). Nun ist es keineswegs überraschend, daß soziale Spinnen wegen ihres (im Vergleich zu ihren übrigen Sinnesorganen) bestentwickelten Tastsinnes gerade taktile Auslöser entwickelt haben. TINBERGEN (ebenda,

S. 20) nennt es „a significant fact, that visual releasers are found in groups with highly developed eyes, chemical releasers in animals with good chemical receptors, auditory releasers in only in groups with spezialized acoustic organs, and so on“. Da ich nun alsbald ein ganz spezifisches und höchst wirksames Warnsignal der *Coelotes*-Mutter in Form eines Erschütterungsreizes feststellen konnte, konzentrierte sich die Suche auf ein entsprechendes Locksignal. Ein solches erwies sich jedoch als weit weniger evident und unmittelbar wirksam, und seine Feststellung wurde auch dadurch erschwert, daß ich durch eine der allerersten Beobachtungen (s. unten: Netzrütteln) und durch weitere Wahrnehmungen (beispielsweise das manchmal schlagartige Ausschwärmen der Jungen) in der Meinung befangen war, es müßte sich dabei um eine ganz stereotype Bewegung der Spinnenmutter handeln. Es war deshalb notwendig, alle irgendwie auffallenden Bewegungen der ♀♀ nach dem Beutefang, auch Unterschiede in der Gangart eines Individuums zu registrieren, auf die Regelmäßigkeit und Situationsbedingtheit ihrer Wiederholung und auf ihre Lockwirkung hin zu prüfen, nach Möglichkeit durch Imitation. Mit der folgenden Besprechung der wichtigsten und als Auslöser verdächtigsten Bewegungen wird gleichzeitig eine Art *Inventar der Bewegungen* zusammengestellt, das an anderer Stelle durch die Beschreibung des Intentionstrippelns, des Ruckens usw. noch ergänzt wird.

Das Netzrütteln. Die *Coelotes*-Mutter hängt sich in Vertikalstellung, den Kopf nach oben, mit ziemlich stark gekrümmten Beinen an die Röhrenwand und versetzt ihren Körper und damit auch das Netz durch wiederholtes leichtes Abwinkeln der Beine in Schwingungen (etwa sieben Schwingungen in 2 sec). Es sieht wie ein kurzes Rütteln am Netz aus; ist jedoch auffallend sanft. Zu diesem Zweck wird die Röhrenwand eigens erklommen und gleich anschließend wieder verlassen, was dieser Handlung den Ausdruck einer besonderen Verkündigung verleiht. Dazu kommt noch, daß die Mutter die an die Kinderstube grenzende Röhrenwand besteigt und sich mit ihrer Mitteilung an die Jungen zu wenden scheint. Die Handlung kommt deshalb dem, was wir uns unter einem Herbeilocken der Jungen durch Erschütterungssignale vorstellen, wohl am nächsten. Gleich bei der ersten *Coelotes*-Brut, die ich hielt und an der ich die Brutpflege erstmals beobachtet habe, sah ich dieses Netzrütteln, nachdem die Mutter einen Mehlwurm gefangen hatte. Und wegen der auffallend stark alarmierenden Wirkung auf die Jungen war ich vorerst davon überzeugt, daß es sich dabei um *das* Locksignal schlechthin handeln würde; doch mußte ich fast 2 Jahre warten, bis ich dieses Verhalten überhaupt wieder sah! Insgesamt habe ich es nur viermal beobachtet, jedesmal an anderen ♀♀, aber nur bei solchen, die Junge hatten. In einem Falle erfolgte es nach

der Fütterung mit Drosophilen, sonst nach dem Fang großer Beute. Immer wurde es in gleicher Weise an der Röhrenwand ausgeführt, und jedesmal hatte es eine ausnehmend starke Lockwirkung zur Folge: Die Jungen schwärmten schlagartig aus und liefen sehr erregt, aber ziellos in der Wohnröhre herum. Die Reaktion der Jungen beweist, daß es sich um weiche Schwingungen, nicht um ein Reißen (etwa dem Rucken vergleichbar) gehandelt haben muß, sonst hätten sie sich phobisch verhalten.

Das Körperzittern. Die Mutter sitzt vorher ruhig da oder hält im Lauf inne und zittert plötzlich kurz und schwach, aber mit bloßem Auge gut sichtbar, am ganzen Körper. Das Zittern wurde im ganzen ziemlich oft, am Einzeltier aber nur gelegentlich beobachtet. Es erfolgt an irgendeiner Stelle des Netzes, also auch außerhalb der Wohnröhre. Stets verrät es eine starke Erregung, ist nach schweren Kämpfen mit Käfern, nach längerer Sendung von Vibrationen, nach dem Schlüpfen der Jungen und nach ähnlichen Anlässen zu beobachten; doch stellt es sich ziemlich unberechenbar ein. Eine Lockwirkung auf die Jungen war nicht festzustellen, sie wäre zumindest sehr undeutlich gewesen. Das eine ♀, das Nahrung erbrach, zitterte öfters, jedoch nicht regelmäßig bei diesem Akt. Es war nicht zu entscheiden, ob Junge, die auf kurze Entfernung auf die Mutter zueilten, durch das Körperzittern oder durch den Geruch der erbrochenen Substanz angelockt worden waren. Da Erbrechen und Zittern wohl die Folge eines besonderen Erregungszustandes waren, wäre es denkbar, daß mit zunehmender Verbreitung dieser Fütterungsweise auch das Zittern zu dem speziellen Lockreiz werden könnte. Das *Körperzittern der Jungen* hingegen, das ebenfalls in Momenten starker Erregung vorkommt, scheint als „Ausweis“ der Mutter gegenüber Auslöserfunktion erlangt zu haben (vgl. S. 395).

Das Chelicerenwackeln. Beide Chelicerengrundglieder werden einige Male wackelnd hin- und herbewegt, und zwar entweder seitwärts oder auch vorwärts. Dies ist gelegentlich dann zu sehen, wenn die Spinnen eine kleine Beute frei zwischen den Cheliceren halten. Ich bin mir noch nicht im klaren darüber, ob die Bewegung lediglich zur Entspannung der Muskulatur dient oder zur Erweiterung der Beutewunde. Die dadurch verursachten Netzerschütterungen kommen als Lockreiz in Frage, doch habe ich eine unmittelbare Wirkung nicht beobachten können.

Palpendehnen. Nachdem eine Spinne vorher wenigstens einen Augenblick bewegungslos dagesessen war, führt sie beide Palpen vor den Cheliceren zusammen und bewegt sie dann gleichzeitig oder kurz hintereinander einmal in Kopfhöhe langsam nach außen. Sie bleiben dabei mehr oder minder abgewinkelt und berühren das Netz nicht. Das

Palpendehnen erinnert stark an die Dehnungsbewegung eines Menschen, bei der die gebeugten, in Schulterhöhe erhobenen Arme nach rückwärts und außen gezogen werden, und hat vermutlich denselben Zweck. Es wurde nicht oft und nur nach dem Beutefang beobachtet. Mitunter erfolgte es schon gleich nach dem Einspichelu, meist aber erst in längeren Putz-Pausen. In Einzelfällen gingen dem Dehnen Zeichen einer Erregung voraus: Die ♀♀ trippelten etwas mit den Beinen, klopfen mit den Palpen leicht aufs Netz und dehnten sich dann. Vom Dehnen allein ging verständlicherweise keine Lockwirkung aus.

Palpenfächeln. Beide Palpen werden abgewinkelt vor den Cheliceren zusammengeführt, etwas gehoben und im Gegensinne einige Male schnell fächelnd auf- und abbewegt. Wahrscheinlich werden dabei ihre Borsten zur Beseitigung von Schmutz leicht gegeneinander gerieben. Es erinnert an das Abstreifen der Hände aneinander. Auch das Palpenfächeln wird nur gelegentlich und nur nach dem Beutefang ausgeführt und geht den intensiveren Putzbewegungen voraus. Es ist ebenfalls kein wirksames Locksignal. Einzelfälle, bei denen ein *Palpenstreichen* über den Lateralrand der Cheliceren und ein *Palpenklopfen* auf das Netz eine starke Lockwirkung erzielt haben, werden unten noch besprochen.

Alle bisher genannten Bewegungen und insbesondere diejenigen von ihnen, denen eine stark alarmierende Wirkung zukommt, werden von den Spinnenmüttern viel zu selten ausgeführt, als daß eine als Signalreiz für die *regelmäßig* erfolgende Anlockung der Jungen in Betracht käme. Die Suche nach einer speziellen Lockbewegung war vergeblich. Erst im Laufe der Zeit stellte sich heraus, daß die *Lockwirkung gar nicht von einem bestimmten Erschütterungsreiz ausgeht, der durch eine stereotype Bewegung erzeugt würde, sondern auf einer Reihe verschiedenartiger Bewegungen beruht, die einander ersetzen können.* Eine solche Auslöserfunktion kommt sowohl den Putzbewegungen, als auch den Laufbewegungen beim Überspinnen der abgelegten Beute und den rhythmischen Schwingungen beim Einspichelungs- und Saugakt zu. Sie werden anschließend in der Reihenfolge ihres Wirkungsgrades — mit dem stärksten beginnend — besprochen; ihre zeitliche Aufeinanderfolge ist in der Regel gerade umgekehrt.

Die Putzbewegungen. Putzbewegungen werden regelmäßig nach Beutefang und Nahrungsaufnahme ausgeführt, können aber auch durch starke Erregung, beispielsweise nach dem Kampf mit anderen Spinnen (auch wenn es gar nicht zum Biß kam), bei der Paarung oder nach Einwirkung extremer Temperaturen, ausgelöst werden (Übersprungen). Sie lassen sich nach Umfang und Intensität grob in drei Stufen gliedern: 1. Palpenputzen, 2. Palpen- und Beinputzen und 3. Palpen-, Bein- und Körperputzen. Solange nicht die Verletzung oder schmerzhafte Reizung einer Extremität oder einer Körperstelle zu sofortiger,

gesonderter Behandlung des betroffenen Körperteils veranlaßt, beginnt die Putzaktion immer mit dem Palpenputzen und weitet sich in der genannten Reihenfolge aus. Vielfach bleibt es bei der ersten oder zweiten Stufe. Die Erreichung der dritten scheint Ausdruck eines besonderen Wohlbehagens zu sein.

Das Palpenputzen hat noch zwei Vorstufen. Ein schwaches, mit bloßem Auge oft kaum wahrnehmbares unregelmäßiges Zucken der Palpen kündigt an, daß sich der Putzreflex einstellt. Anschließend werden beide Palpen synchron mehrmals nach unten geführt, wobei sie in den Putzrhythmus einschwingen und dabei eine Kopf- und Chelicerenreinigung vornehmen. Dabei wird ein Palpus gehoben, über den Augen angesetzt, dann mit seiner Patella über den Chelicerenbuckel gerieben und entlang des Lateralrandes der Cheliceren abwärts gestrichen, worauf schließlich das Palpende meist noch locker unter die halbausgeschlagene Cheliceren-Klaue genommen, aber nicht abgekaut wird. Der putzende Palpus ist dabei um die Patella fast rechtwinklig gebeugt, Tibia und Tarsus stehen in gerader Linie. Nur ein Palpus ist jeweils in Aktion, der andere hängt etwas tiefer und macht die Bewegungen des anderen synchron im Leerlauf mit. Erst dann werden die Palpen richtig geputzt, d. h. von vorne her zwischen die beiden Grundglieder der Cheliceren oder zwischen die halbausgeschlagene Klaue und den Falzrand der gleichseitigen Chelicere gesteckt, in einem bestimmten Rhythmus abschnittsweise wieder herausgezogen und dabei der Länge nach bekaut. Es wird jeweils nur ein Palpus bearbeitet, der andere macht die Bewegungen im Leerlauf mit, d. h. er schwingt im gleichen Rhythmus abwärts. Beim *Putzen der Beine* werden die Extremitäten in ganz unregelmäßiger und oft unvollständiger Reihenfolge zu den Cheliceren geführt und ebenso wie die Palpen abschnittsweise der Länge nach bekaut (Abb. 24). Wird ein Bein behandelt, schwingen beide Palpen im Leerlauf mit. Außerdem werden noch einzelne Beine aneinander gerieben, nachdem sie stark abgewinkelt und angezogen worden sind. So können an einer Körperseite gleichzeitig Bein II gegen Bein I und dieses gegen den Palpus gerieben werden. Zwischendurch wird dann Bein II gegen Bein III, III gegen IV gerieben, wobei entweder III über das aufgesetzte IV gestrichen oder beide, gehoben, gleichzeitig aneinander gerieben werden. Bei der *Körperreinigung* putzte beispielsweise ein ♀ mit dem Tarsus des IV. linken Beines nacheinander die Spinnwarzen sowie die Dorsalseite der Patella und Tibia des gleichseitigen III. Beines, anschließend mit den beiden Endgliedern des IV. rechten Beines die rechte Abdomen-Unterseite von der Epigastralfurche bis zu den Spinnwarzen, dann mit Tarsus und Metatarsus des III. rechten Beines das Sternum und die Coxen; mit dem Tarsus des gehobenen und weit vorgezogenen Beines IV rechts bürstete es dann die Dorsalseite des Abdomens ab und scheuerte schließlich mit dem Femur des stark an den Körper angezogenen III. Beines links die Seitenfläche des Cephalothorax.



Abb. 24. Beim Putzen bekaut ein ♀ gerade sein linkes Vorderbein. Der Palpus dieser Seite ist angehoben

Durch das stückweise Bekauen von Palpen oder Beinen sowie durch die synchronen Leerlaufbewegungen unbearbeiteter Palpen wird der ganze

Spinnenkörper in Schwingungen versetzt, deren Frequenz vom Rhythmus der Kaubewegungen abhängt. Bei der Reinigung jeder Extremität entsteht eine Schwingungsfolge; dann tritt eine kurze Pause ein, ehe dieselbe Extremität nochmals bekaut wird. Bei Extremitätenwechsel ist diese Pause etwas länger. Die Zahl der Schwingungen einer Folge schwankt nach einigen Notizen zwischen 7 und 30 und liegt im Durchschnitt bei 16. Die mittlere Frequenz beträgt 2,75 pro Sekunde (Schwankungsbreite: 2,2—3,6). [Beispiele für Schwingungsfolgen, die jeweils bei Bearbeitung einer Extremität (Palpen oder Beine) entstanden sind und von einem ♀ im Verlauf einer Putzaktion erzeugt wurden: 7 Schwingungen in 2,8 sec; 15 in 4,8; 11 in 4,6; 16 in 5,2; 14 in 4,8; 20 in 7,6; 30 in 10,0.] Diese Schwingungen übertragen sich auf das Netz und werden auf diesem Wege zu taktilen Lockreizen für die Jungen. Ihre Reizwirkung hängt überraschend stark von der Natürlichkeit des Putzrhythmus sowie der Schwingungsübertragung auf das Netz ab. Das beweist die Schwierigkeit, sie zu imitieren.

Der Versuch, die Schwingungen ebenso wie Lauferschütterungen auf Tonband aufzunehmen und zu reproduzieren, erwies sich als enttäuschungsreich. Um die sich putzende Spinne nicht zu stören, muß der Tontaster schon vorher von unten her ans Netz gelegt werden; dabei errät man selten die Stelle, an der das ♀ sich später putzt, ja es hatte sogar den Anschein, als würde es gerade diese Stelle meiden, weil, es merkt, daß hier dem Netz etwas anliegt. Als dann endlich einige Aufnahmen zustande gekommen waren, war von dem Erwarteten kaum etwas zu hören und folglich auch mechanisch entsprechend wenig zu reproduzieren. Die Schwingungen mußten deshalb manuell imitiert werden. Zwar war der richtige Rhythmus durch die häufige Beobachtung des Putzens weitgehend eingepreßt und ließ sich durch eine bestimmte Zähltechnik noch festigen; doch bedurfte es von Versuch zu Versuch einer vorherigen Übung, bis jener weiche „Tremor“ in die Hand kam, der neben dem erforderlichen Rhythmus eine geringe und gleichmäßige Intensität gewährleistete. An manchen Tagen gelang es auf Anhieb, an anderen gar nicht. Mit der richtigen Frequenz und Intensität allein aber war an Lockwirkung nur wenig zu erreichen. Erst durch verschiedenartige Manipulationen konnte das Fehlende oder Störende gefunden und damit in groben Umrissen erkannt werden, worauf es ankommt. Zupft man beispielsweise mit einer spitzen Nadel im erforderlichen Rhythmus leicht am Netz, ist die Wirkung auf die Jungen eher eine phobische als eine tropische. Wahrscheinlich wirken die dabei entstehenden höheren Frequenzen und steileren Amplituden abschreckend. Etwas besser ist daher die Wirkung, wenn die Nadel an einem Einzelfaden oder an der Kante einer Netzöffnung angestrichen wird; doch ist die direkte Arbeit am Netz recht schwierig. Erfolgreicher und auch natürlicher ist es, ein totes ♀ in die Wohnröhre zu setzen und die Lockreize durch Anstreichen der Nadel an einer Extremität zu erzeugen, die dazu am zweckmäßigsten nach oben gestreckt wird. Getrocknetes Alkoholmaterial eignet sich dafür schlecht; denn die starr abstehenden Beine lassen sich der Rundung des Röhrenbodens nicht genügend anpassen. Beim Streichen entstehen dann Kippbewegungen, die durch vermehrte Reibung die Reizqualität verändern. Man muß die Putzbewegungen an einem frisch getöteten, schmiegsamen und gelenkigen Alttier imitieren. „Putz“ man einige Zeit ohne Unterbrechung, dann ist die Wirkung wiederum erstaunlich gering. Es fehlen

die Pausen. Diese heben offenbar die Aufmerksamkeit der Jungen und lassen ihnen den wiedereinsetzenden Reiz um so „verlockender“ erscheinen. Man muß also ganz im natürlichen Putzrhythmus arbeiten und entsprechend der oben genannten Frequenz und Schwingungsfolge zwischen etwa 5 und 15 Schwingungen variieren und zwischen jeder Folge eine kürzere oder längere Pause lassen. Besser als vom Gesamterfolg kann man sich oft von der Wirksamkeit der Pausen überzeugen, wenn man die Annäherung einzelner Jungen genau verfolgt. Da kommt eines zögernd näher und bleibt in einiger Entfernung stehen. Man glaubt es ihm förmlich anzusehen, wie es dieser durchaus unteroptimalen Imitation mißtraut. Als Anfänger in diesem Handwerk ist man verständlicherweise versucht, die Lockbewegungen durch Verzicht auf jede Pause zu intensivieren. Da kehrt das Junge um und läuft zurück! Ein andermal ist ein Junges wieder halb herbeigelockt. Kühl zählend macht man die Pause. Das Junge bleibt stehen, und sobald die Putzbewegungen wieder einsetzen, kommt es heran. Ob es nun in jedem Falle nur das Fehlen von Pausen oder eine sonstige Unbeherrschtheit seitens des Experimentators war, die ein Junges vertrieben hat, ließ sich im Einzelfalle freilich schwer entscheiden. Als Beispiel für die Lockversuche gebe ich hier ein Versuchsprotokoll wieder:

Die etwa 60—80 Jungen einer Brut sind 5 Tage alt und haben noch keine Nahrung zu sich genommen. Das ♀ hat seit dem Schlüpfen der Jungen noch keine Beute gemacht. Zu Beginn des Versuches wird das ♀ aus der Wohnröhre gelockt, abgefangen und aus dem Käfig genommen. Absichtlich verursachte starke Netzerschütterungen sollen Angriff und Kampf vortäuschen. Die Jungen sitzen bewegungslos. Sofort nach Wegnahme der Mutter wird ein von einem anderen ♀ inzwischen abgetöteter Mehlwurm dicht vor die Röhrenmündung gelegt und eine Ruhepause von 5 min eingeschaltet. Während dieser beginnen sich die Jungen wieder zu regen. Dann streiche ich mit einer Nadel im Putzrhythmus an der Kante eines kleinen Loches im Tapetum, dicht neben dem Mehlwurm. Die Jungen werden zusehends lebhafter und betasten sich gegenseitig. Nach 3 min kommt ein Junges allmählich bis auf 1 cm heran und kehrt — trotz eingeschalteter Putzpausen — wieder um. Zur Prüfung etwaiger Geruchsanklockung stelle ich das „Putzen“ ein und streiche auf den angebotenen Mehlwurm, der mir nicht mehr frisch genug aussieht, den Saft eines *Coelotes*-♀. 20 min vergebliches Warten. Die Jungen sind inzwischen wieder ruhiger geworden. Dann werden mit dem Ton-generator Frequenzen verschiedener Höhe und Intensität erzeugt, und die Vibrationsnadel wird direkt an den Mehlwurm gehalten. Die Frequenzen 1 und 2 kHz bleiben unbeantwortet; bei etwa 173 Hz erschrecken die Jungen wegen der stärkeren Amplituden, desgleichen bei 70 und 50 Hz; mit 20 Hz ist ein Junges (das gleiche wie vorhin?) auf 1 cm heranzulocken; dann duckt es sich erschreckt und flieht zurück. Weiteres Vibrieren mit 16—20 Hz hat keinen Erfolg. Eine vorübergehende schwache Unruhe der Jungen legt sich schnell. Ich setze nun vorsichtig ein frisch getötetes *Coelotes*-♀ neben den Mehlwurm und „putze“ — stets mit Pausen — durch Anstreichen einer Nadel an dessen Palpen und Vorderbeinen. Wieder bemächtigt sich eine stärkere Unruhe der Jungen, aber sie bleiben in der Kinderstube. Nach 10 min wird durch starke Netzerschütterungen eine Kampfhandlung vorgetäuscht. Die Jungen sitzen wie erstarrt. Während der anschließenden Pause von 4 min werden sie wieder lebhaft, kommen aber nicht heraus. Dann „putze“ ich wieder. Nach 3 min sind vier Junge am Mehlwurm; sie sind auf direktem Wege herbeigelaufen. Nun warte ich 20 min, ob auch ohne Putzbewegungen weitere angelockt werden. Inzwischen krabbeln die vier Ankömmlinge um die Nahrung herum und wollen nicht recht anbeißen. Sie entfernen sich 3—5 mm weit, kehren wieder zum Mehlwurm zurück, betasten ihn, laufen an ihm entlang,

saugen ein wenig. In diesen 20 min ist nur ein weiteres Junges herausgekommen. Dann „putze“ ich 20 min lang mit folgendem Ergebnis:

Nach 4 min weitere	2 Junge,
nach 5 min weitere	2 Junge,
nach 7 min weitere	2 Junge,
nach 9 min weitere	2 Junge,
nach 11 min weiter	1 Junges,
nach 16 min weiter	1 Junges,
nach 20 min weitere	2 Junge.

Summe: 12 Junge in 20 min herbeigelockt.

(Nach 18 min waren zwei weitere Junge bis auf 1 cm herangekommen, kehrten aber wieder um.) Außer den an die Beute gelockten Jungen laufen etwa 15 Junge in der Wohnröhre umher. Daraufhin stelle ich meine Tätigkeit für weitere 20 min wieder ein. Während dieser Zeit gehen fünf Junge zurück, vier kommen herbei, doch ist fraglich, ob sie nicht schon am Futter gewesen sind. In den nächsten 20 min lassen sich neun heranlocken, sechs verlassen die Futterquelle. Insgesamt sind jetzt 19 Individuen am Mehlwurm und saugen. Dann wird die Brut in Ruhe gelassen. Eine Stunde später sitzt — grob geschätzt — die Hälfte der Jungen am Mehlwurm. Es herrscht ein ziemlich lebhafter Verkehr zwischen Kinderstube und Futterquelle. Die Jungen alarmieren sich nun gegenseitig.

Der zahlenmäßige Gesamterfolg dieser manuell imitierten Lockreize war — gemessen am Lockeffer des Originals — freilich sehr bescheiden, aber stets eindeutig. Wesentlich bessere Resultate als bei dem soeben mitgeteilten Versuch konnten auch bei älteren Jungen nicht erzielt werden; allerdings habe ich nicht versucht, die Lockwirkung durch Hunger zu steigern.

Bewegungen beim Umspinnen der Beute. Stark alarmierend sind auch die Bewegungen der Spinnenmutter beim Umspinnen der gelähmten Beute. Als Auslöser wirken dabei — soweit ich erkennen konnte — lediglich die Netzerschütterungen, die durch den Gang des ♀ beim Auslegen der Fäden verursacht werden. Dieser ist besonders langsam und ruhig, man möchte fast sagen bedächtig. Die erzeugten Schwingungen bleiben im Bereich tieferer Frequenzen und haben geringere Amplituden als beim zügigeren Lauf des ♀ oder gar bei der Flucht von Beutetieren. Das Umspinnen der Beute ist in verschiedener Hinsicht sehr merkwürdig und erweckt von allen Bewegungen der *Coelotes*-Mutter am stärksten den Verdacht, daß es nicht nur ein Locksignal schlechthin ist, das den Jungen das Vorhandensein von Futter anzeigt, sondern darüber hinaus auch ein hochentwickeltes Verständigungsmittel, in dem Angaben über Größe und Lageort der Beute enthalten sind. Es erfolgt nämlich in verschiedener Weise, je nachdem, ob es sich bei der gelähmten und in der Wohnröhre abgelegten Beute um große oder kleine Objekte handelt. Bei kleinen bleibt die Spinne auf der Stelle, dreht sich mehrmals um sich selbst und zieht dabei Fadenkreise um das Opfer (Kreis-Spinnen); bei großen hingegen geht sie, das fadenziehende Abdomen wie beim Netzbau links und rechts schwenkend, mehr oder minder weite Strecken in der Wohnröhre hin und her (Zickzack-Spinnen). Beide Bewegungs-

weisen erinnern unwillkürlich an den Rund- und Schwänzeltanz der Bienen, und weil auch bei ihnen eine Auslöserfunktion offensichtlich ist, liegt die Vermutung sehr nahe, sie könnten ähnliche Informationen enthalten wie die Bienensprache. Fassen wir die beiden Formen des Umspinnens gesondert ins Auge, zunächst das *Umspinnen kleiner Beuteobjekte*. Das Kreis-Spinnen führt *Coelotes* bei solchen Beutetieren aus, die ihrer Größe und ihrem Gewicht entsprechend zur Lähmung und Einspeichelung nicht auf dem Netz liegen gelassen, sondern frei zwischen den Cheliceren gehalten werden. Bei meinen Beobachtungen waren dies aus der Reihe der verwendeten Versuchstiere hauptsächlich Kleinspinnen, beispielsweise *Macrargus rufus* (4—4,5 mm), *Stemonyphantes lineatus* (4—5 mm), ebenso große Jungtiere von *Trochosa*, *Lycosa*, *Xerolycosa*, *Tegenaria*, *Agelena*, *Cicurina* u. a. sowie Ameisen (*Myrmica*, *Lasius*). Nur lebend gefangene Beute wurde umspunnen, nicht dagegen aufgenommene oder gereichte tote Nahrung. Der typische Handlungsverlauf ist folgender: Die Spinne trägt eine kleine Beute sogleich nach dem Fang auf dem Tapetum in ihren Wohnraum. Dort bleibt sie ungefähr 1—3 min lang ruhig auf einer Stelle stehen, hält die Beute zwischen den Cheliceren und speichelt sie ein. Dann legt sie sie ab, bringt

durch Abdomensenkung ihre Spinnwarzen auf den Boden und dreht sich über der Beute in einer Richtung mehrmals vollständig um sich selbst, dann nochmals wenige Male in der Gegenrichtung. Dabei zieht sie dünne, mit bloßem Auge schwer erkennbare Fäden annähernd kreisförmig um die Beute, die aber nur im Idealfall den genauen Mittelpunkt dieser Fadenkreise bildet. Vor dem Wechsel der Drehrichtung spinnst sie zweimal in entgegengesetzter Richtung über die Beute hinweg und zieht auf diese Weise den Durchmesser zu den Kreisen, der meist ein Stück über den Kreisbogen hinausgeht. Daraufhin hebt sie die Beute wieder auf und speichelt sie weiter ein oder saugt an ihr. Das Umspinnen wird am gleichen Objekt nicht wiederholt. Abb. 25 veranschaulicht die gesponnene Figur.

Im einzelnen wird die Handlung auch vom gleichen Tier und bei derselben Beuteart recht beliebig variiert. So werden die Drehungen entweder nach links oder nach rechts begonnen, und nicht selten unterbleibt die anschließende Drehung in der Gegenrichtung. Die Summe vollständiger Drehungen in beiden Richtungen betrug auffallend oft fünf, also sonderbarerweise eine ungerade Zahl. Die Spinnen drehten

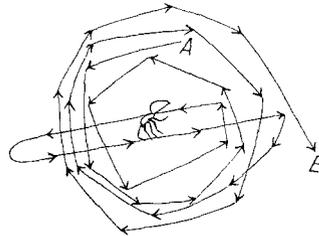


Abb. 25. Der Fadensverlauf beim Überspinnen kleiner Beute (Kreis-spinnen). A Anfang, E Ende. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind die Fadenspiralen etwas auseinandergezogen. In Wirklichkeit überdecken sie sich wenigstens zum Teil. Etwa 2:1

sich dann zwei(drei)mal nach links und drei(zwei)mal nach rechts oder umgekehrt oder (selten) fünfmal in derselben Richtung. Bleibt es bei einer Richtung, ist auch die Zahl der Umdrehungen in der Regel entsprechend gering. Ferner können die Radien der einzelnen Fadenkreise sogar beim Umspinnen des gleichen Beuteobjektes sehr verschieden groß sein und die Kreise selbst verschiedene Mittelpunkte haben. Nicht selten werden die Drehungen unvollständig, also um weniger als 360° , ausgeführt. Die Ablage der Beute erfolgt mitunter erst zwischen den Drehungen in der ersten Richtung oder vor der Richtungsänderung. Das Überspinnen der Beute wird dann erst am Schluß nachgeholt oder ganz weggelassen. In Ausnahmefällen wurde die Beute überhaupt nicht abgelegt oder ihre Ablage durch eine Senkung des Vorderkörpers bloß angedeutet. Einige Beispiele für die *Lockwirkung*, die vom Kreis-Spinnen ausgeht, sollen die Beschreibung dieser Handlung vervollständigen:

a) Ein ♀ hat einen *Macrargus* eingetragen, legt ihn nach kurzem Einspeicheln ab, dreht sich zweimal nach links im Kreis herum, spinnst über die Beute hin und zurück, faßt sie wieder und speichelt weiter ein. Schon während des Umspinnens werden vier Junge in der Kinderstube, die dem ♀ am nächsten sitzen, unruhig, und gleich nachdem die Mutter die Beute wieder aufgenommen hat, kommen zwei von ihnen herbei, eines bittelt sie durch Bestreichen eines Vorderbeines an und erhält den Bissen.

b) Ein anderes ♀ hat einen *Lepthyphantes* eingetragen. Während der Einspeichelung wendet sich ein Junges, das 3 cm entfernt außerhalb der Wohnröhre in einem Zwischengewebe sitzt, der Mutter zu, kommt dann etappenweise heran und bittelt. Die Mutter wendet sich ab und bekaut die Beute. Das Junge läuft die Wohnröhre entlang. Ein anderes Junges kommt aus 4 cm Entfernung näher und bleibt 2 cm vor der Mutter stehen. Nach etwa 15 sec dreht sich diese dreimal nach rechts und zweimal nach links, ohne aber die Beute abzulegen. Sobald sie wieder ruhig dasteht, eilt das Junge herbei und bestreicht sehr hastig ein Vorderbein der Mutter, worauf sie das Futter fallen läßt.

c) Dasselbe ♀ hat anderntags ein ♀ von *Stemonyphantes lineatus* gefangen und speichelt dieses in der Wohnung ein. Schon nach 30 sec beginnen einige der nächst-sitzenden Jungen in der Kinderstube umherzukrabbeln, aber ihre Unruhe legt sich bald wieder. Sie scheinen alle satt zu sein. Nach 2 min Einspeichelung legt das ♀ die Beute ab, umspinnst sie in typischer Weise, indem es sich zweimal nach links und dreimal nach rechts dreht und dazwischen über die Beute hinweg einen Kreisdurchmesser zieht. Dann ergreift es die Beute wieder, geht 1 cm zurück und bleibt ruhig sitzen. Wieder krabbeln einige Junge in der Kinderstube etwas herum, kommen aber nicht näher. Plötzlich erscheint ein Junges, das 4 cm von dem jetzigen Standort der Mutter entfernt unter dem Röhrenboden versteckt war, läuft ohne Unterbrechung direkt auf die Mutter zu, strebt an ihren Cheliceren hoch und nimmt sich den Brocken.

Beim *Umspinnen großer Beuteobjekte*, zu denen Käfer und deren Larven, Lithobien, größere Spinnen, Schmetterlinge usw. zählen, dreht sich die Spinne nicht im Kreis, sondern geht — jeweils mehr oder weniger geradeaus — in der Wohnröhre langsam hin und her. Da und dort tastet sie in Wohnungsnischen, tritt durch seitliche Öffnungen

ein Stück aus der Röhre heraus und betastet angrenzendes Gewebe, in dem sich vielleicht gerade eine Gruppe von Jungen aufhält, ehe sie wieder umkehrt und in der Wohnröhre weiterwandert. Die dabei gezogenen Spinnfäden sind mit bloßem Auge kaum zu erkennen, und da man alsbald die Unruhe der Jungen bemerkt, gewinnt man den Eindruck, als habe das Umherlaufen der Spinnenmutter ausschließlich alarmierenden Zweck. Es gehört deshalb nicht viel Phantasie dazu, um bei dieser Handlung an einen Korporal erinnert zu werden, der — auf den Gebrauch der Trillerpfeife verzichtend — den Kasernenflur entlanggeht und, in die einzelnen Stuben gewandt, zum Essen ruft. Die in beiden Richtungen zurückgelegten Strecken sind ungleich groß. Einmal kehrt die Spinne schon nach wenigen Zentimetern wieder um, ein andermal durchschreitet sie die ganze Wohnröhre und tritt bisweilen sogar auf das Tapetum hinaus. In der Regel beginnt sie das Umspinnen damit, daß sie über das Opfer, das sie eingetragen und unter Umständen nochmals eingespeichelt hat, mit gesenktem Hinterleib hinwegschreitet und aus den gespreizten Spinnwarzen Fäden austreten läßt (Abb. 26). Die anfangs eingeschlagene Richtung behält sie eine beliebige Strecke weit bei, dann kehrt sie um und geht — immer weiterspinnend — wieder zurück. Die Fäden werden nicht nur auf dem Röhrenboden ausgelegt, sondern nicht selten ebenso wie beim Röhrenbau über die Röhrenwand zum Röhrendach geführt (Abb. 27—28). Die ganze Handlung sieht deshalb weit mehr nach einer flüchtigen Ausbesserung oder Verstärkung der Wohnröhre als nach einem Umspinnen und Festlegen der Beute aus, zumal die Fäden auf dem Rückweg nicht jedesmal wieder über die Beute gezogen, sondern des öfteren an dieser vorbeigeführt werden; manchmal kehrt die Spinne überhaupt nicht mehr zur Beute zurück, sondern erledigt den Rest dieser Tätigkeit in einem anderen Röhrenteil.

Die *Erklärung für das unterschiedliche Verhalten beim Umspinnen großer und kleiner Beute* hat mir einiges Kopfzerbrechen bereitet; dabei war die Lösung dieses Rätsels überraschend einfach. Es besteht nämlich gar kein so grundsätzlicher Unterschied. Beute jeder Größe würde an sich kreisförmig umspinnen; der primäre Unterschied ist lediglich folgender: Eine kleine Beute wird in engem, eine große in weitem Radius umspinnen. Ein Fadenkreis mit engem Durchmesser kann in der Wohnröhre durch Drehung auf der Stelle noch ausgeführt werden, ein solcher mit weitem Durchmesser aber nicht; deshalb läuft die Spinne beim Umspinnen größerer Beute in der Wohnröhre hin und her. Der bestehende Unterschied ist also sekundär durch die räumliche Begrenzung aufgezwungen.

Dies konnte ich erkennen, als ich eine Reihe von Versuchstieren durch verschiedenartige Manipulationen daran gehindert hatte, die gelähmte Beute einzutragen. Es würde zu weit führen, diese Experimente im einzelnen zu beschreiben.

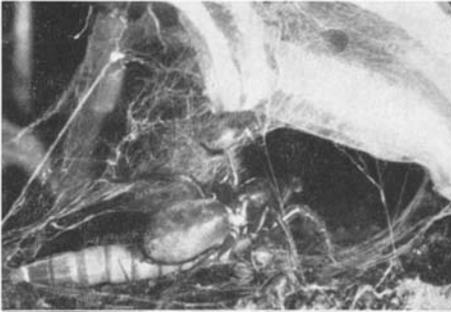


Abb. 26



Abb. 27

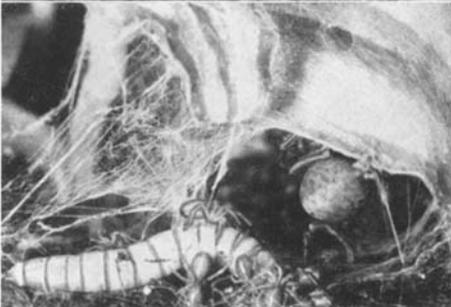


Abb. 28

Abb. 26. ♀ beim Überspinnen der abgelegten Beute

Abb. 27. Anschließend an das Überspinnen der Beute (Abb. 26) führt das ♀ wie bei der Fertigung der Wohnröhre Fäden zum Röhrendach. Auf diesem Bild verstärkt es zunächst die beschädigte Röhrenmündung

Abb. 28. Um den hier deutlich sichtbaren Faden zum Röhrendach hochziehen zu können, stützt sich das ♀ mit den linken Beinen auf den Röhrenboden, hängt sich mit den rechten an das Röhrendach und schwenkt das Abdomen nach oben. Inzwischen haben sich schon mehrere Junge an der Beute eingefunden

Die Beute wurde teils mit der Nadel fixiert, teils mit einem dünnen Draht festgebunden oder mit der Pinzette gehalten und im geeigneten Moment vorsichtig bewegt. Im Prinzip kam es darauf an, die Spinne so lange mit dem Opfer zu beschäftigen und auf dem Tapetum zu halten, bis sie das Eintragen der Beute sozusagen vergessen hatte, bis dieses Glied der Reaktionskette — wenigstens vorerst — übersprungen wurde. Dann wurde das Umspinnen auf dem Tapetum ausgeführt und konnte ohne räumliche Behinderung erfolgen. Solche Experimente gelingen selbstverständlich nicht auf Anhieb. Ein Teil der Tiere nimmt die Eingriffe übel, geht vergrämt in den Schlupfwinkel zurück und unterläßt das Umspinnen ganz. Andere begeben sich spinnend in die Wohnröhre zurück; von ihnen werden die Teilhandlungen „Rundgang mit Spinntätigkeit“ und „Rückkehr in den Schlupfwinkel“ kombiniert. In allen Fällen aber, wo das Spinnen nach dem Beutefang auf dem Tapetum ausgeführt wurde — das war über 30mal — erfolgte es in einem Rundgang. Freilich wurden die großen Fadenkreise, die ja ausgesprochen werden mußten, nur in Einzelfällen wirklich rund gezogen. Unebenheiten des Tapetums oder überspinnene Pflanzenteile standen da und dort einer gleichmäßigen Ausführung hinderlich im Wege. Meist wurde an Stelle eines Kreises ein unregelmäßiges Sechseck oder ein Quadrat hergestellt. Das Prinzip war den Einzelfällen zu ent-

nehmen, bei denen auf großflächigem, planem Tapetum ein Kreis überraschend gut gelungen war. Die Durchmesser der wirklichen oder andeutungsweisen Kreise betragen 4—6 cm (an den breitesten Stellen bis zu 8 cm). Eine weitere Beziehung zwischen Beutegröße und Kreisdurchmesser konnte ich nicht erkennen. So wurde

beispielsweise vom gleichen ♀ ein fetter Mehlwurm von fast 3 cm Länge mit einem Fadenkreis von 4 cm Durchmesser umgeben, eine Spinne mit einer Körperlänge von 0,9 cm hingegen mit einem solchen von 6 cm Durchmesser. Unregelmäßigkeit und Willkür, die schon beim Umspinnen kleiner Beute die Regel schwer von der Ausnahme trennen lassen, machen sich bei dieser vergrößerten Projektion in viel stärkerem Maße bemerkbar. Das Umspinnen großer Objekte unterscheidet sich von dem kleiner durch eine verringerte Zahl von Umgängen (nur 1—3), durch häufigere Unvollständigkeit der Kreise sowie durch geringere Neigung zum Richtungswechsel. Solche Unregelmäßigkeiten sind nicht verwunderlich; denn diesen Handlungen ist ohnedies nur noch symbolische Bedeutung beizumessen. Anfangs war ich der Meinung, es handle sich hierbei um ein Übersprungspinnen, das in Sonderheit die brutpflegenden *Coelotes*-♀♀ ausführen und das einem Triebkonflikt zwischen dem Freß- und dem Fütterungstrieb entspringen könnte. Aber die Untersuchung dieser Frage ergab, daß das Umspinnen der Beute keineswegs auf die Mütter, ja nicht einmal auf erwachsene Tiere beschränkt ist. Halbwüchsige Individuen beiderlei Geschlechts machen es genauso.

Ein *Übersprungspinnen* kommt sicher vor. Daß ein starker Erregungszustand eine lebhafte Spinnätigkeit auslösen kann, wurde bereits erwähnt. Aber nur in wenigen Fällen ist dabei ein Triebkonflikt so offensichtlich, daß die erfolgende Spinnätigkeit unbedenklich als Übersprunghandlung angesehen werden kann. Mitunter geschieht es beispielsweise gerade während der ersten Mahlzeiten der Jungen, daß die Spinnenmutter, nachdem sie die Beute längst umspinnen und überlassen hat und in einiger Entfernung davon zur Körperpflege übergegangen ist, plötzlich wieder zu der von Jungen bedeckten Beute geht, in das Gewimmel tastet und dann — Fäden über die ganze Brut spinnend — wieder weiter geht. Derartige Fälle möchte ich als Übersprungspinnen auffassen. Das ♀ wurde durch Hunger oder durch das Gekrabbel der Jungen an die Beute gelockt, möchte hineinbeißen, aber die Wahrnehmung der Jungen hemmt ihr Vorhaben, und die Erregung wird in Spinnätigkeit abreagiert.

Das Umspinnen der Beute ist demnach eine Teilhandlung des Beutefanges, und ich glaube nicht fehlzugehen, es als *Handlungsrudiment des Beuteinspinnens* zu deuten, das von Araneiden noch regelmäßig und in seiner Bedeutung unverkennbar ausgeführt wird. Auch für *Coelotes* mochte diese Handlung den Beutefang einst erleichtert haben, als die Fangweise vielleicht anders oder das Gift weniger wirksam war oder als andersartige Beuteobjekte zu bewältigen waren. Sehr aufschlußreich erscheint mir in diesem Zusammenhang meine Beobachtung, daß halb erwachsene Individuen von *Coelotes* ganz vereinzelt die von ihnen erhaschten Stubenfliegen nach dem Biß nach Araneiden-Art mit einem breiten Fadenband rasch umwickelt haben (vgl. S. 514). (Leider habe ich den Vorgang nicht genauer studiert und in seinen Einzelheiten aufgezeichnet, weil er mir damals nichts Ungewöhnliches zu sein schien, und später habe ich ihn nicht wieder gesehen.)

Neben dieser Erklärung, die sicher die sparsamste ist, habe ich auch daran gedacht, daß die um und über die Beute gezogenen Fäden auch die Bedeutung von Alarmfäden haben könnten, für den Fall, daß die gelähmte Beute wieder bewegungsfähig werden würde, oder als Orientierungsfäden der Netzinsassin das Wiederfinden der Nahrung erleichtern könnten. Abgesehen davon, daß die Spinne ihr Opfer nie verläßt, bevor es ausreichend gelähmt ist, wäre das erstere ein un-

nötiger Aufwand, weil das bereits vorhandene Netz die Erschütterungen schon zuverlässig leitet; außerdem sucht die Spinne gar keinen Kontakt mit diesen Fäden. Das letztere wäre ebenso wenig verständlich, weil die Spinne nach dem Auslegen der Fäden wieder zur Beute zurückkehrt oder sich wenigstens in ihre Nähe setzt oder sich in Röhrenabschnitten aufhält, die gar nicht besponnen wurden. Gegen die Möglichkeit einer Beseitigung störender Geruchsspuren durch Überspinnen spricht das Oberflächliche, Andeutungsweise des Verfahrens sowie vor allem die Tatsache, daß über Netzteile gesponnen wird, mit denen die Beute gar nicht in Berührung gekommen ist. Dasselbe gilt für die Annahme einer Netzausbesserung. Die Tiere spinnen meist nur in der unversehrten Wohnröhre und lassen das beschädigte Tapetum unausgebessert. Wenn die Bewegungen beim Auf- und Abgehen in der Röhre denen der Röhrenfertigung gleichen, brauchen sie deshalb nicht gleichbedeutend mit Reparaturarbeiten zu sein. Ich nehme an, daß dabei eine Bewegungskoordination in den Vordergrund tritt, die viel mehr in der Übung ist als die ursprünglichen Bewegungen beim Umspinnen der Beute, das nur noch andeutungsweise ausgeführt wird.

Immer wieder habe ich geprüft, ob sich hinter dem planlos erscheinenden Hin- und Hergehen der Spinnenmutter beim Zickzack-Spinnen nicht doch sehr spezielle Aussagen verbergen. So könnte den Jungen die Richtung und die Entfernung der Beute angezeigt werden. Die Richtungsanzeige könnte sich aus dem wiederholten Gang der spinnenden Mutter zur Beute hin ergeben oder die Jungen könnten sich an Hand der ausgelegten Fäden taktil (Leitfäden) oder chemisch (Geruchsspur) orientieren. Derartige Zusammenhänge konnte ich nicht finden.

Die obenerwähnten Versuche, bei denen die ♀♀ am Eintragen der Beute gehindert wurden, hatten eigentlich den Zweck zu prüfen, ob die Jungen von der zurückgekehrten Mutter davon verständigt werden, daß die Beute außerhalb der Wohnröhre liegt. Nachdem ein Teil der ♀♀ spinnend in den Wohnraum zurückgekehrt war und sich putzte, schwärmten ihre Jungen aus, gingen bis an die Röhrenmündung, aber keines verließ diese. Erst wenn die Mütter selbst wieder an die Beute gingen, wagten sich die Jungen aus der Wohnröhre und folgten ihrer Mutter. Nun verlassen die Jungen ohnedies sehr ungerne die Wohnröhre, solange die Mutter darin bleibt. Dieses Verhalten läßt sich mit negativer Phototaxis nicht erschöpfend erklären. Wie die Erwachsenen müssen auch die Jungtiere ein Gefühl des Geborgenseins im Schlupfwinkel haben. Insofern sind die Ergebnisse dieser Versuche nur bedingt brauchbar. Aber welchen Zweck sollte dann eine etwaige Richtungs- oder Entfernungsanzeige haben, wenn sie sich in der Praxis als recht unnötig erweist? In den geringen Entfernungsbereichen der Wohnröhre wird die Beute auch von richtungslos umherstreichenden Jungen bald gefunden. — Übrigens habe ich die Beobachtung, daß einige hungrige Junge, die durch Locksignale alarmiert worden sind, aber in der Wohnröhre keine Nahrung finden, ihre Mutter aufs Tapetum begleiten und von dieser gleichsam zur Beute geführt werden, wiederholt machen können. Sind die Jungen einmal an der Beute, bleiben sie auch dann dort, wenn ihre Mutter — am Eintragen der Beute abermals gehindert — wieder in die Wohnröhre zurückkehrt. — Wenn durch das Kreis-Spinnen nur ein kleiner Teil der Jungen, eben die nächststehenden, angelockt werden, durch das Zickzack-Spinnen aber das Gros alarmiert wird, so ist dieser Zusammenhang zwischen Ausbreitung des Alarms und Ergiebigkeit der angefallenen Beute zwar zweckmäßig, aber sicher rein zufällig.

Bewegungen bei der Beutebearbeitung. Die Putzbewegungen und der Gang der Mutter beim Umspinnen der Beute sind nicht die einzigen und vor allem nicht die jeweils ersten Lockreize, auf die die Jungen ansprechen; denn sie setzen erst dann ein, wenn die Beute bereits gelähmt, eingetragen und eingespeichelt ist. Bis dahin aber stellt sich meist schon eine gewisse Anzahl von Jungen an der Futterquelle ein, die durch die Bewegungen bei der Beutebearbeitung angelockt werden. Infolge der bereits erwähnten Tätigkeit der Pharynxpumpe beim Einspeicheln und Saugen wird der gesamte Körper der Mutter in sichtbare weiche, rhythmische Schwingungen versetzt, die sich ebenso wie die Putzbewegungen auf das Netz übertragen. Zu diesen Schwingungen gesellen sich weiter diejenigen, die durch gelegentliche, ruhige Kaubewegungen sowie umgekehrt durch Bewegungen beim Lockern der Cheliceren entstehen. Auch die langsamen und schwachen Krümmungsbewegungen der weitgehend gelähmten Beute scheinen auf die Jungen schon anlockend zu wirken. Ähnlich wie die Pausen während des Putzens die Aufmerksamkeit der Jungen erhöhen, wirkt eine große Pause schwellensenkend gegenüber allen Lockreizen. Das ist die Ruhe, die sich mit dem Beutetod einstellt. Der Angriffslauf der Mutter und die heftig zuckenden Bewegungen des Opfers versetzen die Jungen in panischen Schrecken. Unterwegs befindliche eilen in ein Versteck, in der Kinderstube sitzen sie regungslos, bis wieder Ruhe eingetreten ist. Dann geht gleichsam ein „Aufatmen“ durch ihre Reihen. Sie beginnen sich wieder zu regen und laufen einige Millimeter hin und her. Dasselbe wiederholt sich, wenn die Mutter mit aller Gewalt die schwere Beute in die Wohnröhre schleppt. Dann tritt endgültig Ruhe ein, und in diese wiederholte „erwartungsvolle Stimmung“ der Jungen treffen dann die Signalreize mit besonderer Wirksamkeit.

Überblicken wir die bisher besprochenen Locksignale, so *ist zusammenfassend zu sagen, daß die Jungen auf Schwingungen reagieren, die von sehr verschiedenartigen Bewegungen ihrer Mutter verursacht werden und dementsprechende Qualitätsunterschiede aufweisen dürften.* Die Lockreize haben nur das eine Gemeinsame, daß sie Schwingungen von niedriger Frequenz und geringer Amplitude darstellen. Die Schwierigkeit, sie zu imitieren, beweist jedoch, daß von all diesen mütterlichen Bewegungen sehr spezifische Reizqualitäten ausgehen. Ich konnte keine Bewegung finden, die nach dem Beutefang nur von brutpflegenden ♀♀ regelmäßig ausgeführt würde und die sich demnach zeichengebend speziell an die Jungen wenden könnte. Die Spinnenmutter führt die üblichen Handlungen im Rahmen des Beutefanges aus, ungeachtet der Anwesenheit von Jungen. Das „Verständnis“ ihrer Bewegungen liegt allein auf Seite der Jungen. Diese haben sich in das Leben der Mutter eingeschaltet, sich ihren Gewohnheiten angepaßt und ihre Handlungen „verstehen

gelernt“. KOEHLER (1955, S. 33) spricht vom „Informationswert angeborener Handlungen“. Dafür liefern diese Befunde weitere gute Beispiele. Erst durch die Reaktion der Jungen werden die von ganz gewöhnlichen und bedeutungslosen Bewegungen ausgehenden Erschütterungsreize, denen an sich keinerlei Mitteilungsfunktion zukommt, zu taktilen Locksignalen. Es ist noch fraglich, inwieweit die beobachteten graduellen Unterschiede in der Reizwirkung der besprochenen Bewegungen tatsächlich auf ihren Qualitätsunterschieden selbst beruhen oder lediglich auf einer Summationswirkung durch Wiederholung qualitativ verschiedenartiger, in ihrer Wirkung aber weitgehend gleichwertiger Reize. Zur Klärung dieser wichtigen Frage wurden mancherlei Versuche angestellt, die zum Ziel hatten, durch Austausch von ♀♀ die in einem Netz erreichte „Lockstufe“ zu erniedrigen oder sprunghaft zu erhöhen; aber diese schwierigen Experimente haben infolge der unvermeidlichen starken Störungen beim Umsetzen der Tiere zu keinem klaren Ergebnis geführt.

Nur ganz ausnahmsweise habe ich bei *Coelotes*-Müttern Bewegungen beobachtet, die sich von den üblichen deutlich abzeichneten und nicht nur für den menschlichen Beobachter ganz den Charakter von speziellen Locksignalen trugen, sondern auch bei den Jungen eine besondere starke Reizwirkung erzielten. Das Netzzütteln einzelner Mütter wurde auf S. 488 bereits besprochen. Von einzelnen weiteren Beobachtungen anderer Art werden hier drei besonders bemerkenswerte Beispiele angeführt, am zweckmäßigsten detailliert nach den Beobachtungsnotizen.

a) (Vorbemerkung: In einem Netz waren infolge wiederholter Eingriffe nur noch wenige Junge — in kleinen Gruppen zerstreut — verblieben, und diese waren im Verlaufe vorangegangener Versuche alle abgesättigt worden.)

Die Spinnenmutter hat eine aufs Tapetum gesetzte kleine Spinne (*Macrargus rufus*) erbeutet und in die Wohnung eingetragen. Dort dreht sie sich mit der Beute zwischen den Cheliceren auf der Stelle fünfmal nur nach rechts (Umspinnen der Beute!), behält sie aber zwischen den Cheliceren und saugt an ihr. Nach 3 min kommt ein Junges aus seinem 3 cm entfernten Versteck, nähert sich der Mutter von vorne bis auf einen halben Zentimeter, entfernt sich dann wieder und bleibt am Rande der Wohnung unbeweglich stehen. Daraufhin legt das ♀ die Beute ab und beginnt in der Wohnung umherzuwandern, wobei es sich ganz eigenartig benimmt; es senkt den Vorderkörper und *klopft mit den Palpen abwechselnd leicht trommelnd aufs Netz*. Die Bewegungen erinnern an das Beschmecken des Substrates. Dann *zupft es mit den Vorderbeinen gleichzeitig (!) an der Kante einer ovalen Netzöffnung, die am Rande der Wohnung zum Boden führt*. Daraufhin geht das Junge, das unbeweglich abseits gestanden ist, auf seine Mutter zu und bleibt (ohne zu betteln) dicht vor ihr stehen. Da wendet sich diese um, holt die abgelegte Beute wieder, steigt mit ihr über das Junge hinweg zur Röhrenmitte und bleibt dort — vom Jungen abgewandt — seltsam hochbeinig stehen. Diese Haltung sieht wie eine Aufforderung an das Junge aus, unter ihrem Hinterleib hindurchzulaufen und die Beute zu holen. Aber das Junge läuft nicht zur Mutter, sondern dorthin, wo die Beute vorher abgelegt war und verweilt dort ohne irgendwelche Suchbewegungen. Nach 7 min steht das ♀ noch immer hochbeinig am

gleichen Fleck. Dann wendet es die Beute zwischen den Cheliceren ruckartig hin und her. Schließlich *hebt es das rechte Vorderbein und klopft damit mehrmals leicht aufs Netz*. Sofort kommen zwei weitere, größere Junge zum Vorschein: sie steigen aus Verstecken unter dem Röhrenboden herauf, laufen dicht an die Mutter heran, kehren aber dann um, ohne sie vorher berührt zu haben. Nach und nach verschwinden die drei Jungen wieder in irgendwelchen Schlupfwinkeln.

b) Zwei Tage später fängt dieselbe Spinne eine ins Netz gegebene junge *Trochosa terricola* von der Größe ihrer eigenen Jungen. Sie speichelt die Beute 2 min lang ein und macht dazu rhythmische Chelicerenbewegungen. Dann senkt sie sie, behält sie aber zwischen den Cheliceren, macht eine Drehung nach links, legt die Beute ab, dreht sich nochmals links herum im Kreis mit engerem Radius, spinnt dann — über die Beute hinwegschreitend — im Zickzack den Röhrenboden entlang und läuft noch einige Minuten planlos spinnend in der Wohnung umher. Keines der satten Jungen kommt aus den Verstecken. Anschließend geht das Weibchen zur Beute zurück, betastet und hebt sie — ohne die Cheliceren zu Hilfe zu nehmen! — mit *zitternden Palpen* rund 15 sec lang in die Höhe. Sofort werden einige Junge unruhig, zwei von ihnen verlassen ihr Versteck und nähern sich der Mutter bis auf 2 cm. Als diese dann die Beute wieder fallen läßt und sich spinnend entfernt, kehrt das eine der beiden Jungen sofort um; das andere begibt sich zur Beute, betastet sie kurz und geht dann ebenfalls wieder zu seinem Versteck zurück. Bald kehrt das wandernde ♀ zur Beute zurück, faßt sie und hält sie 4 min lang ruhig zwischen den Cheliceren. Dann legt es diese ab, putzt Palpen und Vorderbeine und beginnt abermals einen Spinnang in behäbigem Lauf. Nach 3 min kehrt es wieder zur Beute zurück, nimmt sie mit den Cheliceren auf und knetet sie. Da rührt sich ein anderes, fast 4 cm entferntes Junges, bleibt aber zunächst in seinem Versteck. Nun *klopft die Mutter mit dem rechten Vorderbein viermal leicht aufs Netz*. Dazu wird das Bein aus halb angezogener Stellung langsam vorgestreckt und mit dem Tarsus aus einer Höhe von nur etwa 1 mm sanft aufgesetzt. Das viermalige Klopfen erfolgt in schätzungsweise 2 sec. Danach bleibt der Tarsus noch eine Weile erhoben. Kurz nach dieser einmaligen Klopfserie verläßt das ebengenannte Junge sein Versteck, rennt zielstrebig auf die Mutter zu und bleibt seitlich von ihr stehen. Sie verhält sich ganz ruhig, und das Junge rennt schon nach etwa 30 sec in der eingeschlagenen Richtung weiter. Die Mutter bleibt still sitzen. (An weiterer Beobachtung war ich vorübergehend gehindert. Nach meiner Rückkehr war die Beute an voriger Stelle abgelegt, und das ♀ putzte sich seitab.)

c) (In einem anderen Käfig herrschten sehr ähnliche Verhältnisse. Auch hier waren nur noch wenige, ziemlich satte Junge im Netz.)

Eine aufs Netz gegebene Tenebrioniden-Larve wird vom ♀ nach blitzschnellem, wuchtigem Angriff gebissen und zwischen den Cheliceren steil in die Höhe gehalten. Als es die Larve eintragen will, halte und fixiere ich diese mit Hilfe einer Nadel. Nach wiederholtem Zerren bleibt das ♀ bei der Beute und speichelt sie mehrere Minuten lang ein. Nun lasse ich einen *Macrargus rufus*, der etwas kleiner ist als der Durchschnitt der Jungen, an seinem Faden vorsichtig hinter die Netzinsassin aufs Tapetum. Kaum hat sich jener ein paar Schritte bewegt, als diese sich mit einem Ruck umwendet. Der *Macrargus* kann entkommen. Ein zweiter wird aus einer Entfernung von 2 cm angesprungen und getötet. Während ihn die *Coelotes*-Mutter noch zwischen den Cheliceren hält, dreht sie sich spinnend auf der Stelle in unvollständigen Kreisen nach links und rechts, worauf sogleich zwei Junge, die an ganz verschiedenen Netzstellen zwischen zusammengespinnenen und eingerollten Blättern gesessen sind, in der Röhre umherzulaufen beginnen, aber nicht aufs Tapetum herauskommen. Nun geht die Mutter mit dem *Macrargus* 2 cm weit in die Röhre hinein und macht wieder kehrt. „Trabend“ begibt sie sich zur verlassenem Käferlarve zurück, legt den *Macrargus* neben dieser ab und

speichelt die Larve abermals ein. Nach etwa 3 min will sie beides zusammen eintragen; doch die Larve verhängt sich im Netz, und die Mutter kommt mit dem *Macrargus* allein in ihrer Wohnung an. Dort bleibt sie kurz stehen; dann dreht sie sich auswärts. Auf diese Drehung hin (?) bewegt sich ein Junges in einem zusammengerollten Blatt, kommt aber nicht näher. Da *streicht* die Mutter, während sie die Beute noch zwischen den Cheliceren hält, *mit beiden Palpen gleichzeitig* (!) *leicht übers Netz*. Sofort kommt dieses Junge in kurzen Etappen eilig herbei, bestreicht bettelnd mit Palpen und Vorderbeinen das Abdomen seiner Mutter (hinten-seitlich), worauf diese die Beute sogleich fallen läßt. Das Junge zieht sie unter der Mutter hervor und rennt damit in sein Versteck zurück. Die Mutter bleibt ruhig stehen. Die Larve hat sie ganz vergessen.

Ein derartig ausgeprägtes und erfolgreiches Locken habe ich bei vier ♀♀ in 4, 3, 2 und 2 Fällen, im ganzen also nur elfmal beobachtet. Die Lockbewegungen waren teils ein leichtes Klopfen auf die Unterlage, teils ein Streichen über das Netz mit Palpen oder Vorderbeinen. Vibrierende Bewegungen mit den Palpen beschränkten sich auf das Beispiel b. Manche Andeutungen solcher Bewegungen oder Ausführungen, die keinen sichtbaren Lockerfolg erzielt haben, mögen mir entgangen sein. Gemessen an der Zahl der kontrollierten Bruten und den ungezählten Fütterungen, die genau beobachtet wurden, handelt es sich in statistischer Hinsicht zweifellos um ein Ausnahmeverhalten. In jedem Falle derartigen Lockens ließen sich folgende fünf Voraussetzungen als gegeben feststellen:

1. Eine weitgehende Sättigung der Jungen: Die üblichen Bewegungen der Mutter veranlaßten zwar einzelne Junge zu geringfügiger Orts- oder Stellungsveränderung, reichten aber nicht aus, um sie ganz herauszulocken.

2. Eine taktile Wahrnehmung, der Jungen: Die ♀♀ führten diese Lockbewegungen erst dann aus, wenn sich ein Junges in ihrer Nähe bemerkbar gemacht hatte, aber nicht nahe genug herangekommen war.

3. Der Besitz kleiner Beuteobjekte (meist Kleinspinnen, aber auch Ameisen), die lebend gefangen waren.

Dieses durchaus situationsbedingte Lockverhalten erweckt den Anschein, als würden sich nur dann, wenn eine Spinnenmutter mit einem „leckeren“ Bissen vor ihren satten Jungen steht, Anzeichen eines Fütterungstriebes bemerkbar machen, der sie zu aktiver Handlung veranlaßt und ein gewisses Verlangen nach einer Futterabgabe zum Ausdruck bringt. Bei dem Verhalten der Mutter in Beispiel a gewinnt man sogar den Eindruck, als hätte sie auf die Wahrnehmung eines herbeigelockten Jungen hin wieder zur abgelegten Beute gegriffen und sich betont auffällig hingestellt, um sich das Futter abbetteln zu lassen. Es ist noch völlig ungewiß, ob diese Lockbewegungen im Verhaltensinventar aller *Coelotes*-Mütter enthalten sind, jedoch nur bei Bedarf verwendet werden und sozusagen eine Reserve an Verständigungsmitteln darstellen oder ob sie als bemerkenswerte Verhaltensvariationen nur

von einzelnen ♀♀ ausgeführt werden. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen üblichen Bewegungen treten diese zu den Jungen offensichtlich in „korrespondierende“ Beziehung, indem sie durch eine taktile Wahrnehmung derselben ausgelöst werden. Hier scheint folgende kurze Reaktionskette vorzuliegen: Erschütterungsreize, die von gewöhnlichen Bewegungen der Mutter (beispielsweise vom Kreis-Spinnen) ausgehen und hungrige Junge in ihre unmittelbare Nähe locken, lösen bei satten nur geringfügige Bewegungen im Sinne von Teilhandlungen oder Intentionbewegungen aus. Die Wahrnehmung dieser Bewegungen auf taktilem Wege veranlaßt die Mutter hinwiederum, besondere Locksignale zu geben, die einzelne Junge mit weiterer Annäherung beantworten. Die starke Wirkung dieser besonderen Locksignale geht schon aus den mitgeteilten Beispielen klar hervor. Sie ist insbesondere in den Fällen deutlich, wo ein sattes Junges zwar zur Mutter kommt, aber die Nahrungsaufnahme verweigert. Auch diese besonderen Lockbewegungen sind erstaunlich verschiedenartig, und die von ihnen erzeugten Erschütterungsreize lassen sich zwanglos in dieselbe Kategorie wie die der üblichen Bewegungen mit Lockwirkung einreihen. Reagieren die Jungen auf letztere nicht mehr, dann werden sie nicht durch bestimmte, stereotype Bewegungen angelockt, sondern offenbar lediglich durch zusätzliche taktile Reize verschiedenartiger Qualität. Man ist versucht, diese besonderen Lockbewegungen wie so viele Auslöser im Sozialverhalten von Tieren (vgl. TINBERGEN 1955, S. 50 und 113) von Intentionbewegungen herzuleiten. Sofern sie sich überhaupt darauf zurückführen lassen, sind sie vermutlich noch nichts weiter als solche. Was aber damit angedeutet würde, ist mir noch nicht recht klar. Verschiedene Denkmöglichkeiten sollen hier nicht weiter erörtert werden.

b) Warnsignale. Im Gegensatz zu den verschiedenartigen Locksignalen sind die Warnsignale zumindest in bezug auf die Art des Warnreizes so einheitlich, daß man schlechthin von *dem* Warnsignal sprechen kann. Dieses besteht aus einem Netzstoß, der von der Spinnenmutter meist durch stampfendes Aufsetzen eines Hinterbeines auf das Netz oder seltener durch Aufschlagen des Abdomenendes erzielt wird. Gelegentlich konnte ich auch sehen, daß das Abdomen nicht abwärts geschlagen, sondern hochgerissen wurde. Der dadurch entstehende Körper-Ruck überträgt sich über die Beine auf das Netz. Bei der erstgenannten gebräuchlichsten und sehr stereotypen Warnbewegung hebt die Spinne ein halb angezogenes Hinterbein, wie es sich gerade in der Ruhestellung befindet, und stampft damit kurz und energisch aufs Netz. Meist genügt ein einmaliges Stampfen als Warnung; nur bei Bedarf wird es ein bis zweimal wiederholt. Die Hinterbeine werden dazu nicht gleichzeitig oder nacheinander gebraucht. Das Warnsignal wird jedesmal nur mit einem Bein gegeben, und zwar mit demjenigen, dem das zu warnende

Junge am nächsten ist. Handelt es sich beim lockenden Vorderbeinklopfen wie bei allen übrigen Lockbewegungen um die Erzeugung von schwachen und weichen Netzschwingungen, so wird als *Warnung ein kurzer, heftiger und harter Netzstoß* erzielt. Sein Wirkungsmechanismus beruht einfach darauf, daß die Jungen ebenso wie die Alttiere auf entsprechend starke Netzstöße phobisch reagieren und zumindest augenblicklich stehenbleiben, sofern sie nicht gleich „Hals über Kopf“ in das nächste Versteck flüchten. Dieselbe Wirkung läßt sich deshalb durch Klopfen auf das Netz erzielen. Durch das Warnsignal werden die Jungen in den Schlupfwinkel geschickt, entweder vom Tapetum in die Wohnröhre oder aus der Wohnröhre in die Kinderstube oder in andere seitliche Verstecke. Die Mutter gibt es in erster Linie dann, wenn „vorwitzige“ Junge sie beim Angriff auf eine Beute begleiten wollen. Laufen sie ihr nach, bleibt sie kurz stehen, stampft mit einem Hinterbein aufs Netz, worauf die Jungen sofort kehrtmachen und hastig in die Röhre zurückeilen; dann setzt sie ihren Angriff fort. Hat sie die Beute gebissen, dann schickt sie ihre Jungen nur so lange zurück, wie das Opfer noch stärkere Lebenszeichen gibt. Mitunter bleibt ein nachlaufendes Junges auf die erste Warnung hin zwar stehen, kehrt aber nicht um, sondern folgt der Mutter abermals, wenn sie sich wieder in Bewegung setzt. Dann bleibt diese nochmals stehen und wiederholt die Warnung ein- oder zweimal kurz hintereinander, worauf sie von dem Jungen bestimmt befolgt wird. Für die Auslösung des Warnsignals ist die Anzahl der Jungen nicht maßgebend. Sie erfolgt schon bei unerwünschter Begleitung eines einzelnen und wird bei mehreren nicht öfter und — soweit ich sah — nicht heftiger gegeben. Warnungen außerhalb der Wohnröhre beziehen sich meist auf ältere Junge, weil nur diese erfahren genug sind, um den Angriff oder Kampf der Mutter mit Nahrungserwerb zu assoziieren. Die Warnung richtet sich stets nach hinten und wird deshalb ausschließlich mit Hinterbeinen oder Abdomen ausgeführt; denn nur von hinten wagen einzelne Junge der Mutter zu folgen. Solche, die ihr im Wege stehen, brauchen nicht eigens verwarnt zu werden; sie springen, sobald die angreifende Mutter auf sie zukommt, von selbst beiseite und bringen sich schleunigst in Sicherheit. Selbst wenn die Jungen während einer Mahlzeit durch die ganze Wohnröhre verstreut sind, ist der Röhrengang in Sekundenbruchteilen leergefegt, sobald die Mutter von innen heraus zu ihrem Angriffslauf antritt. Man kann den Fluchtweg einzelner verfolgen und sieht manche ein ganzes Stück vor ihrer Mutter herlaufen, ehe sie durch eine seitliche Lücke entweichen, aber im ganzen bleibt es doch unbegreiflich, wie alle Jungen immer wieder so blitzschnell ein Schlupfloch finden. Ich habe niemals gesehen, daß ein Junges in solchen Augenblicken von seiner Mutter überrannt worden wäre. Mit menschlichen Augen gesehen, erfolgt also diese Warnung

immer dann, wenn den Jungen seitens einer aufs Netz geratenen und noch nicht ausreichend wehrlos gemachten Beute Gefahr droht. Das Verhalten der Spinnenmutter erscheint in solchen Fällen erstaunlich einsichtsvoll. Bei genauerem Studium dieses Verhaltens spricht jedoch alles dagegen, daß sich die Spinnenmutter einer Gefahr für ihre Jungen bewußt würde. Die Warnung unterbleibt nämlich in anderen gefährvollen Situationen, dann z. B., wenn die Jungen zusammen mit ihrer Mutter auf dem Tapetum mit einer Beute beschäftigt sind und in ihrer Nähe ein zweites Beutetier lebend auf das Netz gesetzt wird. Die Mutter greift dieses an, schiebt aber die Jungen nicht in die sichere Wohnröhre zurück. Es genügt ihr, daß sie allein auf Grund der starken Netzerschütterungen, die vom zweiten Beuteobjekt verursacht werden, stillsitzen. Erst wenn es einem Jungen einfallen sollte, sie zu begleiten, warnt sie. Die Warnung erfolgt also nur dann, wenn sich ein Junges während der Angriffshandlungen durch seinen Lauf in der Nähe bemerkbar macht. Dies läßt darauf schließen, daß *die angreifende Spinnenmutter durch den Lauf der Jungen in der Ortung des Beuteobjektes gestört wird*. Dasselbe gilt auch für die Lähmungsphase, während der die Spinne alle Bewegungen des Opfers genau perzipieren will, um im Bedarfsfalle ihren Biß an anderer Körperstelle zu wiederholen. Die Annahme, daß sich die Warnbewegungen von Intensionsbewegungen ableiten, scheint mir durchaus berechtigt zu sein. Sowohl der Beinschlag als auch das Abdomenzucken deuten die Umkehr nach dem aus entgegengesetzter Richtung zusätzlich wahrgenommenen Erschütterungsreiz an. Solange es sich dabei um den gewohnten Lauf eines Jungen handelt, bleibt es auch dann bei dieser Intensionsbewegung, wenn das Junge zurückläuft und seine Lauferschütterungen mit abnehmender Intensität noch kurze Zeit wahrzunehmen sind. Die Umkehr nach einem Jungen habe ich nie beobachtet, wohl aber nach anderen Kleintieren, die ich experimentell zum Nachlaufen hinter der Spinnenmutter gebracht hatte. Solche Versuche sind einige Male mit den immer wieder verwendeten Ameisen der Gattung *Myrmica* geglückt. Nachdem eine Spinnenmutter an die Röhrenmündung gelockt worden war, habe ich zu ihren Jungen, die in der Wohnungsmitte mit Beute beschäftigt waren, vorsichtig einige Ameisen gesetzt, deren Lauferschütterungen wegen der Entfernung zur Röhrenmündung und wegen der Reaktionsminderung des ♀ in Richtung zur krabbelnden Brut zunächst unter der Reaktionsschwelle des ♀ geblieben sind. Die Ameisen strebten in verschiedener Richtung davon. Sobald nun eine von ihnen Richtung zur Röhrenmündung nahm und sich dem ♀ von hinten näherte, lockte ich dieses schnell mit Beute oder durch Nadelzupfen aufs Tapetum. Nur wenige Male gelang die erforderliche Synchronisation, so daß das ♀ beide Reize fast gleichzeitig wahrnahm oder die Ameise weiterlief, als das ♀ bereits zum Angriff

nach außen gestartet war. Dann war es offensichtlich irritiert und warnte, als wäre die Ameise eines seiner Jungen. Lief die Ameise aber trotz der Warnung noch ein kurzes Stück weiter, dann drehte sich das ♀ ruckartig um und griff die Améise an.

Entsprechend ihrer phobischen Reaktionen gegenüber starken, ruckartigen Netzerschütterungen allgemein, beantworten die Jungen natürlich auch das Netzrucken ihrer Mutter mit Stillsitzen oder Flucht ins Versteck.

Die Reaktion der Jungen auf Lock- und Warnreize ist angeboren. Dies scheint mir schon die Feststellung genügend zu beweisen, daß jüngste Stadien durch Locksignale der Mutter alarmiert werden und in der Wohnröhre oder wenigstens in der Kinderstube umherlaufen, obwohl sie noch gar keine Nahrung zu sich nehmen (vgl. Beispiel a. S. 452).

Um aber diese Frage vorsichtshalber noch weiter zu prüfen, habe ich am 24. 4. 57 16 Junge im Augenblick des Schlüpfens aus dem Kokon, das bei Tage erfolgt ist, dem Netz entnommen, in einer netzfreien Glasschale gehalten und mit aufgeschnittenen Mehlkäferpuppen gefüttert. Sie nahmen erst nach der ersten Häutung am 29. 4. Nahrung zu sich, bauten sich keine Röhrengespinnste, sondern hielten sich in einer Reihe in einem selbstgefertigten, schmalen, bandförmigen Gewebe am oberen Rande der Glaswand auf. Vom Tage der Nahrungsaufnahme an kam es durch Kannibalismus zu Ausfällen, wodurch sich die Zahl der Jungen schließlich bis auf sieben verringerte. Diese setzte ich am 14. 5., also im Alter von 20 Tagen, um 9¹⁵ Uhr in das Netz ihrer Mutter, der am 2. 5. auch die übrigen Jungen zu anderen Versuchen genommen worden waren, zurück. Fünf von ihnen versteckten sich nach einem kurzen Besuch der Wohnröhre am Rande des mütterlichen Netzes, nur zwei blieben im Bereich der Wohnung. Die Mutter geriet ob dieses Besuches in starke Erregung, rannte unstedt umher und kontrollierte jedes Junge, das ihr in den Weg kam. Nach 1 Std setzte sie sich in eine Wohnungsnische und reagierte weder auf Jungen- noch auf Beutereize. Um 14³⁰ Uhr begann sie lebhaft und andauernd zu spinnen, verstärkte die Wohnröhre und erweiterte vor allem das Fangtapetum. Kaum hatte sie mit dieser Tätigkeit begonnen, als ein Junges ein Versteck verließ und während der ganzen Zeit, die sie spann (fast 2 Std lang!) dicht hinter ihr dreinlief — ein köstlicher Anblick! Die Mutter wurde dadurch nur ab und zu irritiert und blieb dann kurz stehen, worauf das Junge ihr Abdomen oder ihre Hinterbeine betastete. Sie drehte sich nicht einmal um, sondern setzte daraufhin ihren Gang fort. Erst um 16³⁰ Uhr griff sie einen Mehlwurm an und trug ihn ein. Beim Zickzack-Spinnen lief ihr wieder ein Junges, wahrscheinlich dasselbe, nach. Ein andere seilte in die Wohnröhre und fand die Beute. Zwei weitere bewegten sich in ihren peripher gelegenen Verstecken. Als sich die Mutter anschließend putzte, kamen im Verlaufe der ersten 5 min vier Junge an die Beute. Bei diesem blieb es. Anderntags saßen drei Junge im Netz, die übrigen hatten in den Käfigecken eigene Röhren gesponnen.

IV. Auslöser im Sozialverhalten anderer Brutpflegender Spinnenarten

Es ist das Verdienst NØRGAARDS (1956), als erster Auslöser im Sozialverhalten von Spinnen in Form von Lock- und Warnsignalen bei *Theridion saxatile* erkannt und beschrieben zu haben. Es mag als Bestätigung für die tatsächliche Ausbildung solcher Auslöser bei Spinnen

von gewissem Wert sein, wenn ich nebenbei bemerke, daß ich schon vor Erhalt der NØrgaardschen Arbeit ganz unbeeinflußt Lock- und Warnsignale bei *Coelotes* festgestellt und nach Kenntnis dieser Befunde nochmals sehr kritisch geprüft habe.

Die Lock- und Warnbewegungen wie überhaupt das ganze Brutpflegeverhalten von *Theridion saxatile* und *Coelotes terrestris* gleichen einander weitgehend, obwohl beide Arten verschiedenen Familien angehören, andersartige Netze bauen, verschiedene Hauptnahrung zu sich nehmen und eine unterschiedliche Fangtechnik entwickelt haben. NØRGAARD entdeckte bei *Theridion saxatile*-♀♀ „sweeping-movements“ (streichende Bewegungen) als *Lockbewegungen* und „thrumping movements“ (zupfende) als *Warnbewegungen* und beschreibt diese im einzelnen wie folgt (Übersetzung aus dem Englischen vom Verfasser):

„... Die Jungen bleiben ungefähr einen Monat im Schlupfwinkel und Netz ihrer Mutter. Während dieser Zeit fressen das Weibchen und seine Jungen gleichzeitig an den gefangenen Insekten. Solange die Jungen noch ganz klein sind, bleiben sie im Schlupfwinkel, während das Weibchen die Beute tötet. Wenn sie zu nahe an die zappelnde Ameise gehen, wendet sich das Weibchen ihnen zu und macht eine charakteristische Bewegung mit den Vorderbeinen. Sie scheinen an den Fäden zu zupfen wie ein Musiker an den Saiten seines Instrumentes. Die Jungen beantworten diese ‚Zupf‘-Bewegungen sofort mit einer Fluchtreaktion: sie rennen in den Schlupfwinkel zurück.

Sind die Jungen etwas größer geworden, nehmen auch sie am Beutefang teil. Dies soll durch folgendes veranschaulicht werden:

10⁴⁵ Uhr. Eine Ameise (*F. pratensis*) wird der Spinne angeboten. Sie klebt an einem Fangfaden, und die Spinne reagiert sofort. Die Spinne macht einige Intensionsbewegungen mit ihren Vorderbeinen und klettert an die Stelle, wo die Ameise hängt und zappelt, um loszukommen. Die Spinne berührt die Ameise mit ihren Vorderbeinen, dreht dann der Beute ihren Rücken zu, und schleudert Fäden auf sie. Sie verläßt die Beute, geht wieder zurück und macht gleichzeitig mit ihren Vorderbeinen einige eigentümliche „streichende“ Bewegungen über das Netz. Nun schwärmen die Jungen an den Fäden herunter und versammeln sich in einiger Entfernung um die Ameise. Eines nach dem anderen geht zur Ameise hin, dreht ihr den Rücken zu und schleudert einige Fäden zu ihr hin. Diese erreichen jedoch die Ameise nicht, weil die kleinen Spinnen in zu weitem Abstand von der Beute hängen. Immer mehr Junge kommen bei der Beute an und führen die Einwickel-Reaktion aus. Eines der Jungen ergreift ein Hinterbein der Beute und beißt es in das Gelenk zwischen Tarsus und Tibia. Das Weibchen kommt zweimal zur Beute herab, verläßt sie aber wieder, nachdem es mit seinen Vorderbeinen die streichenden Bewegungen über das Netz gemacht hat.

10⁵⁵ Uhr. Die Ameise ist ruhig, und eine Menge Junger versammelt sich auf ihr und beißt sie in verschiedene Gelenke. Sie haben wahrscheinlich an ihr zu fressen begonnen.

11⁰² Uhr. Das Weibchen gesellt sich zu den Jungen und beißt die Beute zwischen Kopf und Thorax.

11⁵⁵ Uhr. Das Weibchen transportiert die Beute zum Schlupfwinkel. Mehrere Junge klammern sich während des Transportes an die Ameise.

Wie dieses Beispiel der Fanghandlung zeigt, ist das Verhalten der Jungen in allen Einzelheiten dem der erwachsenen Spinne gleich . . .“ (S. 188/189).

„Soziales Verhalten. — Die gemeinsame Fangtätigkeit stellt einen Fall sozialen Verhaltens dar, da beide, Weibchen und Junge, daran teilhaben. So darf erwartet werden, daß eine Art von Verbindung zwischen den Mitgliedern der Spinnenfamilie im Netz besteht. Es ist noch nicht möglich, viel Licht auf dieses Problem zu werfen, aber einige diesbezügliche Beobachtungen dürften von einigem Interesse sein. In mehreren Fällen wurden zwei besondere Bewegungen des Weibchens beobachtet, nämlich die Zupf- und Streichbewegung, die beide oben beschrieben wurden. Auf beide reagieren die Jungen. Das Zupfen löst eine Fluchtreaktion aus, die die Jungen zurück zum Schlupfwinkel bringt. Andererseits löst das Streichen ein ‚Zur-Beute-Gehen‘ aus. Diese beiden Reaktionen folgen so konstant auf die besonderen Bewegungen des Weibchens, daß eine Beziehung angenommen werden muß und folglich das Zupfen und das Streichen als soziale Auslöser (TYNBERGEN 1951, S. 55) in bezug auf das Verhalten der Jungen betrachtet werden dürfen. Die Bewegungen des Weibchens verursachen vielleicht eine besondere Art von Netzschwingungen, und die Jungen könnten imstande sein, diese Schwingungen wahrzunehmen und zwischen den verschiedenen Arten zu unterscheiden. Dies ist sehr wahrscheinlich, da der Tastsinn der Spinnen bekanntlich hoch entwickelt ist (GERHARDT und KAESTNER 1937, S. 428)“ (S. 189/190).

Da die Angaben NØRGAARDS über diese höchst interessanten ethologischen Probleme leider sehr knapp und in bestimmten Punkten recht allgemein gehalten sind, bat ich ihn im Anschluß an meine Beobachtungen brieflich um Mitteilung weiterer Einzelheiten und um Beantwortung bestimmter Fragen. Diese Bitte hat Herr Dr. NØRGAARD in sehr entgegenkommender Weise erfüllt und mir die Veröffentlichung seiner Ausführungen vom 7. 8. 57 als Ergänzung seiner zitierten Arbeit gestattet, was hier auszugsweise im englischen Originaltext geschieht:

“... From your letter it appears that you have understood very well what I meant by using the words ‘thrumming’ (=‘zupfen’) and ‘sweeping’ (=‘fegen’ or ‘streichen’). . . But I shall give you a few more details describing the performance of the two movements.

First the ‘thrumming’: When a female goes to an ant struggling in the web it happens that her very young spiderlings leave the nest and walk out in the direction of the female. Then she stops, makes some trembling movements with her abdomen, and turns round to face the young. Then she makes some fast and violent ‘plucks’ in the threads with her forelegs. The number of plucks in the cases observed was low varying from 2—5 in each series. Unfortunately I am not able to tell if she uses her legs simultaneously or alternatively, as I have not taken it down. The effect on the young is very obviously. They instantly stop walking, turn round, and afterwards go back to the nest. Probably the ‘thrumming’ causes some rather violent shakings of the web, and these particular ‘shakings’ release an escape reaction in the young.

The ‘sweeping’-movements have been observed a few times only. They are very similar to the ‘feeling’-movements performed by the spider when on its climbing down the web it tries to get hold of a thread. In the ‘feeling’-movements the forelegs are stretched forward, and their extreme parts are being spread and brought near each other again

several times until getting hold of a thread. The 'sweeping'-movements differ from this mainly in the fact that in this case the legs gently touch the threads of the web when performing the movements. Besides there also seems to be a slightly different performance of the movements. But I am not yet able to describe this difference. Further observations on this point are necessary. The 'sweeping'-movements in each series were few (2—5) as was the case with the 'thrumming'-movements. By the 'sweeping' the web will be moved softly, and the reaction of the young is very obviously, as described in my paper."

Aus der ergänzenden Mitteilung geht hervor, daß NØRGAARD die spezifische streichende Lockbewegung bei *Theridion saxatile*-♀♀ nur wenige Male beobachtet hat. Dies deckt sich offenbar ganz mit dem ausnahmsweisen Gebrauch besonderer Locksignale bei *Coelotes*-Müttern. Auch die Bewegungsweise scheint die gleiche zu sein, soweit es die streichenden Bewegungen von *Coelotes* betrifft. Dagegen ergibt sich als bemerkenswerter Unterschied, daß die offenbar auch bei *Theridion saxatile* in entsprechender Situation regelmäßig zu beobachtende Warnbewegung durch *Zupfen* mit den *Vorderbeinen* erfolgt und daß sich das ♀ zu diesem Zweck zu den Jungen umdreht und von der Beute abwendet. Außerdem geht seiner Umkehr ein Abdomenzittern voraus¹. Bei *Coelotes* ist wahrscheinlich bereits eine Intentionsbewegung zur Umkehr nach den nacheilenden Jungen zum Auslöser geworden; bei *Theridion* hingegen wird diese Umkehr noch ausgeführt, und das Weibchen deutet durch das Vorderbeinzupfen vielleicht den Start zum Angriff auf die störenden Jungen an. Es könnte also sein, daß das Warnverhalten von *Theridion* noch ursprünglicher ist; jedenfalls erscheint es primitiver; denn die Abkehr vom Beuteobjekt oder von einer Gefahrenquelle zwecks „Zurechtweisung“ der Jungen ist zweifellos recht umständlich und zeitraubend. Auch die nach NØRGAARDS Darstellung recht tatkräftige Hilfe der jungen Theridien beim Beutefang läßt bei ihnen auf einen höheren Grad von Selbständigkeit schließen, als man ihn im allgemeinen bei *Coelotes*-Jungen findet. Eine Kontrolle der Jungen durch das ♀ erwähnt NØRGAARD nicht.

V. Das Verhalten der Jungen zueinander

Das gegenseitige Verhalten der Jungen an der Beute erinnert in mancher Hinsicht an die Unarten menschlicher Natur. Eine Lupen-

¹ Ich weiß nicht, ob das Abdomenzittern („trembling movements“) beim *Theridion*-♀ gleichbedeutend ist mit dem Abdomenzucken der *Coelotes*-Mütter, das, nach unten oder oben stärker ausgeführt, das Beinstampfen ersetzen oder unterstützen kann. Sollte es sich aber tatsächlich um ein Zittern handeln, dann bezweifle ich, ob es zum „Warnverhalten“ gerechnet werden darf; denn bei der generellen positiven Vibrotaxis der Netzspinnen ist es unwahrscheinlich, daß mit vibrierenden Bewegungen eine abschreckende Wirkung erzielt werden kann.

beobachtung der Spinnenkinder ist höchst belustigend; der Vergleich mit höheren Wesen jedoch stimmt nachdenklich.

Haben sich erst wenige Junge an größerer Beute eingestellt, geht es ganz friedlich zu. Sie verteilen sich über die Intersegmental- und Gelenkstellen, saugen an verschiedenen Seiten und belästigen einander nicht weiter. Sobald aber die begehrten Futterstellen knapp werden, stören Streitigkeiten in zunehmendem Maße die „Tischordnung“. Durch Markierung einzelner Spinnenkinder waren auffallende Verhaltens- und Wesensunterschiede während einiger Fütterungen genau zu verfolgen. Neben „friedfertigen“ Naturen, die konstitutionell keineswegs schwächer erscheinen, gibt es ausgesprochene „Lausbuben“, deren Aktivität vornehmlich darauf abzielt, mit ihren Geschwistern handgreiflichen Streit anzufangen. Ihr Bestreben, andere zu vertreiben, scheint zeitweilig zum Selbstzweck zu werden und den Zweck des Beutebesuches ganz in den Hintergrund treten zu lassen. Hat solch ein „Störenfried“ eine freie Stelle gefunden, so gibt er sich nur kurz dem Nahrungsgenuß hin, um dann ausgerechnet dorthin zu streben, wo einige Geschwister lückenlos nebeneinander sitzen und „friedlich“ saugen. Von diesen wird das mittlere Ziel seines Angriffes. Erst betastet er dessen Hinterleib mit seinen Vorderbeinen. Das belästigte Junge wehrt sich mit den Hinterbeinen. Der Angreifer wird dreister und zwickelt es in die Rückenhaut. Das ist dem betroffenen zu viel: Es dreht sich um, beide schlagen mit ihren Vorderbeinen aufeinander ein und spreizen drohend ihre Cheliceren. Es ist ein ungefährliches Geplänkel, und die Kämpfenden scheinen einander ebenbürtig zu sein. Aber vielleicht hat der Angreifer doch etwas kräftiger zugeschlagen; jedenfalls ist dem anderen der Appetit auf diese Futterstelle vergangen. Er macht Platz und sucht sich nach kurzer Beruhigungszeit, während der er seine Erregung in lebhafter Putztätigkeit abreagiert, eine andere Stelle. Der „Streitsüchtige“ aber gibt sich mit seiner Eroberung nicht zufrieden; er nippt nur kurz an der Nahrung und macht sich alsbald wieder auf den Weg, um andere Geschwister zu belästigen. Solche Individuen sah ich unsterblich um die ganze, lange Beute herumwandern und sechs bis zehn Geschwister vertreiben, ehe sie die „innere Ruhe“ oder den nötigen Hunger hatten, um selbst an einer Stelle länger zu fressen.

Die „Friedfertigen“ hingegen, die bei weitem in der Überzahl sind, zwickeln nicht. Sie suchen Lücken zwischen den saugenden Geschwistern, drängen sich durch leichtes Vorderbeinschlagen dazwischen und sind zufrieden, wenn sie überhaupt an die Nahrung gelangen. — Eine detaillierte Beschreibung dieses Verhaltens „bei Tisch“ wäre eine Abhandlung für sich.

Alle fressenden Jungen sind in dauernder „Sorge“, vertrieben zu werden und beantworten jeden Krabbelreiz in ihrer Umgebung durch heftiges *Abwehrstrampeln* mit dem dritten und vierten Beinpaar. Dabei

brauchen sie selbst gar nicht angegriffen zu werden; allein das Strampeln der Nachbarn genügt zur Auslösung dieser Abwehrhandlung, die in der Reihe zu einer Kettenreaktion wird, allmählich an Intensität abnimmt und vorübergehend eingestellt wird, um alsbald wieder von neuem zu beginnen und dem Beobachter ein recht eigenartiges Beingewimmel vor Augen zu führen. Die Angriffe von Geschwistern an größeren Beutestücken sind stets nur von hinten zu erwarten, weshalb die Abwehrbewegungen ganz reflektorisch in diese Richtung zielen. Kommt eines dem anderen gelegentlich von vorne zu nahe, dann hebt das saugende Junge lediglich ein Vorderbein, ohne sich bei der Mahlzeit weiter stören zu lassen. Das andere respektiert diese Drohgebärde und läßt sich daneben nieder. Mitunter saugen Individuen fast Kopf an Kopf, und ihre drohend erhobenen Vorderbeine sind ruhig aneinander gelehnt. Verdrängungsversuche bei frontaler Annäherung habe ich an größeren Beutestücken nie beobachtet. Solche von hinten dagegen gehören offensichtlich zu den „Tischsitten“, werden meist leicht pariert und führen zu keiner Unterbrechung der Nahrungsaufnahme.

Neuankömmlinge tasten sich recht vorsichtig an die besetzte Beute. Sie wissen Geschwister und Beute zuverlässig zu unterscheiden und beginnen niemals, den Körper eines Artgenossen versehentlich anzunagen, obwohl ihnen dieser ebenso als Nahrung dienen könnte. In der Regel genügen wahrscheinlich schon die Strampelbewegungen des Vordermannes als Erkennungsmerkmal. Sind diese gerade ermüdet, dann untersucht der Neuankömmling seinen Vordermann, indem er dessen Hinterleib mit den Palpen betastet, sehr eingehend. Manchmal läßt es dieser ruhig geschehen, meist fängt er wieder heftig zu strampeln an. Werden die fressenden Jungen nicht stärker belästigt, bleiben sie hartnäckig an der Beute, und es ließ sich erweisen, daß sie die Betastungsweise ihrer Geschwister von andersartigen Berührungsreizen unterscheiden können. Bestrichen nämlich Ameisen (*Myrmica*) den Hinterleib fressender Jungen mit ihren Fühlern, drehten sich diese ruckartig und wie entsetzt um und rissen beide Vorderbeine zur Abwehr hoch, worauf die Ameisen ihres Weges gingen. Einen Angriff auf Ameisen oder eine Verfolgung derselben habe ich nicht beobachtet. Gelegentlich läuft aber ein Spinnenjunges, das nach der Beute sucht, einem anderen nach, betastet dessen Hinterleib und wendet sich dann wieder ab. Es wurde entweder durch dessen Lauferschütterungen angelockt oder folgte einem Beuteduft. Und manchmal sieht man zwei Junge längere Zeit seitlich Bauch an Bauch und Mund an Mund liegen; das eine will von dem Nahrungstropfen des anderen etwas haben, und dieses gewährt es ihm (was durch ein Photo belegt werden kann).

Ist eine Jungspinne eines kleineren Beutestückes habhaft geworden, das sie entweder der Mutter abgebettelt oder das sich von der Beute gelöst hat, dann sucht sie es vor anderen in Sicherheit zu bringen. Sie

vermeidet den Weg zur Kinderstube und trägt es nach Möglichkeit in einen stillen Winkel. Wird es trotzdem von einem Geschwister überrascht, ist sein Verhalten von Fall zu Fall verschieden. Mit leicht transportablen Stücken läuft es schnell davon und wird nicht weiter verfolgt; bei schwereren dreht es sich einfach um, streckt dem „Futterneidischen“ seinen Hinterleib hin und läßt sich ruhig betasten. Bekommt das andere ein Beuteende zu fassen, dann zerren manchmal beide in entgegengesetzter Richtung daran, aber oft läßt ein Junges das andere mitfressen. Bei Fütterungen mit Drosophilen ist es keine Seltenheit, bis zu vier Junge gemeinsam an einer Fliege saugen zu sehen. Gefangen und getötet wurde sie nur von einem, die anderen kamen erst später herbei. Selbst bei älteren Individuen beobachtet man bisweilen ganz erstaunliche Fälle von „Duldsamkeit“, wie man sie bei Spinnen kaum für möglich gehalten hätte. Dafür seien zwei Beispiele aus den Beobachtungsnotizen angeführt, die auch im Hinblick auf die Beutefanghandlung interessant sind.

a) Zwei $7\frac{1}{2}$ Monate alte, in gemeinsamem Käfig aufgewachsene Geschwister (A und B) sitzen in ihren Wohnröhren, die sich an den gegenüberliegenden Käfigwänden befinden. Ich werfe zwei lebende Stubenfliegen ins Glas. Jede Spinne fängt sich schnell eine, trägt sie in ihre Wohnröhre und beginnt sie auszusaugen. Als sie damit halb fertig sind, lasse ich eine dritte Fliege hinein. Spinne A läßt sofort von ihrer Beute ab, fängt sie und saugt daran. B verläßt ihre Beute ebenfalls, um an der neuen Fliege teilzuhaben. A verwehrt es ihr kaum. Beide saugen dicht nebeneinander am Abdomen der Fliege. Nun gebe ich eine vierte Fliege dazu. A und B fressen vorerst weiter, dann schlägt B ein paar mal nach der vorbeilaufenden Fliege, fängt sie schließlich und trägt sie in ihre Wohnröhre. Als sie sie dort auszusaugen beginnt, werfe ich eine fünfte Fliege ins Glas. B spinnt ihre Beute schnell ein und will auch die fünfte fangen. Als ihr dies mißlingt, begnügt sie sich mit der eingewickelten, beißt diese wieder frei, trägt sie aus der Wohnröhre heraus (!) und saugt daran. Von nun an läßt sie sich von der immer wieder vorbeilaufenden fünften Fliege nicht mehr stören; doch reagiert jetzt A auf diese, wickelt ihre Beute nach Araneiden-Art schnell ein, hat aber nach dieser Handlung anscheinend „vergessen, was sie wollte“, beißt das Beutepaket wieder auf und frißt weiter. (Die fünfte Fliege lebte noch anderntags.)

b) Ich gebe zwei anderen, 4 Monate alten Geschwistern, die ebenfalls zusammen aufgewachsen sind, zwei Fliegen ins Glas. Spinne A fängt sich sofort eine, B macht keine Anstalten, die andere zu fangen, sondern will an der Beute von A teilhaben. A schlägt bei Annäherung von B mit den Vorderbeinen in die Luft, und B weicht ein Stück zurück. Aber gleich kommt B wieder heran und erfaßt den Kopf der Fliege. A, die in den Thorax gebissen hat, hält die Vorderbeine hoch, schlägt aber nicht zu. Dann beißt B zwischen Kopf und Thorax der Fliege, worauf A zurückgeht, in das Abdomen der Beute beißt und B die Thoraxpartie überläßt.

Auch adulte ♀♀ ließen fremde, halbwüchsige Individuen, die als Wildfänge in ihren Käfig gesetzt worden waren, nach einigen Tagen der Zusammengewöhnung an ihrer Beute mitsaugen.

Es ist allerdings noch fraglich, ob in derartigem Verhalten tatsächlich ein sozialer Instinkt auf seiten des „Gebenden“ zum Ausdruck

kommt oder ob dieser lediglich durch die Dreistigkeit des „Nehmenden“ eingeschüchtert und zu derartiger Toleranz veranlaßt wird. Das gemeinsame Fressen von zwei Jungspinnen an einer Fliege wurde übrigens schon von BAUM (1938, S. 29) an dem australischen *Dinopis subrufus* L. KOCH beobachtet. Bei den ausgesprochen sozialen Spinnen soll das gemeinsame Verzehren einer Beute auch bei erwachsenen Tieren die Regel sein (vgl. S. 530).

Ein Bettelverhalten zwischen Jungen wurde nicht beobachtet, folglich auch keine entsprechende Antwortreaktion in Form von vollständiger Überlassung eines Beutestückes.

Auch die Jungen verfügen in bescheidenem Umfange über eine Art von Verständigungsmitteln. So sammeln sie sich an Orten vermehrter „Krabbelei“. Sie werden also durch die Ortsbewegungen und wahrscheinlich auch durch das Abwehrgestrampeln ihrer Geschwister angelockt. Diese Lockreize fallen in dieselbe Kategorie wie die verschiedenartigen mütterlichen Lockbewegungen. Nachfolgenden Geschwistern kann durch eine allmähliche Entstehung und Intensivierung von „Vibrationsherden“ das Auffinden der Beute erleichtert werden. Wird eine ganze Brut von Jungen auf ein geruchlich neutrales, zusammengeknülltes Perlongewebe gesetzt, dann rotten sich die Tiere alsbald zu einzelnen größeren Gruppen zusammen. Warnende oder abschreckende Bewegungen wurden (abgesehen von Hinterbeinstrampeln und Vorderbeinheben oder -schlagen) nicht festgestellt. Dagegen pflanzen sich Schreckreaktionen einzelner sehr schnell in der Gruppe fort, und eine Störung wird von der Gruppe unter Umständen mit relativ heftigeren phobischen Reaktionen beantwortet als vom Einzeltier. Nähert man eine Nadel, deren Spitze in Aceton oder andere scharf riechende Flüssigkeiten getaucht war, isoliert sitzenden Jungspinnen von oben her bis auf wenige Millimeter, dann weichen sie mit einigen relativ ruhigen Schritten aus. Zielt man aber auf ein mittleres Tier in einer Gruppe, dann stiebt diese in der Regel sehr heftig auseinander, und das Bemerkenswerte dabei ist außerdem, daß im zweiten Falle die Nadel gar nicht so dicht herangeführt zu werden braucht. Außer diesen üblichen Reaktionen auf gegenseitige, ganz unwillkürlich verursachte Erschütterungsreize mit anlockender oder abschreckender Wirkung habe ich sehr vereinzelt auch eigenartige Verhaltensweisen beobachtet, die den Anschein erweckten, als gäbe es auch zwischen Jungen besondere und „adressierte“ Locksignale. Ich bringe als Beispiel hierfür eine Versuchsbeschreibung, in der zufällig mehrere, nach einer Verständigung aussehende Verhaltensweisen zu finden sind, und belasse das hier interessierende Verhalten im größeren Zusammenhang, weil der Versuch in verschiedener Hinsicht aufschlußreich ist und auch nochmals die Lockwirkung mütterlicher Bewegungen sowie die untergeordnete Bedeutung chemischer Reize vor Augen führt.

12. 11. 56, 10³⁰ Uhr. ♀ 27 aus dem Netz, in dem sich etwa 40 eigene Junge befinden, gelockt und seinen ruhigen Lauf auf Tonband aufgenommen. Das ♀ dann isoliert gehalten.

Versuchsordnung. 6 cm von der Kinderstube entfernt legte ich auf die freie Tapetumfläche möglichst erschütterungsfrei einen frisch getöteten Mehlwurm (M) mit herausquellendem Inhalt und — 2 cm daneben — eine Mehlwurmattrappe (AM) aus hellem Plastilin. An die AM setzte ich ein dem Alkohol entnommenes ♀ als ♀-Atrappe (A ♀), die der Kinderstube den Hinterleib zukehrte. Dicht vor ihr hakte ich die Vibrationsnadel ins Netz.

15³⁰ Uhr. Sende die aufgenommene Lauferschütterung mit geringer Intensität ins Netz. Die Jungen werden sofort unruhig, laufen bis zu 1 cm hin und her, aber keines verläßt die Kinderstube. Nach 5 min Pause und mehrfacher kurzer Wiederholung der Sendung läuft ein Junges (J 1) direkt auf die A ♀ zu, betastet sie und kehrt wieder um. Kein weiterer Lockerfolg. Anschließend gleiche Aufnahme mit starker Intensität gesendet. Auf die heftigen Netzerschütterungen hin verharren alle Jungen bewegungslos. Bald nach eingetretener Ruhe wandern sie noch unruhiger als vorhin umher. Einzelne erscheinen „erwartungsvoll“ an der Röhrenmündung.

15⁴⁵ Uhr. Wiederhole Laufsendung mit geringer Intensität. Wieder kommt ein Junges (J 1) zur A ♀, klettert über ein Hinterbein auf deren Abdomen, betastet sie da und dort, steigt ab, geht um sie herum, läuft schließlich zum M und bleibt vor dessen zerquetschtem, nassem Kopf stehen. Obwohl der Tarsus seines rechten Vorderbeines nur 1 mm von der Nahrung entfernt ist (!) ,scheint es diese nicht zu bemerken, sondern kehrt nach 3 min wieder zur A ♀ zurück, betastet sie abermals, dann die AM und begibt sich schließlich auf Umwegen wieder ins Versteck zurück.

15⁵⁵ Uhr. Auf wiederholte Sendung kommen gleichzeitig zwei andere Junge (J 2 und 3) heraus, laufen zwischen M und AM hindurch und über das „Ziel“ hinaus. J 2 kehrt um und nimmt den gleichen Weg zurück; auch J 3 wendet sich im Bogen und gerät (zufällig?) an den M, beißt kurz in dessen Kopf, geht dann ein Stück beiseite, trippelt mit den Vorderbeinen eigenartig am Ort, bleibt daraufhin 4 min lang stehen und kehrt schließlich in die Röhre zurück, wo es in Eingangsnähe unbeweglich sitzen bleibt. Auch die übrigen Jungen sind ruhig.

16¹⁹ Uhr. Wiederhole Sendung kurz: Zwei weitere Junge begeben sich an die Röhrenmündung, kehren aber wieder um.

16²⁰ Uhr. J 3 kommt wieder auf direktem Wege zum M, betastet ihn, geht abermals 2 mm zurück und bleibt unbeweglich stehen.

16²² Uhr. J 3 läuft jetzt zum Hinterende des M und bleibt stehen, die Vorder-tarsen nur 2 mm von einem herausgequollenen Fetttropfen entfernt.

16²⁵ Uhr. Ein anderes Junges (J 4) läuft (ohne Lockreize meinerseits) direkt auf den M zu und beginnt am Kopf zu saugen. J 3 am anderen Ende des M bewegt sich nicht.

16²⁸ Uhr. Ein weiteres Junges (J 5) verläßt die Röhre. *Als es auf halbem Wege zum M stehenbleibt, tritt J 4 3 mm von der Beute zurück, dreht sich seltsam trippelnd zweimal vollständig im Kreis und nimmt dann wieder Vorderbeinkontakt mit dem M auf.* Daraufhin (?) kommt J 5 an die Beute, betastet sie aber nur.

16³⁵ Uhr. J 3 kehrt in die Röhre zurück und verschwindet.

16⁴⁰ Uhr. *Auch J 4 verläßt jetzt den M, geht zur AM, betastet sie, kriecht dann unter A ♀ und untersucht sie.* Nun kommt ein weiteres Junges (J 6) aus der Röhre heraus und steigt A ♀ auf den Rücken. *J 4 beißt in das Plastilin der AM, läuft beiseite, kehrt zur AM zurück, geht dann zum M hinüber, beißt diesen kurz in den Kopf, betastet ihn ausgiebig, beißt nochmals hinein und zieht dabei zweimal kurz ruckartig an ihm, wiederholt dies und läuft dann auffallend trippelnd und im Zick-*

Zack-Kurs zur A ♀, betastet sie, läuft zum M zurück, wieder zur A ♀, nochmals zum M — alles in kurzer Aufeinanderfolge — und kehrt schließlich in großer Umwagschleife in die Wohnröhre zurück, wo es ein seitliches Versteck aufsucht. In der Kinderstube bleibt alles ruhig.

16⁴⁶ Uhr. Auch nach Ausschalten der Tischlampe ändert sich nichts.

16⁵⁰ Uhr. Ich „locke“ durch Imitation von Putzbewegungen, indem ich mit der Nadel an einem Bein der A ♀ streiche. Binnen 2 min kommen drei Junge herbei: Eines betastet die A ♀, das andere die AM, das dritte kehrt gleich wieder um. Auch die beiden anderen entfernen sich nach 6 min wieder.

16⁵⁸ Uhr. Ich „locke“ intensiver: ohne Erfolg.

17⁰² Uhr. Entferne vorsichtig die A ♀ und AM, belasse den M und setze die Mutter ins Netz zurück. Diese strebt jedoch hartnäckig an der offenen Käfigseite nach außen. Mehrfach zurückgetrieben, gerät sie an die Stelle, wo die A ♀ gelegen war, betastet dort mit den Palpen eingehend das Netz (Geruchsspuren!) und sucht wieder zu entkommen. Setze sie gewaltsam in die Röhre, die sie aber wieder verläßt, um sich auf den Boden zu begeben. Infolge der heftigen Netzstöße sitzen alle Jungen regungslos.

17²² Uhr. Nach 10 min Pause läßt sich das ♀ auf Umwegen vor den hinteren Röhreneingang locken. Nach weiteren 5 min putzt es sich dort. Sofort kommt ein Junges heraus, hängt sich an seine Cheliceren, erklettert von der Seite her sein Abdomen, läuft von dort auf den Cephalothorax und belästigt das ♀ so sehr, daß es schließlich (ohne jede Abwehrbewegung!) an die Peripherie des Tapetums geht. Das Junge springt ab und läuft der Mutter nach. Wie auf Kommando rennen gleichzeitig vier weitere Junge ihrer Mutter nach, zwei davon betasten ihr Abdomen. Sie bleibt bewegungslos stehen, und bald gehen die Jungen bis auf eines, das neben ihr stehen bleibt, zurück.

17³¹ Uhr. Locke das ♀ durch Nadelzupfen an den M. Als es heranspringt, sucht das außenstehende Junge in höchster Eile das Versteck auf. Das ♀ betastet den M, beißt dann kurz hinein, zieht ihn etwa 2 cm röhrenwärts, läßt ihn aber dann auf dem Tapetum liegen (wahrscheinlich wegen seiner augenblicklichen Scheu vor der Röhre), behält Vorderbeinkontakt mit ihm und putzt seine Palpen.

17³³ Uhr. Kurze Zeit darauf rennen die Jungen in der Kinderstube und Wohnröhre erregt umher. Binnen 1 min kommen sechs zur Beute, betasten sie und beginnen an verschiedenen Stellen an ihr zu saugen. Die Mutter stellt die Putztätigkeit ein, streift ein Junges, das auf den M geklettert war, durch leichte Bewegung mit dem Vorderbein weg und beißt an dieser Stelle in den M, um ihn abermals ein Stück röhrenwärts zu tragen. Als sie sich dabei mit den Hinterbeinen im Netz einspreizt und den M durch wiederholtes, drei- bis viermaliges kurzes Reißen weiterzerrt, stürzen etwa 25 Junge aus der Röhre und nähern sich in schräger Phalanx der Beute, die das ♀ dann an Ort und Stelle den Jungen überläßt, um sich daneben zu putzen.

17³⁶ Uhr. Ich entferne nun den M. Ein Teil der Jungen springt weg, einzelne Festgebissene müssen davon abgestreift werden. Die Mutter merkt dies, springt zu der Stelle, wo die Beute gelegen hat, tastet herum und sucht sie dann in immer größeren Suchspiralen auf dem ganzen Tapetum, und ein Teil der Jungen läuft ergötzlich hinter ihr drein.

Bei dem durch den Druck hervorgehobenen Verhalten einzelner Junger ist der Verdacht auf besondere Lockbewegungen (beispielsweise in Form trippelnden Laufes) sehr stark. Die Drehung des Jungen Nr. 4 (um 16²⁸ Uhr) könnte der Drehbewegung der Alttiere beim Umspinnen kleiner Beute entsprochen haben, doch hatte das Junge kein Beutestück abgerissen. Sonst habe ich eine so auffallende Drehbewegung bei Jungen nicht beobachtet. Beim späteren Verhalten desselben Jungen (um 16⁴⁰ Uhr) kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, als wollte

es seine vermeintliche Mutter (die ♀-Atrappe), die sich so „absonderlich“ verhielt und einen so geschmacklosen Plastilinwurm vor sich liegen hatte, auf seinen schmackhafteren Fund nebenan aufmerksam machen. Auf solche „Hinweise“ seitens der Jungen habe ich selbstverständlich geachtet, aber die erwähnte Situation ist bisher der einzige Fall geblieben. Auch ein andersartiges scheinbares Lockverhalten von Jungen habe ich nur ganz vereinzelt beobachtet, und dabei — von dem zitierten Fall um 16²⁸ Uhr abgesehen — keine eindeutige Lockwirkung feststellen können. Sehr eigenartig war bei obenerwähntem Versuch ferner, daß sich die Jungen (mit Ausnahme von Nr. 4 um 16²⁵ Uhr) nach dem Betasten des Mehlwurmes oder nach einer kurzen Kostprobe so abwartend verhielten. Warteten sie auf einen optimalen Auslöser seitens der Mutter oder erwarteten sie assoziativ einen anderen Beuteduft bzw. -geschmack, nämlich den nach mütterlichem Verdauungssaft, nachdem ihnen die Anwesenheit und Tätigkeit ihrer Mutter in verschiedener Weise vorgetäuscht worden war? Oder hielt sie einfach die auch sonst beobachtete Scheu, auf freiem, belichtetem Tapetum zu verweilen, vom Fressen ab (vgl. unten)? Das dreiste Verhalten des Jungen um 17²² Uhr war ganz ungewöhnlich. Eine derartige Aufdringlichkeit gegenüber ihrer ohne Beute dasitzenden Mutter erlauben sich die Jungen sonst nicht. Ich vermute deshalb, daß dieses Junge vorher schon die ♀-Atrappe untersucht hatte und diese Unterrichtung dann am lebenden Objekt mit gesteigerter „Neugier“ fortgesetzt hat.

Wir sehen bei obigen Beispielen (ebenso wie bei den Locksignalen der ♀♀) *Möglichkeiten einer gegenseitigen Verständigung* angezeigt und — wenigstens soweit eine Lockwirkung erzielt wird — verwirklicht, deren regelmäßigeren Gebrauch man bei einem sozialen Zusammenleben an sich erwarten sollte. Selbstverständlich kann es dem Gutdünken des Untersuchers nicht anheimgestellt sein, ein Ausnahmeverhalten zu verallgemeinern; doch bleibt zu fragen, ob die Tiere unter völlig natürlichen Verhältnissen, d. h. insbesondere bei Störungsfreiheit und in der Dunkelheit ihrer Erdlöcher, nicht vielleicht doch häufiger von solchen Möglichkeiten Gebrauch machen.

Werden die Streitigkeiten einzelner Jungspinnen um das Futter zu heftig, kommt die Mutter herbei. Es mag einem gerechtigkeitsuchenden Beobachter eine Genugtuung sein, zu sehen, wie sie „Frieden stiftet“ und welche „Autorität“ sie genießt. Sobald sie sich mit ein paar Polterschritten den Streitenden nähert, stieben diese auseinander. Stellt sie dann ein Junges, um es genau zu betasten, könnte man glauben, sie würde dem Hauptmissetäter eine besondere Lektion erteilen. Aber der Spinnenmutter geht es augenscheinlich nicht um Prinzipien gerechter Beuteverteilung; sie wird lediglich durch die von den Streitenden verursachten stärkeren Netzerschütterungen, die sich plötzlich aus dem Erschütterungspegel der krabbelnden und strampelnden Brut herausheben, alarmiert und kontrolliert das nächstbeste Junge in der üblichen Weise. Gehen verstärkte Erschütterungsreize von den um die Beute wimmelnden Jungen aus, eilt sie dorthin, legt ein Vorderbein auf die dann still sitzenden Jungen und begibt sich wieder seitab. Sie schlägt niemals auf ein Junges ein. Weder Zupfen noch Vibrieren noch Klopfen

am Netz wirkt so erschreckend auf die Jungen, als wenn die Mutter mit kräftigen Schritten auf sie zugeht.

Während der Fütterungen wurden trotz der Futterstreitigkeiten keine Ausfälle unter den Jungspinnen durch Mord oder Verletzung beobachtet, wohl aber während längerer Hungerperioden und nach starken Störungen von außen her, so vor allem nach Netzerstörung und Umgebungswechsel. Am augenfälligsten ist der Geschwistermord dann, wenn man die Jungen dem Netz entnimmt und sie auf den Boden einer Glasschale oder in die Temperaturorgel setzt. Dann gewahrt man alsbald einige Junge, die gleichsam „im Vorbeigehen“ ein Geschwister gefaßt haben und als Beute herumschleifen. Die Zahl der Jungen verringert sich im Laufe ihres Aufenthaltes im Netz der Mutter wenigstens auf etwa zwei Drittel, im Durchschnitt auf ungefähr die Hälfte. Das ist auch in Freilandnetzen so. Man wird zunächst einfach annehmen, daß die stärkeren Individuen über die schwächeren schlechthin herfallen und sie als Zusatznahrung verwerten. Diese Erklärung stimmt wohl zu einem Teil, reicht aber nicht aus. Wir stehen hier — soweit ich sehe — vor einem recht verwickelten, in tierpsychologischer Hinsicht höchst interessanten Problem, das weiterer Klärung bedarf, und zwar mit Mitteln, die mir bisher nicht zur Verfügung gestanden haben. Entsprechend der kurz aufeinanderfolgenden zweimaligen Eiablage befinden sich in den Netzen Junge verschiedener Größe. Diese mischen sich auch untereinander. Tatsächlich wird nun dieser zweite Jungenschub (soweit ich verfolgen konnte) stärker dezimiert, aber die Ausfälle betreffen nicht allein diese Gruppe. Wir finden deshalb Jungen zweierlei Größe längere Zeit nebeneinander und können die beiden Gruppen so lange deutlich unterscheiden, bis sich der Größenunterschied infolge des rasch aufholenden Anfangswachstums verwischt. Noch während auffallende Größenunterschiede bestanden, habe ich oft gesehen, wie Individuen beider Gruppen ohne sichtlichen Grund mörderisch über konstitutionell gleichwertig erscheinende Geschwister hergefallen sind. Verschiedene Beobachtungen, deren Schilderung hier zu weit führen würde, lassen darauf schließen, daß ein ganz bestimmtes, situationsbedingtes Begegnungszeremoniell zwischen Jungen besteht. In der Kinderstube herrscht höchstens nach ausgiebiger Mahlzeit oder nach Schreckreizen zeitweilige Bewegungsruhe. Zwischendurch krabbelt wenigstens ein Teil der Jungen kurze Strecken hin und her. Sie begegnen anderen, betasten sie kurz und werden selbst betastet. Von Zeit zu Zeit aber bemerkt man einzelne, die sich plötzlich höchst unternehmungslustig gebärden und zielstrebig auf ein Geschwister zueilen, das sich im peripheren Bereich der Kinderstube bewegt. Das Angegangene wirft in blitzschneller Abwehrreaktion die Vorderbeine hoch, der Angreifer macht es ebenso, beide fechten kurz und leicht mit den Vorderbeinen, A versucht den Cephalothorax

von B niederzudrücken, was von B geschickt pariert wird, worauf sich A abwendet und daneben stehen bleibt, „als wäre nichts gewesen“. Beide putzen sich und bleiben friedlich nebeneinander sitzen. Ich glaube solche „Kraftproben“ auf seiten des Angreifers als Ausdruck des erwachenden Triebes, selbständig Beute zu machen, ansehen zu dürfen. Wird ein Junges in der Kinderstube von hinten angegangen, ist seine Reaktion erstaunlich verschieden: Im einen Falle läßt es sein Abdomen ruhig betasten und dreht sich gar nicht um; im anderen dreht es sich blitzschnell um und wehrt ab. Ich konnte noch keine Klarheit darüber gewinnen, ob die Gefahr schon am Schritt des Herankommenden oder erst an der Betastungsweise erkannt wird. Aus solchen Scheingriffen oder, vielleicht besser gesagt, Angriffsübungen wird dann gelegentlich überraschend blutiger Ernst. Plötzlich hat und behält ein Junges das andere in den Cheliceren, und da man mit dem Auge die genauen Einzelheiten so schneller Vorgänge nicht verfolgen kann, ist noch völlig ungeklärt, welche Versäumnisse den Betroffenen jeweils das Leben gekostet haben. Es wäre vor allem notwendig, zu analysieren, durch welche Abwehrbewegungen der Angreifer zur Abkehr veranlaßt wird. Das ist nur mit Filmaufnahmen in Zeitdehnung möglich und erfordert erhebliche Mittel. Die Unterlegenheit der Geschwister zum Opfer fallenden Jungen halte ich nach meinen bisherigen Beobachtungen also nicht allein für größen- und kräftebedingt; sie scheint mir mindestens ebenso sehr auf einer Reaktionsträgheit oder einer Vernachlässigung eines bestimmten Begegnungs-Zeremoniells zu beruhen. Beides könnte Ausdruck einer mangelnden Regsamkeit und Vitalität schlechthin sein. Außer den genannten Verhaltensweisen beim Zusammentreffen zweier Jungtiere ist an diesen Spinnen oft noch ein eigenartig trippelnder Gang zu beobachten: Die Beine greifen, wenn die Tiere aufeinander zugehen, nicht normal aus, die Laufgeschwindigkeit ist verringert, trotzdem die Bewegungsfrequenz erhöht erscheint. Auch diese Beobachtung bedarf der Analyse an Hand des Filmbildes. Bei Kleinspinnen ist diese Bewegungsweise gar nicht so augenfällig, weil sie vielfach durch ein Fadengewirr klettern und selten längere Strecken ohne Unterbrechung zurücklegen; doch konnte ich die Beobachtung an erwachsenen Individuen, die — derselben Brut entstammend — in einem größeren Käfig aufgezogen wurden, sozusagen makroskopisch bestätigt finden. Trotz eingeleiteter mehrwöchiger Hungerperioden verringerte sich die Zahl dieser Tiere, die zu sozialem Leben gezwungen waren, nur sehr allmählich. Sie saßen zwar im Käfig möglichst verteilt, aber bei jeder Fütterung mit einzelnen Mehlwürmern, stellten sich, nachdem diese von den nächstsitzenden Spinnen allein überwältigt worden waren, auch alsbald die Geschwister ein, um daran teilzuhaben. Und dabei war ihre trippelnde Annäherungsweise, in der zweifellos eine erhöhte

Vorsicht zum Ausdruck kam, unverkennbar. Sie blieben auch öfters stehen, und ich hatte den Eindruck, als würden sie beim Anlaufen erst einige schnell alternierende, fast tastende oder leicht klopfende Vorderbein-Bewegungen ausführen, ehe ihre Schritte etwas weiter ausgriffen. Dieser Trippelgang könnte für den Artgenossen ausreichende Informationen über die Absichten, vielleicht sogar über die Artzugehörigkeit des Herankommenden enthalten.

VI. Austausch von Jungen und Muttertieren

Der Austausch von Jungen oder Muttertieren war wegen der sehr naheliegenden Fragestellung ein oft wiederholtes Experiment, das ich anfangs an unnummerierten Bruten mit solchem Eifer anstellte, daß ich gelegentlich mangels rechtzeitiger Notierung selbst nicht mehr wußte, ob Mutter und Junge zusammengehörten. Die Feststellung, daß solche Verwechslungen auch am Verhalten der Tiere nicht ohne weiteres erkennbar waren, ist schon eine grundsätzlich positive Antwort auf die Frage, ob dieser Austausch möglich ist. Bei längerer und genauerer Beobachtung der ausgetauschten Tiere zeigen sich allerdings bemerkenswerte Reaktionsunterschiede zwischen ♀♀ und Jungtieren, die sich zwanglos in das bisher gewonnene Bild einfügen.

Die ♀♀ finden sich in jedem anderen, von Artgenossen beiderlei Geschlechts hergestellten Netz (Netze verwandter Arten wurden zu diesen Versuchen nicht herangezogen) erstaunlich schnell zurecht, auch wenn es erhebliche individuelle Gestaltungsunterschiede aufweist. Sie betreten es allerdings meist mit Vorsicht, nicht selten erst nach einigen Fluchtversuchen, machen dann einen Rundgang, bleiben schließlich in der Röhre sitzen und benehmen sich dann (gewöhnlich nach wenigen Stunden, ausnahmsweise schon nach Minuten) ganz „wie zu Hause“. Die Besitznahme oder Eingewöhnung kann dann als vollzogen gelten, wenn sie in dem fremden Netz wieder Beute angreifen. Spätere Fluchtversuche unterbleiben (im Gegensatz zu Jungspinnen!). Es ist erstaunlich, daß sie dabei nur in besonderen Ausnahmefällen Anlaß zu einer ausgedehnteren und offensichtlichen geruchlichen Prüfung (Betastung mit den Palpen) finden, und noch erstaunlicher ist, daß sie schon Stunden später nach Zurücksetzung ins eigene Netz dieses ebenso betreten wie ein fremdes und — was dafür sehr charakteristisch ist — die Röhreneingänge mit den Beinen auseinanderdehnen, als wären sie ihnen inzwischen zu klein geworden. Die Spinnstätigkeit, die der Beseitigung („Übertünchung“) fremder Geruchsspuren dienen könnte, wird durch das Betreten eines fremden Netzes in keiner auffallenden Weise angeregt. Auch zu baulichen Veränderungen sehen sich die ♀♀ nicht veranlaßt. Die fremden Jungen werden, auch wenn sie im Vergleich zu den eigenen erheblich größenverschieden sind, ohne weiteres „angenommen“, d. h.

geduldet, und die naheliegende Erwartung, daß diese öfter kontrolliert oder dabei eingehender betastet würden als die eigenen, konnte ich nicht bestätigt finden. Eine *Coelotes*-Mutter „kümmert sich“ also nicht nachweisbar um die Netzzugehörigkeit der Jungen. Sie nimmt weder an der Größe oder Zahl der Jungen noch an ihrem netzfremden Geruch (den man wohl annehmen darf, vgl. unten) Anstoß. Sie zeigt sich nicht „verwundert“, wenn die Zahl der Kinder schlagartig auf das Doppelte angewachsen ist oder um die Hälfte erniedrigt worden ist. Nur wenn man ihr alle Jungen fortnimmt, „trauert“ sie in der schon S. 467 besprochenen Weise; und umgekehrt muß sich ein kinderloses ♀ an die experimentelle Bescherung von Kindern ebenso gewöhnen wie wenn sie auf natürliche Weise Zuwachs erhalten hätte.

Weit „verständiger“ und netzverbundener zeigen sich die Spinnenkinder. Auch ihnen bereitet die Orientierung im fremden Netz (prinzipiell) keine Schwierigkeiten. Sie wissen die Kinderstube bald zu finden, wobei sie wohl teils der zunehmenden Gewebedichte folgen, teils vom Gekrabbel anderer angelockt werden. Dort gesellen sie sich den Eingewohnten zu und entziehen sich bald weiterer Beobachtung. Da ich zunächst mit recht kleinen Jungtieren operierte, fiel mir der Verhaltensunterschied gar nicht auf. Erst später bemerkte ich während anderer Versuche bei geöffneter Käfigwand, daß eine Jungspinne nach der anderen — es handelte sich um ältere Jungtiere — den Käfig verließ. Andere, die auf dem Wege dazu waren, befanden sich auf dem Käfigboden (unter dem Bodentapetum). Ihre Flucht war so „heimlich“, daß ich mich vor dieser ertappung schon wiederholt gefragt hatte, woher die da und dort im Zimmer eilenden Ausreißer stammen könnten. Durch Markierung ließ sich dann feststellen, daß ältere Jungspinnen, die unter natürlichen Verhältnissen ohnedies das mütterliche Netz bald verlassen hätten, in fremdem Netz nicht mehr heimisch werden. Sie halten sich abseits und nehmen in höchst findiger Weise jede Gelegenheit zur Flucht wahr. Dem mütterlichen Netz entnommen, verlieren sie den Sozialkontakt weitgehend und werden fast schlagartig selbständig. An der Flucht gehindert, spinnen sie eigene kleine Wohnröhren am Rande des bestehenden Netzes, zwischen Blättern oder (bevorzugt) in Bodenspalten. Die Bodenröhren, die manchmal einige Zentimeter lang sind, schließen sie an das vorhandene Bodentapetum an und beißen in dieses ein Loch als Ausstiegsöffnung. Sie führen ein verstecktes und recht eigenartig diebisches Dasein, nehmen nicht mehr an der Fütterung teil, erscheinen aber, sobald diese vorbei ist und Ruhe im Netz herrscht, ganz plötzlich und überraschend in der Wohnröhre, um sich Nahrungsreste zu holen und in ihr Versteck zu tragen. Dabei weichen sie Begegnungen mit dem ♀ oder anderen Jungen aus und bilden — soweit ich sah — keine Gefahr für die übrige Brut. Die „Kleinkinder“ hingegen

gewöhnen sich im fremden Netz allmählich wieder ein. Bei einem Teil von ihnen scheint der Eingewöhnungsprozeß reibungslos vonstatten zu gehen, bei anderen dauert es einige Tage, bis sie ganz heimisch sind. Zwar mischen sich auch diese nach der Umsetzung sofort unter die angestammten Jungen, sofern solche im Netz sind; aber nach einigen Stunden sieht man sie in „eigenbrötlerischer“ Weise am Rande der Kinderstube hin- und herwandern, vermißt sie bei den nächsten Fütterungen an der Beute und kann beobachten, wie sie das vorhandene Netzwerk angeregt mit einem winzigen Zick-Zack-Band überspinnen, als wollten sie den fremden Netzgeruch mit eigenem Sekret überdecken. Es ist natürlich viel wahrscheinlicher, die Spinnstätigkeit als Folge einer durch die Ortsveränderung hervorgerufenen Erregung anzusehen; doch gab dieses Verhalten Anlaß zu der Prüfung, ob Jungspinnen überhaupt einen Unterschied zwischen dem Netz ihrer Mutter und einem fremden machen. Dazu habe ich aus den Tapeten zweier Netze, die von *Coelotes*-Müttern in derselben Woche gefertigt worden waren, zwei Stücke gleicher Größe (6×3 cm) und möglichst gleicher Dichte ausgeschnitten, ihre Breitseiten aneinandergeliebt und sie auf den Boden einer Glasschale gelegt. Einige über beide Stücke annähernd gleichmäßig verlaufende Falten sollten den Tieren Anreiz zum Aufenthalt bieten. Als Versuchstiere verwendete ich 26 Junge (Durchschnittsgröße 3,4 mm) aus dem Netz, dem eines der beiden Stücke entstammte. Die Zählung, wie viele Individuen sich in bestimmten Zeitabständen auf dem mütterlichen oder fremden Netzstück niedergelassen hatten, ergab:

Zeit in Stunden nach Versuchsbeginn	Zahl der Jungspinnen	
	auf dem Netzstück ihrer Mutter	auf fremdem Netzstück
24	14	12
48	21	5
72	23	3
96	26	0

Dieser Versuch¹ zeigt schon recht deutlich, daß die Jungen das Netz ihrer Mutter bevorzugen. Es ist damit allerdings nicht sicher erwiesen, daß sie es am Geruch erkennen (was ich für wahrscheinlicher halte) oder ob sie sich von Tastqualitäten in Form feiner struktureller Unterschiede leiten lassen.

Sind die Kleinen eingewöhnt, dann gesellen sie sich den Eingesessenen zu, gehen mit diesen ans Futter, betteln die fremde Mutter an und

¹ Ich habe nur diesen einen Versuch angestellt, weil mir zu dieser Zeit keine weiteren gleich strukturierten und gleich alten Tapeten zur Verfügung standen und weil diese Frage später in Vergessenheit geriet.

zanken sich mit ihresgleichen. Leider ist der Möglichkeit, Verhalten und Schicksal umgesetzter Jungtiere zu verfolgen, zeitlich deshalb eine baldige Grenze gesetzt, weil sie mit der nächsten Häutung ihre Farbmärken verlieren. Dasselbe gilt für Verhaltensstudien, von denen im vorhergehenden Abschnitt die Rede war.

VII. Vorstellungen von der Phylogenie dieser Brutpflege

Sucht man nach einer Erklärung für die Entstehung einer solchen Brutpflege, die (wenigstens vorerst) nur rein hypothetisch sein kann, so wird man sich in erster Linie vergegenwärtigen, welche Vorteile den Jungen und damit der Art aus diesem Verhalten erwachsen. Drei Vorteile liegen auf der Hand: die Jungen erhalten *Nahrung* und genießen *Schutz vor Feinden*; letzteres einfach dadurch, daß ihre Mutter sich und ihr Netz verteidigt. Ich konnte nie bemerken, daß sie ihre Jungen oder deren Aufenthaltsort besonders zäh verteidigen würde. Ihre Verteidigungsbereitschaft verrät nur insoweit eine Beziehung zu den Jungen, als deren Anwesenheit ihre Handlungsbereitschaft allgemein erhöht (vgl. S. 465). Außerdem gelangen die Jungen durch die Grabtätigkeit der Mutter und den Aufenthalt im Netz auch in den *Schutz vor ungünstigen meteorologischen und standörtlichen Einflüssen* — ich denke hier etwa an den Schutz vor hohen Temperaturen und Trockenheit, den die Bodenröhren gewähren, und an die Ausweichmöglichkeiten im Netz bei anstehendem Wasser. Inwieweit der zweite und insbesondere der dritte Punkt allerdings notwendig sind und ins Gewicht fallende Selektionsvorteile bedeuten, möchte ich dahingestellt sein lassen. Auch bezüglich der Versorgung mit Nahrung darf nicht übersehen werden, daß die Jungen trotz der bestehenden Fürsorge noch gar nicht so unselbständig geworden sind, daß sie — zur Selbständigkeit gezwungen — nicht von klein an selbst Beute fangen und auf mütterliche Hilfe verzichten könnten — wenn sie geeignete kleine Beuteobjekte erhaschen können. Und diese Bedingung scheint mir der ausschlaggebende Punkt zu sein. Die Jungen gelangen durch ihren Aufenthalt im Netz der Mutter an Beutetiere, die sie selbst weder überwältigen noch zerlegen könnten — ein Vorteil, auf den bereits WIEHLE (1937, S. 122) bezüglich der Brutpflege von *Theridion*-Arten allgemein hingewiesen hat. Eine Nahrungsfürsorge durch Fang und Zubereitung größerer Organismen wird aber erst dann notwendig, wenn eine Art aus ökologischen Gründen zur Besiedelung von Biotopen bzw. Biochorien gezwungen ist, in denen es an entsprechender Beute für die Jungtiere mangelt. Wie die Fütterungsversuche zeigten, (vgl. TRETZEL 1961), sind hartschalige Käfer keineswegs die Lieblingsnahrung von *Coelotes*. In Ermangelung zarterer und fetterer Beuteobjekte aber muß diese Spinne eben damit vorliebnehmen, und sie tut es in einem Umfange, daß sie — nach ihrem „Speisezettel“ zu schließen —

auf Käfer weitgehend spezialisiert erscheinen könnte. Die Entstehung einer Nahrungsfürsorge ist deshalb in erster Linie bei derartigen scheinbaren Nahrungsspezialisten zu erwarten, die auf den Fang stark gepanzerter oder wehrhafter Organismen angewiesen sind, welche von den Jungen nicht überwältigt werden können. Tatsächlich sind unter den Spinnen mit Nahrungsfürsorge die beiden Arten, deren Biologie bisher am eingehendsten untersucht worden ist, mehr oder minder Nahrungsspezialisten, nämlich *Theridion saxatile* (Ameisen) und *Coelotes terrestris* (Käfer, auch Ameisen). Das *Theridion* ernährt sich nach NØRGAARD (1956) zu 85% von Ameisen. NØRGAARD bestätigt damit die Feststellungen von NIELSEN (1932, S. 189) und WIEHLE (1937, S. 161). Über die Nahrung der übrigen brutpflegenden *Theridion*-Arten sind wir noch zu wenig unterrichtet. *Theridion ovatum* CL. und *Theridion pictum* WALCK. fangen nach WIEHLE (1937) „Anflugbeute“. Dasselbe dürfte auch für *Theridion lunatum* CL. gelten. In jedem Falle bedarf es allerdings der Nachprüfung, ob es in den entsprechenden Biotopen tatsächlich an Kleinbeute für die Jungen mangelt bzw. gemangelt haben könnte. Außerdem sei nicht verschwiegen, daß es eine Reihe von Käferfressern unter den Spinnen gibt, bei denen keine Nahrungsfürsorge beobachtet worden ist.

Empfindlicher Nahrungsmangel mag also in erster Linie zur Entstehung dieser Nahrungsfürsorge Anlaß gegeben haben. Durch ihn könnten die Jungen, die sich (wie andere Spinnenkinder auch) zunächst schon zerstreut, aber außerhalb des Netzes zu wenig Nahrung gefunden hatten, gezwungen worden sein, ins mütterliche Netz zurückzukehren, um dort mit Nahrungsresten vorliebzunehmen. Anfangs mögen sie ihrer Mutter ausgewichen sein. Im Laufe vieler Generationen aber haben sie sich deren Lebensgewohnheiten angepaßt und in zunehmendem Umfange rezeptorische Korrelate für deren Bewegungen, insbesondere für diejenigen, die mit dem Beutefang zusammenhängen, erworben. Das Zustandekommen einer derartigen „Adaptation“ ist unschwer verständlich, wenn man sich die radikale Wirksamkeit der von den Spinnenmüttern vorgenommenen Selektion vor Augen führt.

Größere Schwierigkeiten bereitet die Erklärung, wie sich die Spinnenmutter den Hemmungsmechanismus, ihre Jungen aufzufressen, erworben hat. Ungeachtet dessen, ob die Duldung und das „Kennenlernen“ der Jungen bei den ♀♀ nun auf Negativedressur oder auf Gewöhnung beruht, muß schon angeborenermaßen ein Hemmungsmechanismus ausgebildet sein, der die Mütter spätestens bei genauerer Untersuchung der Jungen, d. h. bei der Kontrolle, am Biß hindert. Ohne diese Sicherung wäre den Jungen eine derartige Bewegungsfreiheit im mütterlichen Netz nicht möglich. Meines Erachtens war seitens der Jungen nur das beharrliche Bleiben im mütterlichen Netz,

weibchenseits nur die Ausbildung dieser Hemmung für das ausreichende Funktionieren dieser Art von Brutpflege notwendig. Alle weiteren Handlungen, insbesondere die Überlassung von Beute, ergeben sich recht zwangsläufig aus diesen bedeutsamen Entwicklungsschritten. Die Ausbildung dieses Hemmungsmechanismus mag nun dadurch begünstigt worden sein, daß wohl schon primär gewisse vertraute Tast- und Geruchsqualitäten wenigstens einen Teil der ♀♀ daran gehindert haben, ihre Brut einfach aufzufressen. Eine weniger „tolerante“ Art von ♀♀, die dies nicht lassen konnte, hat dadurch die Selektion sehr gefördert. Dies wäre auch eine Erklärung für die recht merkwürdige Feststellung, daß auch Nichtmütter in der Regel diesen Hemmungsmechanismus schon besitzen und deshalb eine große Toleranz gegenüber aufgezwungenen Jungen an den Tag legen.

Diese Brutpflege hätte sonach ihren Ausgang von einer Art Schmarotzerdasein der Jungen genommen. Daran scheint sich bis heute nicht sehr viel geändert zu haben. Die Selektion hat offensichtlich am Verhalten der Jungen weit stärker und entwicklungsfördernder angesetzt als an dem der Mutter. Sie haben die mütterlichen Bewegungen „verstehen“ und das Futter abzubetteln „gelernt“. Auch bei der Futterversorgung innerhalb der Wohnröhre liegt die Aktivität weitestgehend auf seiten der Jungen. Die Mutter hat anscheinend wenig dazugelernt, jedenfalls ihre Gewohnheiten nicht geändert und ihr Verhalten nicht auf die Jungen ausgerichtet. Ihr Verhalten Feinden gegenüber oder auch ihre Behandlung von Beutetieren erscheint relativ ausdifferenzierter.

In diesem Zusammenhang verdienen die sehr interessanten Beobachtungen WIEHLES (1928, S. 141) an der auf Korsika häufigen Theridiide *Argyrodes gibbosus* LUC., welche in den Netzen einiger größerer Araneiden (z. B. *Argiope lobata*, *Aranea adianta* u. a.) schmarotzt, hervorgehoben zu werden.

Diese Schmarotzer spinnen von ihrem eigenen, kleinen und irregulären Netz aus, das sie am Rande eines Araneiden-Netzes errichten, Signal- und Verbindungsfäden nach den Radien des Wirtsnetzes und sitzen dort regungslos mit weit vorgestreckten Beinen. „Sobald die Beute in das Radnetz geraten ist, kommen sie in Bewegung und tasten sich äußerst vorsichtig und langsam nach den Radien und der Nabe. Nach 20—30 min sitzen sie dann an der Beute und saugen gemeinsam mit der Wirtsspinne“ (und zwar auf der ihr abgewandten Netzseite). „Bei unruhigen Bewegungen derselben lassen sie sich an einem Faden fallen, aber nur, um nach kürzester Zeit mit der gleichen Dreistigkeit zurückzukehren. Oft sitzen sie dann saugend direkt zwischen den Tastern der *Argiope*“ (S. 142). *Argyrodes* geht aber nicht nur an bereits eingespeichelte, sondern auch an vorläufig eingewickelte Beute, die noch an den Fangstellen hängt und trägt sie an ihren Aufenthaltsort, „sie stiehlt also auch die Beute der Wirtsspinne“. WIEHLE berichtigt die Ansicht älterer Autoren, daß sich *Argyrodes* von den kleineren Beutetieren ernähre, die der Gefräßigkeit der Araneiden entgingen. Er prüfte die Bedeutung der Beutegröße, indem er diese Spinnen im Terrarium mit Drosophilen fütterte,

die zu Dutzenden an den Klebfäden des Radnetzes hängenblieben. Während die *Argiope* die kleinen Dipteren fraß, verblieben die Theridiiden in ihrer „lethargischen Stellung“. Auch wenn *Argiope* auf Störung hin ihr Netz in starke Schwingungen versetzte, reagierte *Argyrodes* nicht. „Werfe ich dagegen eine *Calliphora* in das Netz, und die Araneide wickelt die Beute ein und schleppt sie nach der Nabe, so kommt augenblicklich Leben in die Schmarotzerspinnen. *Sie scheinen also sehr fein die verschiedenen Erschütterungen des Netzes unterscheiden zu können.*“ (Kursiv vom Verfasser.) „Die Frage, warum die Wirtsspinne die Schmarotzer duldet, glaube ich dahin beantworten zu können, daß sie den Diebstahl nicht bemerkt. Die Theridiiden nähern sich immer der Unterseite der Araneide, diese aber ist vor allen Dingen auf die Beachtung der Erschütterungen des Netzes eingestellt, eine solche wahrnehmbare Erschütterung wird aber sicher nicht von den langsam und vorsichtig sich herantastenden *Argyrodes* erzeugt“ (S. 143).

Nach GERTSCH (1949) kommen *Argyrodes*-Arten (die heute übrigens zur Gattung *Conopistha* gestellt werden) mit gleicher kommensaler Lebensweise auch in den USA vor. Eine ähnliche Lebensweise scheinen auch Angehörige der Gattungen *Sergiolus* und *Nops* zu führen, die sich gelegentlich in den Netzen des sozialen *Anelosimus eximius* finden (GERTSCH 1949, S. 167). Dieser Fall ist im Hinblick auf unsere Probleme in mehrfacher Hinsicht interessant. Er beweist, daß eine Nahrungsbeschaffung aus dem Netz einer Spinne auch einem Angehörigen einer anderen Familie, also einem Vertreter eines ganz anderen Lebensformtyps, möglich ist. So kann man sich Anfänge dessen vorstellen, was wir heute als „Nahrungsfürsorge“ anzusprechen geneigt sind. *Conopistha* hat sich in das Leben der Wirtsspinne eingeschlichen und deren Verhaltensweisen sowie die Bedeutung verschiedenartiger Netzerschütterungen (notgedrungen) „verstehen gelernt“. Eine primäre Notwendigkeit für sie, ein selbständiges Leben aufzugeben, läßt sich allerdings nicht ersehen, zumal sie selbst noch Netze herstellt.

Nicht jeder Entwicklungsschritt in der Natur muß notwendigerweise einen Selektionsvorteil bedeuten; doch bin ich der Ansicht, daß gerade diese Brutpflege, insbesondere die unterschiedliche Differenzierung des Verhaltens der Jungen und der Mutter, ein gutes Beispiel für die differenzierende Wirkung und evolutive Kraft der Selektion ist. Die auffallende und weitgehende Entwicklungskonvergenz der Brutpflege bei *Coelotes* und *Theridion*-Arten läßt gleiche Voraussetzungen, vor allem aber gleiche Anforderungen annehmen.

Diese Brutpflege macht den Eindruck einer noch weitgehenden Ursprünglichkeit, die aber keineswegs gleichbedeutend mit einem geringen phylogenetischen Alter zu sein braucht. Für die Beurteilung ihres Entwicklungsgrades halte ich vor allem zwei Punkte für wichtig: das Verhalten der Jungen zueinander und die beträchtlichen Verhaltensvariationen im Brutpflegeverhalten der ♀♀. Letztere umfassen alles, was in dieser Arbeit als „Ausnahmeverhalten“ vermerkt ist, z. B. Nahrungserbrechen, besondere Lockbewegungen und dergleichen. Hier

ist zweifellos „Bildungsmaterial“ vorhanden, sind Entwicklungsmöglichkeiten bereits angebahnt, die die Voraussetzung dafür geben, daß im Laufe der Evolution aus „guten“ Müttern noch „bessere“ werden könnten. Gerade in den Fällen solchen Ausnahmeverhaltens zeichnet sich der bedeutsame Schritt von einer „passiven“ Brutpflege, die — wie im vorliegenden Falle — im großen und ganzen lediglich aus Duldung und Überlassung besteht, zu einer „aktiven“ ab, bei der die Jungen offensichtlicher in den Funktionskreis der Mutter einbezogen sind und bei der sich Instinkthandlungen finden lassen, die ausschließlich von Müttern ausgeführt werden. Die Schritte von der Überlassung gefangener Beute bis zum Erbrechen aufgenommener Nahrung, vom Fallenlassen eines Brockens bis zur Futterüberreichung an ein Junges, von den üblichen „beziehungslosen“ Bewegungen mit anlockender Wirkung auf die Jungen bis zu „korrespondierenden“ Lockbewegungen mit Bezug auf einen Jungenreiz sind, wie schon einmal erwähnt, nur klein und in evolutiver Hinsicht jeweils die nächsten, die wenigstens von einzelnen Müttern bereits ausgeführt werden. Es ist jedoch die Frage, ob eine Weiterentwicklung in diesem Sinne je zur Verhaltensnorm dieser Spinnen- ♀♀ werden wird; denn solche Verhaltensunterschiede, die unter Umständen gleich mehrere Entwicklungsschritte umfassen, sind meines Erachtens ein Zeichen dafür, daß zwar einerseits die Variabilität der Verhaltensweisen gegeben ist, aber andererseits der Selektionsdruck fehlt, der diese auf eine notwendige höhere Entwicklungsstufe ausrichten würde. Sie sprechen auch dafür, daß das Verhalten von einer denkbaren höheren brutpflegerischen Leistung noch weit entfernt ist. Was das Verhalten der Jungen zueinander anbelangt, halte ich die Feststellung, daß sie durch Kannibalismus erhebliche Ausfälle in ihren eigenen Reihen verursachen, in diesem Zusammenhang für recht wichtig. Die arterhaltende Bedeutung des mütterlichen Schutzes sehen wir in einer biologisch nicht gerade sinnvoll erscheinenden Weise dadurch in Frage gestellt oder doch stark gemindert, daß sich die Jungen buchstäblich hinter dem Rücken der Mutter als Beuteobjekte behandeln. Zwar kann es rechnerisch vielleicht (!) auf das gleiche Endergebnis hinauslaufen, ob die schwächeren Individuen schon im Netz oder erst später ausgemerzt werden; aber abgesehen davon, daß es nicht sicher ist, ob es wirklich nur die schwächeren sind, halte ich es nicht für notwendig, den Selektionsprozeß schon in die Kinderstube zu verlegen und dadurch die Überlebensaussichten von vorneherein zu verringern. Bei einem hochentwickelten Sozialleben sollte man so sichere Kennzeichen einerseits und so zuverlässige Hemmungsmechanismen andererseits erwarten, daß der Geschwistermord auf wenige verschentliche Fälle beschränkt bliebe. Die Auslösemechanismen, die das gegenseitige Verhalten von Mutter und Jungen steuern, sind nachweislich besser entwickelt oder

funktionierend als die zwischen den Jungen. Die Erklärung dafür liegt auf der Hand: Die von der Spinnenmutter vorgenommene Selektion war schärfer und richtungweisender. Sehr bemerkenswert ist ferner, daß sich solche Übergriffe von Jungen in der Kinderstube und noch häufiger außerhalb des Netzes, aber nicht in der Wohnröhre ereignen, trotz der hier zahlreich vorkommenden Futterstreitigkeiten. Als nächstliegende Erklärung mag man daran denken, daß die Jungen ja die überwiegende Zeit in der Kinderstube verbringen, daß sie dort vor allem Hunger bekommen und beim Betreten der Wohnröhre auf die Beute konzentriert sind. In phylogenetischer Hinsicht könnte dies aber auch so verstanden werden, daß die Jungen ihre Kinderstube als Aufenthaltsort (Lauerposten) außerhalb oder am Rande der mütterlichen Wohnröhre „betrachten“. Hier sind sie selbständiger und leichter geneigt, selbst Beute zu machen. Mit dem Betreten der Wohnröhre aber begeben sie sich in das mütterliche Netz im engeren und vielleicht auch ursprünglicheren Sinne zurück. Dies erfordert eine Beachtung der „Verhaltensregeln“ gegenüber der „Gastgeberin“ und den „Tischgenossen“.

SIMON (1891, S. 5) nannte die Spinne schlechthin den Typus des Einzelwesens. Fast alle der rund 20000 Spinnenarten, die auf der Erde bekannt sind, sind Einzelgänger von klein an. Schon kurze Zeit nach Verlassen des Eikokons zerstreuen sie sich und beginnen eine selbständige Lebensweise. Bei vielen Arten erlebt die Mutter das Schlüpfen ihrer Jungen gar nicht mehr. Dieser Vielzahl stehen nach bisherigen Kenntnissen nur einzelne Arten mit Nahrungsfürsorge gegenüber, die in vorliegender Arbeit alle erwähnt sind. Es sind auffallenderweise fast ausnahmslos europäische Arten, was sich wahrscheinlich aus der gründlicheren Durchforschung dieses Faunengebietes erklärt. Ihre Brutpflege leitet — was sich erst jetzt deutlicher abzeichnet — direkt zum Verhalten der kleinen Gruppe ausgesprochen *sozialer Spinnen* über, die auf wärmere Länder beschränkt sind. *Verweilen bei unseren Arten nur die Jugendstadien im mütterlichen Netz und stehen damit in Sozialkontakt, so bleiben die sozialen Spinnen* (im engeren Sinne) — die Bezeichnung stammt von SIMON — *zeitlebens im Verband*.

Ihre Entdeckung geht auf einen Nichtfachmann zurück: v. AZARA erwähnt eine nicht näher beschriebene Art in der Schilderung seiner Reise nach Südamerika (Paraguay) (1810, S. 88—89). Die ersten wissenschaftlichen Beschreibungen verdanken wir CAMBRIDGE (1889) und SIMON (1891), der sie in Venezuela studiert hat. Diese Spinnen haben eine selbständige Lebensweise ganz aufgegeben. Doch unterscheidet SIMON (1891) unter den venezuelischen Arten, die sich über mehrere Spinnenfamilien verteilen, verschiedene Entwicklungsstufen der Vergesellschaftung: Bei den einen bleibt sie auf die Fortpflanzungsperiode beschränkt, bei den anderen ist sie dauernd zu beobachten. Unter letzteren gibt es Übergangsstufen zu völlig gleichartiger Gemeinschaftsarbeit aller Individuen. Das Verhalten aller sozialen Arten bedarf noch einer eingehenden Untersuchung, insbesondere

in bezug auf die beim Studium von *Coelotes* aufgetretenen Probleme. In unserem Zusammenhang erscheint mir die Beobachtung wichtig, daß sich bei den sozialen Uloboriden der Tropen von Zeit zu Zeit Individuen aus dem Verband lösen, sich an die Peripherie des Gemeinschaftsnetzes begeben, um dort ihr eigenes, gattungscharakteristisches Rundnetz zu spinnen (GERTSCH 1949, S. 151). In gewissen Entwicklungs- oder Zeitabschnitten scheint also der ursprüngliche Trieb zu selbständigerer Lebensweise atavistisch wieder durchzubrechen.

JAMBUNATHAN (1905) verdanken wir wohl die ausführlichste und anschaulichste Beschreibung der Lebensweise sozialer Spinnen am Beispiel des über Südindien verbreiteten *Stegodyphus sarsinorum* KARSCH. Diese 6 (♂) bis 8 mm (♀) lange Art wählt für die Anlage ihres Netzes meist die stachelige Birne und überspinnst den Baum so sehr, daß seine Blätter kaum mehr sichtbar sind. Das aschgraue Netz ist schwammähnlich, von ineinandergehenden Kanälen durchzogen, und besitzt eine Anzahl von Außenöffnungen. Sein äußerer Überzug besteht aus dicken, klebrigen Fäden. Der Netzbau wird von den ♀♀ besorgt, von denen jedes an mehreren Stellen arbeitet. Auch junge ♂♂ nehmen daran teil; ältere dagegen balzen nur und stören die ♀♀ bei der Arbeit. Die Beute wird gemeinsam gefangen und (meist) eingetragen. Auch Anwandlungen von Selbstsucht scheinen vorzukommen. Kämpft ein Einzeltier mit wehrhafter Beute (Ameise), eilen andere zu Hilfe. Die geschlüpften Jungen setzen sich teilweise nach Lycosidenart auf den Rücken der Mutter. Bis zur zweiten oder dritten Häutung scheinen sie keine Nahrung zu sich zu nehmen. Dann nehmen sie an der Nahrung teil. JAMBUNATHAN bemerkt (S. 370), daß er oft gesehen habe, wie sich die Mutter zurückzog, um die Nahrung den Jungen zu überlassen. (Ihr Verhalten scheint also — was die Nahrungsfürsorge anbelangt — dem von *Coelotes* sehr ähnlich zu sein!) Nach einigen Häutungen beginnen die Jungen schon mitzuweben. Kleine Netzstücke und verstreute Fäden zeigen ihre kindlichen Bemühungen. Während die Jungen heranreifen, verlassen die Erwachsenen das Netz, um neue Kolonien zu gründen, oder gehen ein. Die Entwicklungsdauer vom Schlüpfen bis zur Geschlechtsreife beträgt nur 3 Monate. Im Winter werden die Netzwände verdickt, besonders oben als Regenschutz, und die Öffnungen auf der Windseite geschlossen.

Ebenso wie die Arten mit Nahrungsfürsorge gehören auch die sozialen Spinnen ganz verschiedenen Familien an. Unter den *Eresidae* beispielsweise sind die *Stegodyphus*-Arten bekannte soziale Spinnen, von denen der eben erwähnte *Stegodyphus sarsinorum* in Südindien, *Stegodyphus gregalis* in Südafrika lebt. Von *Theridiidae* ist *Anelosimus socialis* über Brasilien, Venezuela und Panama, *Anelosimus studiosus* im südlichen Teil der USA verbreitet (GERTSCH 1949). Der *Amaurobiide* *Amaurobius socialis* lebt in den Jenolan-Höhlen von Neusüdwesten. Dort fertigen diese Spinnen nach GERTSCH (1949, S. 143) in Gemeinschaftsarbeit riesige Netze von fast 6,5 m Länge und über 1 m Breite an, die vom Höhlendach herabhängen und über die Stalaktiten drapiert sind. Paarung, Eiablage und Aufzucht der Jungen erfolgen innerhalb dieses Netzes. Auch die *Uloboridae* stellen eine Reihe tropischer Arten, die ebenfalls ausgedehnte Gemeinschaftsnetze herstellen, in denen eine große Anzahl von ♂♂ und ♀♀ friedlich zusammenleben. Am bekanntesten ist *Uloborus republicanus* (tropisches Amerika) geworden.

Formen gelegentlicher lockerer Vergesellschaftung erwachsener Tiere finden wir vor allem bei einigen Salticiden. So entdeckte beispielsweise CRANE (1949, S. 203) eine Gruppe von 14 Individuen der Springspinne *Semorina megachelyne* CRANE, die aus Tieren verschiedenen Alters und Geschlechtes bestand, zusammen in einem Seidengespinnst.

Zusammenfassung

Coelotes treibt Brutpflege im Sinne einer *Nahrungsfürsorge*. Bei Spinnen war eine solche bisher nur bei sechs *Theridion*-Arten, dem Sparassiden *Olios* und bei sozialen Spinnen bekannt, aber in keinem Falle genauer untersucht. Die Jungen bleiben nach Verlassen des Kokons noch durchschnittlich 34 Tage im Netz der Mutter. Während dieser Zeit machen sie drei Häutungen durch, die in Abständen von 5, 6 und 19—22 Tagen aufeinanderfolgen. Die Spinnenmütter bleiben noch 33—81 Tage nach dem Erscheinen ihrer Jungen am Leben, in der Regel also wenigstens so lange, bis ihre Jungen „selbständig“ geworden sind und die Bindung an das mütterliche Netz verlieren. Voraussetzung für ein derartiges familiäres Zusammenleben und damit nicht nur für das jeweilige Bestehen, sondern auch — phylogenetisch gesehen — für das Zustandekommen einer solchen Brutpflege ist die Fähigkeit der Spinnenmutter, die Jungen und insbesondere die von ihnen verursachten Netzerschütterungen von denen anderer Organismen (Beutetieren, Feinden) unterscheiden zu können. Der Grundfrage, woran sie die Jungen erkennen und warum deren Bewegungen auf dem Netz ihre Fanghandlung nicht auslösen, wurde besondere Beachtung geschenkt. Da fremdartige Spinnen von Jungengröße und -färbung sogar von einem geblendeten ♀ „erkannt“ und getötet wurden, schied die Annahme, daß die Jungen bei ihren Bewegungen nicht die zur Auslösung der Fanghandlung erforderliche Intensität der Netzerschütterung erzeugen, als nächstliegende und einfachste Erklärung aus. Es war deshalb zu vermuten, daß sich die ♀♀ von Unterschieden in der Erschütterungsqualität leiten lassen. In dieselbe Richtung deutete auch das Ergebnis weiterer Versuche, bei denen ich Junge durch Bestreichen oder Verkleben von Extremitäten zu einer atypischen Bewegungsweise veranlaßte. Die ♀♀ gerieten daraufhin in „Zweifel“ über die Artzugehörigkeit der Jungen und kontrollierten sie. Bei diesem ausgeprägten *Kontrollverhalten* eilt eine Spinnenmutter sprungartig auf ein verdächtiges Junges zu, versperrt ihm mit den Vorderbeinen den Rückweg und legt ihm einige Sekunden lang einen Palpus leicht auf das Abdomen. Dann dreht sie sich ruckartig um, oder das Junge läuft einfach weg. Die Kontrolle läßt sich als eine ritualisierte Fanghandlung verstehen, bei der aber nicht nur die Endhandlung, der Biß, gehemmt ist, sondern

bei der auch schon vorhergehende Teilhandlungen modifiziert und gleichsam „entschärft“ sind. Der Ausweis, den die Jungen geben, ist nicht stereotyp, sondern offensichtlich situationsbedingt und vom Erregungsgrad der Mutter abhängig. Geruchs- oder Tastqualitäten haben sich nicht als Kennzeichen erweisen lassen. Manchmal mögen bestimmte Bewegungen (Beinbewegungen, Körperzittern) als Ausweis dienen; vermutlich aber erkennt die Mutter ein Junges an seinem Gesamtverhalten, d. h. an der „Selbstverständlichkeit“, mit der es eine solche Kontrolle über sich ergehen läßt.

Zur Analyse der reaktionsbestimmenden quantitativen und insbesondere qualitativen Komponenten von Erschütterungsreizen wurde in dieser Arbeit erstmals der Versuch gemacht, die von verschiedenartigen Spinnen und Beutetieren verursachten mechanischen Netzerschütterungen mit Hilfe eines Tauchspulensystems und Verstärkers abzutasten und in elektro-akustische Schwingungen umzuwandeln, um sie auf Tonband aufzunehmen und über eine an der Schwingspule eines Lautsprechers befestigten Vibrationsnadel wieder als mechanische Schwingungen in das Netz der Versuchstiere zurückschicken zu können. Bei derartigen Reproduktionen von Netzerschütterungen trat das völlig Unerwartete ein, daß die ♀♀ sogar auf den „willkommenen“ Lauf eines Käfers in der Regel negativ bis phobisch reagierten. Das Ausbleiben einer Reaktion auf die Reproduktion eines Jungenlaufes war deshalb nicht als die „richtige“ Antwort zu werten. Auf diese Weise konnte also nur bewiesen werden, daß diese Spinnen in der Lage sind, die natürlichen Bewegungen von Organismen auf dem Netz von deren Reproduktion zu unterscheiden. Der von ihnen bemerkte Unterschied konnte nur qualitativer Art sein, da sich die Erschütterungsintensität der Reproduktion der des Originals angleichen ließ. Er bestand hauptsächlich in einer Verschiebung innerhalb des Frequenzspektrums. Während bei der Originalerschütterung die weitesten Amplituden im Bereich der tiefsten Frequenzen, schätzungsweise vornehmlich unter 20 Hz, liegen, verschieben sie sich bei der Reproduktion infolge der technisch bedingten Dämpfung so tiefer Frequenzen in den Bereich zwischen 125 und 180 Hz. Die reproduzierten Netzerschütterungen werden deshalb sichtbar schneller, ruckartiger und vor allem härter. Ihnen fehlt der größte Teil der langsamen, weichen Netzschwingungen, die ein lebender Käfer verursacht. Im Gegensatz zu diesen Reproduktionen wurden sinusförmige Schwingungen, auch wenn sie im gleichen Wiedergabeverfahren ins Netz geschickt wurden, in der Regel positiv beantwortet. Dieser Reaktionsunterschied wird mit einer auf Erfahrung (Prägung) beruhenden Kenntnis der originalen, komplexen Netzerschütterungen erklärt. Während sinusförmige Schwingungen biologisch indifferente Reize dar-

stellen, kommen die Reproduktionen den biologisch bedeutungsvollen und erfahrungsgemäß bekannten zweifellos am nächsten, haben aber durch die genannte Veränderung im Frequenzspektrum für die Spinnen eine andere Bedeutung erlangt. Die Tonbandaufzeichnungen der von verschiedenartigen Organismen erzeugten Netzerschütterungen ermöglichen eine objektive Analyse der Erschütterungsunterschiede; doch bleibt fraglich, inwieweit diese für die Spinne reaktionsbestimmend sind. Dabei ergab sich ganz grundsätzlich, daß netzfremde Tiere, insbesondere die Hauptbeuteobjekte, beim Lauf auf dem Netz neben stärkerer Intensität und häufigerem Intensitätswechsel beträchtlich höhere und anteilmäßig stärker hervorgetretene Frequenzen erzeugen als die Netzsassen (♀ und Junge). Diese bewegen sich auf dem adäquaten und vertrauten Substrat viel reibungsärmer. Das Hinzutreten höherer Frequenzen bei der Netzerschütterung ist der eine wesentliche Qualitätsunterschied. Beim Lauf der Hauptbeutetiere ist der Anteil hoher Frequenzen stets groß und kennzeichnend. Bei Jungen treten solche erst bei schnelleren und hastigeren Bewegungen hinzu. Sobald ein Junges zu solchen veranlaßt wird, erhöht sich die Erschütterungsintensität, und die Frequenzkurve greift weiter nach oben aus. In engem Zusammenhang mit qualitativen Merkmalen steht die eigenartige Laufweise der Jungen: Sie laufen in kurzen Etappen. Dadurch wird vermutlich eine Aufschaukelung der schwingenden Netzfläche vermieden. Ein weiteres qualitatives Merkmal des Laufes von Beutetieren ist die Häufigkeit und Stärke des Intensitätswechsels. Auf der Suche nach rhythmischen Besonderheiten ließ sich finden, daß ein Jungenlauf mit einer Intensitätssteigerung im Bereich tiefer Frequenzen beginnt. Höhere treten erst um Sekundenbruchteile später hinzu. Bei netzfremden Tieren ist es gerade umgekehrt. Hier setzen die Erschütterungen entweder im gesamten Frequenzbereich gleichzeitig und „akkordartig“ ein, oder die hohen Frequenzen treten kurz vor den mittleren und tiefen in Erscheinung. Da sich jedoch auch diese nachweisbaren Qualitätsunterschiede letztlich alle quantitativ ausdrücken, ist es fraglich, ob der Behandlungsunterschied, den die ♀♀ zwischen Jungen und Beutetieren machen, auf einem wirklichen Erkennen oder lediglich auf einem Mangel an Reizquantität bei den Erstgenannten beruht.

Der Versuch, ♀♀ auf sinusförmige Schwingungen gleicher Intensität, aber verschiedener Frequenz zu dressieren, hatte keinen eindeutigen Erfolg. An Dauervibrationen gewöhnten sich vier ♀♀ so, daß sie nach 45 min bis 7 Std auf andersartige Erschütterungsreize, die *zusätzlich* geboten wurden, wieder ansprachen. Sie griffen Käfer an, wurden aber bei Bißversuchen von den Vibrationen, welche die Beutebewegungen überlagerten, irritiert und waren nicht in der Lage, den Lähmungsbiß

anzubringen. — Der niedrigste Wert für die *Reaktionsschwelle*, der sich auf indirekte Weise ermitteln ließ, betrug $9,6 \cdot 10^{-4}$ mm Fadenauslenkung. Die höchste Frequenz sinusförmiger Schwingungen, auf welche adulte ♀♀ bei äußerst geringer, mikroskopisch nicht meßbarer Amplitude noch reagierten, war 10 kHz. — Gegenüber einem wiederholten Erschütterungsreiz bestimmter Qualität und Richtung tritt bei *Coelotes* eine Art Schwellenerhöhung ein, die bald zu einer Reaktionssperre führt; dagegen wird derselbe Reiz, wenn er aus anderer Richtung kommt, oder ein andersartiger aus derselben weiterhin positiv beantwortet. Dieses Verhalten wird mit *reizspezifischer Ermüdung* erklärt; doch ist nicht ausgeschlossen, daß dabei auch Merkvorgänge eine Rolle spielen. Es schützt die Tiere vor biologisch sinnwidrigem „Leerlauf“ allgemein. Im besonderen ermöglicht es ihnen, sich sowohl an die Bewegungsart als auch an den Bewegungsort der Jungen zu „gewöhnen“ und wird deshalb zumindest als die Reaktionsgrundlage angesehen, auf der sich diese Brutpflege entwickelt hat.

Die *Fütterung der Jungen* erfolgt (von einer Ausnahme abgesehen) grundsätzlich in der Weise, daß ihnen die Mutter die getötete und eingespeichelte Beute überläßt. Bei der Behandlung der Beute zeigen sich als wesentliche Unterschiede zwischen Müttern und Nichtmüttern, daß erstere schneller abtöten und ihre Nahrungsaufnahme stark reduzieren. Die Jungen *betteln* ihrer Mutter das Futter ab. Dieser wirksame Auslösemechanismus ist dann am deutlichsten zu sehen, wenn das ♀ kleine Beute frei zwischen den Cheliceren hält. Die bettelnden Jungen bestreichen mit Vorderbeinen und Palpen einige Male schnell irgendeine Körperstelle, meist die Cheliceren, Palpen oder ein Bein der Mutter, worauf diese den Bissen fallen läßt. Sobald er auf dem Röhrenboden liegt, deckt ihn das Junge, indem es sich mit dem Vorderkörper über ihn stellt und der Mutter den Hinterleib zukehrt. Dann trägt es ihn schleunigst in ein Versteck und bringt ihn auch vor den Geschwistern in Sicherheit. Die Mehrzahl der bettelnden Jungen, vor allem erfahrenere, warten aber gar nicht ab, bis die Mutter das Futter fallen läßt, sondern nehmen es aus ihren Cheliceren, wobei sie mit streichelnd-tastenden Bewegungen an ihr hochstreben, bis sie es mit ihren Mundgliedmaßen erfassen können. Die Spinnenmutter öffnet dabei nur die Cheliceren, bleibt sonst steif und gleichsam unbeteiligt stehen und läßt jede Hinwendung zu einem bettelnden Jungen mit gerichteter Futterabgabe vermissen. Eine Futtermverweigerung kommt nur dann vor, wenn die Beute noch nicht genügend gelähmt ist. Auch die Abgabe großer Beute beruht (wenigstens primär) auf demselben Mechanismus, nur ist er hier nicht so augenfällig, weil diese auf dem Röhrenboden liegenbleibt und von der Mutter nicht fallen gelassen, sondern verlassen wird. Die Bettel-

bewegungen leiten sich offensichtlich von Tastbewegungen mit den Vorderbeinen und Riechbewegungen mit den Palpen ab. Die Futterabgabe läßt sich phylogenetisch als Teilhandlung oder Vorbereitung auf den Angriff verstehen, den das ♀ ursprünglich gegen ein belästigendes Junges zu führen „beabsichtigt“ hat. Dazu mußte es sich erst der Beute entledigen, um die Cheliceren frei zu haben. An großer Beute (Käfer und Larven) bevorzugen die Jungen die relativ trockenen Intersegmentalhäute und Wundränder vor dem herausquellenden Körperinhalt und hängen bald in dichter Traube daran. Beim Fressen beantworten sie jeden Krabbelreiz in ihrer Umgebung mit heftigem Abwehrstrampeln ihrer Hinterbeine, da Verdrängungsversuche ihrer Geschwister nur von hinten zu erwarten sind. Die Betastungsweise ihrer Geschwister können sie von andersartigen Berührungsreizen unterscheiden. Als abnorme Fütterungsweise erfolgte bei einem ♀ regelmäßig nach dem Beutefang ein *Erbrechen flüssiger Nahrung* auf den Röhrenboden.

Die Jungen bevorzugen vorverdaute (vom ♀ eingespeichelte) Nahrung vor frischer und werden auf eine Entfernung unter 15 mm durch Duftstoffe angelockt. Auf größere Entfernung werden sie über das Vorhandensein von Beute durch Netzerschütterungen verständigt, die von Bewegungen der Mutter erzeugt werden und als taktile *Locksignale* Auslöserfunktion erlangt haben. Dabei handelt es sich aber nicht um einen ganz bestimmten Erschütterungsreiz, den die Mutter mit einer besonderen Lockbewegung verursacht, sondern um solche, die auf eine Reihe verschiedenartiger Bewegungen zurückgehen und einander ersetzen können. Sie haben nur das eine gemeinsam, daß sie schwache und weiche Netzschwingungen darstellen. Eine solche Auslöserfunktion kommt — nach dem Grad ihrer Lockwirkung absteigend geordnet — den Putzbewegungen, den Laufbewegungen beim Überspinnen der abgelegten Beute und den rhythmischen Schwingungen beim Einspeichelungs- und Saugakt zu. Ihre zeitliche Aufeinanderfolge ist gerade umgekehrt. Es ist deshalb fraglich, ob die graduellen Unterschiede in der Reizwirkung tatsächlich auf ihren Qualitätsunterschieden oder lediglich auf einer Summationswirkung durch Wiederholung qualitativ verschiedenartiger, in ihrer Wirkung aber weitgehend gleichwertiger Reize beruhen. Es war keine Bewegung zu finden, die nach dem Beutefang nur von brutpflegenden ♀♀ regelmäßig ausgeführt würde und sich demnach zeichengebend speziell an die Jungen wenden könnte. Die Mütter führen die üblichen Handlungen im Rahmen des Beutefanges ungeachtet der Anwesenheit von Jungen auf. Erst durch das „Verständnis“ und die Reaktion der Jungen werden die von ihnen ausgehenden Erschütterungsreize, denen an sich keinerlei Mitteilungs-

funktion zukommt, zu taktilen Locksignalen. Vereinzelt waren an ♀♀ aber auch klopfende oder zupfende Bewegungen mit Extremitäten zu beobachten, die zu den Jungen offensichtlich in „korrespondierende“ Beziehung traten, indem sie durch eine taktile Wahrnehmung derselben ausgelöst wurden. Sie erfolgten nur dann, wenn die ♀♀ mit frisch gefangener, kleiner Beute vor gesättigten Jungen standen, und erweckten nicht nur den Anschein spezieller Locksignale, sondern erzielten auch bei den Jungen eine auffallend starke Lockwirkung. Das *Warnsignal* hingegen ist stereotyp. Es besteht aus einem kurzen, heftigen Netzstoß, den die Mutter meist durch stampfendes Aufsetzen eines Hinterbeines, seltener durch Aufschlagen ihres Abdomens erzielt. Damit schickt sie „vorwitzige“ Junge, die sie beim Angriff begleiten wollen, in die Wohnröhre zurück. Die Warnung wird als eine Intentionsbewegung aufgefaßt, mit der das ♀ die Umkehr zum Jungen andeutet, dessen Lauf sie in der Ortung des Beuteobjektes stört. Die Reaktion der Jungen auf Lock- und Warnreize ist angeboren. Die Jungen sammeln sich an Orten vermehrter „Krabbelei“ und locken sich dadurch auch gegenseitig an.

Während der Nahrungsaufnahme innerhalb der Wohnröhre wurden trotz der häufigen Futterstreitigkeiten keine Ausfälle unter den Jungen durch Mord oder Verletzung beobachtet, wohl aber außerhalb derselben während längerer Hungerperioden, nach Netzerstörung und Umgebungswchsel. Die Zahl der Jungen verringert sich im Laufe ihres Aufenthaltes im Netz der Mutter bis auf die Hälfte. Dabei fallen nicht einfach nur die kleineren und schwächeren Individuen den größeren zum Opfer, sondern anscheinend in erster Linie solche, die gelegentliche Angriffsübungen ihrer Geschwister infolge einer Reaktionsträgheit nicht rechtzeitig parieren oder ein bestimmtes Begegnungs-Zeremoniell vernachlässigen. Ein Austausch von Jungen und Muttertieren ist möglich. Letztere zeigen sich nicht „verwundert“, wenn die Zahl oder Größe der Jungen sich schlagartig ändert oder wenn den „adoptierten“ ein netzfremder Geruch anhaftet. Die Jungen dagegen zeigen sich weit „verständiger“ und netzverbundener. Nur „Kleinkinder“ gewöhnen sich in einem fremden Netz wieder ein und gesellen sich den eingesessenen Jungen zu. Ältere dagegen werden im fremden Netz nicht mehr heimisch. Sie halten sich abseits und nehmen jede Gelegenheit zur Flucht wahr. Ein mütterliches Netzstück können die Jungen von einem fremden unterscheiden.

Durch ihren Aufenthalt im Netz der Mutter gelangen die Jungen an Beutetiere, die sie selbst weder überwältigen noch zerlegen könnten. Eine derartige Nahrungsfürsorge wird erst dann notwendig, wenn eine Spinnenart aus ökologischen Gründen zur Besiedlung von Lebens-

räumen gezwungen ist, in denen es an entsprechender Beute für die Jungtiere mangelt. Empfindlicher Nahrungsmangel mag die Jungen ursprünglich zur Rückkehr in das mütterliche Netz und zur Vorliebnahme mit Nahrungsresten gezwungen und die Entstehung einer derartigen Nahrungsfürsorge begünstigt haben. Diese hätte sonach ihren Ausgang von einer Art Schmarotzerdasein der Jungen genommen, woran sich bis heute nicht sehr viel geändert zu haben scheint. Die unterschiedliche Differenzierung des Verhaltens von Jungen und Müttern halte ich für ein gutes Beispiel für die differenzierende Wirkung und evolutive Kraft der Selektion. Während die ♀♀ ihr Verhalten nicht weiter auf die Jungen ausgerichtet und lediglich den Hemmungsmechanismus erworben haben, ihre Brut aufzufressen, haben diese ihre Bewegungen „verstehen“ und ihnen das Futter abzubetteln „gelernt“. Ihre „Adaptation“ ist in Anbetracht der von den ♀♀ vorgenommenen radikalen Selektion unschwer verständlich. Für den relativ geringen Entwicklungsgrad und damit für eine noch weitgehende Ursprünglichkeit dieser Brutpflege sprechen die kannibalischen Neigungen der Jungen untereinander und die beträchtlichen Variationen im Brutpflegeverhalten der ♀♀. Die beschriebene Nahrungsfürsorge, die sehr weitgehende Konvergenzen zu der anderer Spinnenarten aufzeigen läßt, leitet direkt zum Verhalten der ausgesprochen sozialen Spinnen über, die auf wärmere Länder beschränkt sind und verschiedenen Familien zugehören. Verweilen im ersten Falle nur die Jugendstadien im mütterlichen Netz und stehen damit zeitweilig in Sozialkontakt, so bleiben die sozialen Spinnen zeitlebens im Verband.

Literatur¹

- ABBOTT, C. E.: The senses of spiders. Bull. Brooklyn entom. Soc., N. s. **34**, 101—110 (1939).
- AMOUR, F. E. DE, F. E. BECKER and W. VAN RIPER: The black widow spider. Quart. Rev. Biol. **2**, 123—160 (1936).
- AZARA, F. V.: Reise nach Südamerika in den Jahren 1781—1801. Aus dem Spanischen übers. von WALCKENAER; aus dem Französischen von C. WEYLAND. Berlin 1810.
- BAEBENDS, G. P.: Specializations in organs and movements with a releasing function. Symp. Soc. exp. Biol. No IV, 337—360 (1950).
- BALTZER, F.: Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mitt. naturforsch. Ges. Bern **1923**, 162—187.
- Über die Orientierung der Trichterspinnne *Agalena labyrinthica* (CL.) nach der Spannung des Netzes. Rev. suisse Zool. **37**, 363—369 (1930).
- BARROWS, W. M.: The reactions of an orb-weaving spider, *Epeira sclopetaria* Clerck, to rhythmic vibrations of its web. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **29**, 316—326 (1915).

¹ Vgl. auch die Literatur im 1. Teil dieser Arbeit (TRETZEL 1961).

- BARTELS, M.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (CL.). Z. vergl. Physiol. **10**, 527—593 (1929).
 — Über den Freßmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen. Rev. suisse Zool. **37**, 1—42 (1930).
- BAUM, J.: Péče o potomstvo u pavouků. (Comment les araignées ont soin de leur petits.) Věda přírodní **15**, 189—195 (1934).
 — V říší pavouků. Praha 1938a.
 — On the habits of the Australian spider *Dinopis subrufus* L. Koch. Věstn. českol. zool. spol. Praze **5**, 28—33 (1938b).
- BERLAND: L.: L'instinct maternel chez les araignées. Rev. sci. (Paris) **63**, 161—166 (1925).
 — Contributions à l'étude de la biologie des arachnides (2e mémoire). Arch. Zool. exp. gén. **66**, 7—29 (1927).
- BILLAUELLE, H.: Zur Biologie der Mauerspinne *Dictyna civica* (H. Luc.) (Dictynidae, Araneida). Z. angew. Entom. **41**, 475—512 (1957).
- BONNET, P.: *Theridion tepidariorum* C. L. KOCH, Araignée cosmopolite, répartition-cycle vital-moeurs. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **68**, 335—386 (1935).
 — Bibliographie araneorum, tome I. Toulouse 1945.
- BOYS, C. V.: The influence of a tuning-fork on the garden spider. Nature (Lond.) **23**, 149—150 (1880).
- BRISTOWE, W. S.: Notes on the biology of spiders. V. *Theridion ovatum* Clerck, its habits and varieties. Ann. Mag. nat. Hist., 10th ser. **8**, 466—469 (1931).
 — Notes on the biology of spiders. IX. The British species of *Atypus*. Ann. Mag. nat. Hist., 10th ser. **11**, 289—302 (1933).
 — Spiders which feed their young from their mouth, p. 167. Countryside, Winter 1937.
 — A book of spiders. King Penguin Books. London 1947.
- BÜCHERL, W.: Estudos sobre a biologia e a sistemática do género *Grammostola* Simon, 1892. Monogr. Instituto Butantan No 1, 1951.
 — Instintos maternos nas aranhas Brasileiras. Dusenía **3**, 57—74 (1952).
- CHAMBERLIN, R. V.: Notes on North American spiders heretofore referred to *Coelotes*. Proc. Biol. Soc. Washington **38**, 119—124 (1925).
- CRANE, J.: Comparative biology of Salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part I. Systematics and life histories in Corythalia. Zoologica (N. Y.) **33**, No 1, 1—38 (1948); — Part II. Methods of collection, culture, observation and experiment. Zoologica (N. Y.) **33**, No 9, 139—145 (1948); — Part III. Systematics and behavior in representative new species. Zoologica (N. Y.) **34**, No 7, 31—52 (1949); — Part IV. An analysis of display. Zoologica (N. Y.) **34**, No 17, 159—214 (1949).
- CROME, W.: Die Wasserspinne. Neue Brehm-Bücherei, H. 44, 1951.
 — Beschreibung, Morphologie und Lebensweise der *Eucta kaestneri* sp. n. (Araneae, Tetragnathidae). Zool. Jahrb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **82**, 425—452 (1954).
- DABELOW, S.: Zur Biologie der Leimschleuderspinne *Scytodes thoracica* (Latreille). Zool. Jahrb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **86**, 85—126 (1958).
- DAHL, F.: Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands mit einer anatomisch-biologischen Einleitung. Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holstein **5**, 13—83 (1883).
 — Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Vjschr. wiss. Philos. **9**, 84—103, 162—190 (1885).
 — Die Lycosiden Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. Nova Acta Leopold.-Carol. **88**, 175—678 (1908).

- DENIS, J.: Quelques remarques sur les sens du toucher et de la vue chez les araignées sédentaires. Bull. Soc. entom. France **40**, 260—264 (1935).
- FABRE, J. H.: Souvenirs entomologiques. 8e et 9e sér., 4. edit. Paris 1879—1910.
- FREISLING, J.: Zur Kenntnis des Instinktlebens bei *Theridium notatum* L. und *Theridium saxatile* Koch. Z. Tierpsychol. **4**, 233—246 (1940).
- GRÜNBAUM, A. A.: Über das Verhalten der Spinne (*Epeira diademata*) besonders gegenüber vibratorischen Reizen. Psychol. Forsch. **9**, 275—299 (1927).
- HARMS, W.: Brutpflege. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 2, S. 251—264. Jena 1933.
- O'HEA, J. P.: Tactile vision of insects and arachnida. Nature (Lond.) **111**, 498 (1923).
- HEIL, K. H.: Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Z. vergl. Physiol. **23**, 1—25 (1936).
- HOMANN, H.: Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Untersuchungsmethoden. II. Das Sehvermögen der Salticiden. Z. vergl. Physiol. **7**, 201—268 (1928).
- Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. V. Der Lichtsinn von *Aranea sexpunctata* (Argiopidae). Biol. Zbl. **66**, 251—261 (1947).
- HOLM, Å.: Beiträge zur Biologie der Theridiiden. Festschr. E. Strand **5**, 56—67 (1939).
- HUDSON, W. H.: The naturalist in La Plata. London 1923 (1892).
- JAMBUNATHAN, N. S.: The habits and life history of a social spider (*Stegodyphus sarsinorum* Karsch). Smithson. Miscell. Coll. **47**, 365—372 (1905).
- KAESTNER, A.: Reaktion der Hüpfspinnen (Salticidae) auf unbewegte farblose und farbige Gesichtreize. Zool. Beitr., N. F. **1**, 12—50 (1950).
- KASTON, B. J.: Spiders of Connecticut. Connecticut State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. No 70, 1—874 (1948).
- KATHARINER, L.: Beobachtungen über die Brutpflege einer Spinne (*Stegodyphus lineatus* Latr.). Biol. Zbl. **21**, 72—74 (1901).
- KOEHLER, O.: Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens. Symposia Soc. Exp. Biol. (Cambridge) Nr IV, S. 269—304, 1950.
- Die Aufgabe der Tierpsychologie. Schr. Königsberger Gel. Ges. **18**, 79—113 (1943).
- Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren. Verh. dtsh. Zool. Ges. 1954. Zool. Anz. Suppl. **18**, 327—341 (1955).
- KUENZER, P.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen über das Zucken des Regenwurms. Z. Tierpsychol. **15**, 31—49 (1958).
- LASSEN, H., u. E. TOLTZIN: Tierpsychologische Studien an Radnetzspinnen. Z. vergl. Physiol. **27**, 615—630 (1940).
- LÉCAILLON, A.: Sur la biologie et la psychologie d'une araignée (*Chiracanthium carnifex* Fabricius). L'Année psychol. (Paris) **10**, 63—83 (1904).
- Nouvelles recherches sur la biologie et la psychologie des Chiracanthions. Bull. Soc. phil. Paris, 9e sér. **7**, 224—252 (1905).
- Sur les moeurs d'*Agelena labyrinthica* Cl. (Arachn.). Bull. Soc. entom. France **1905**, Nr 12, 182—184.
- Les instincts et le psychisme des araignées. Bull. Inst. gen. psychol. (Paris) **6**, 128—146 (1906).
- Notes complémentaires sur les moeurs des araignées. II. Nature et importance des soins que certaines femelles donnent à leur progéniture. C. R. Soc. Biol. (Paris) **63**, 668—670 (1907).
- LENGERKEN, H. v.: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. Ergebnisse der Insektenbiologie, Bd. 1. Leipzig 1939.

- LEVI, H. W.: The spider genera *Enoplognatha*, *Theridion*. and *Paidisca* in America, North of Mexico (Araneae, Theridiidae). Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **112**, 1—124 (1957).
- LIESENFELD, F. J.: Untersuchungen am Netz und über den Erschütterungssinn von *Zygiella X-notata* (Cl.) (Araneidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 563—592 (1956).
- LOCKET, G. H.: Observations on the mating habits of some web-spinning spiders. Proc. Zool. Soc. London **1926**, 1125—1146.
- On the mating habits of some spiders of the family Theridiidae. Ann. Mag. nat. Hist., 9th ser. **20**, 91—99 (1927).
- LORENZ, K.: Vergleichende Verhaltensforschung. Zool. Anz., Suppl. **12**, 69—102 (1939).
- Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. **5**, 235—409 (1943).
- MCCANN, C.: Parental care and cannibalism in Arachnids. J. Bombay nat. Hist. Soc. **39**, 194—196 (1937).
- MCCOOK, H. C.: American spiders and their spinningwork, vol. I—III. Philadelphia 1889—1893.
- MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Bd. I: Brutpflege, S. 522—644. Jena 1921.
- MENGE, A.: Preußische Spinnen. Schrift. naturforsch. Ges. Danzig, N. F. **1—4** (1866—1880).
- MEYER, E.: Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**, 1—69 (1928).
- MILLOT, J.: Sens chimiques et sens visuel chez les araignées. L'année biol., 3^e sér. **22**, 1—21 (1946).
- Ordre des Aranéides (Araneae). In GRASSÉ, Traité de Zoologie, Bd. 4, S. 589—743. Paris 1949.
- MILLOT, J., et P. BOURGIN: Sur la biologie des *Stegodyphus solitaires* (Aranéides, Eresides). Bull. Biol. France Belg. **76**, 298—313 (1942).
- MUMA, M. H.: North american Agelenidae of the genus *Wadotes* Chamberlin. Amer. Mus. Novit. No 1334, 1—12 (1947).
- NOBLE, G. K., and B. CURTIS: The social behavior of the Jewel Fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. Bull. Americ. Mus. nat. Hist. **76**, 1—46 (1939).
- NOBLEVILLE, A. DE: Histoire naturelle des animaux, tome I. Paris 1756.
- PALMGREN, P.: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei *Tegenaria derhami* Scop. Acta zool. Fenn. **19**, 1—28 (1936).
- Om Lycosidernas Fortplantingsinstinkter (Referat). (On the maternal behaviour of Lycosid spiders.) Ann. entom. Fenn. Helsinki **14**, 179—180 (1948).
- PAPPENHEIM, P.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Z. wiss. Zool. **74**, 109—154 (1903).
- PECKHAM, G. W., and E. G.: Some observations on the mental powers of spiders. J. Morph. **1**, 383—419 (1887).
- PLATEAU, M. F.: Observations sur l'Argyronète aquatique. Ann. sci. natur., 5^o sér. Zool. **7**, 345—368 (1867).
- PRECHT, H., u. G. FREYTAG: Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. Behaviour (Leiden) **13**, 143—211 (1958).
- PRECHTL, H. F. R.: Über die Adaptation des angeborenen Auslösemechanismus. Naturwissenschaften **39**, 140—141 (1952).

- PRITCHETT, A. H.: Observations on hearing and smell in spiders. *Amer. Naturalist* **38**, 859—867 (1904).
- RABAUD, E.: Recherches expérimentales sur le comportement de diverses araignées. *L'année psychol.* **22**, 21—57 (1920).
- L'instinct paralyseur des araignées. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **172**, 289—291 (1921).
- Influence des vibrations mécaniques sur une araignée (*Tetragnatha extensa* Lin.). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **84**, 763—765 (1921).
- L'instinct maternel chez quelques araignées (I). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **96**, 779—780 (1927).
- L'instinct maternel des araignées. (3^e note préliminaire.) *Bull. Soc. zool. France* **53**, 204—210 (1928).
- Notes sur le comportement maternel de *Pisaura mirabilis*. *Livre jubil. Bouvier, Paris 1936*, p. 93—96.
- SCHMIDT, G.: Einige Beobachtungen zur Biologie von *Olios argelasius* Walck. *DATZ*, **8**, Nr 8, 219—220 (1955).
- Einige Notizen über *Dolomedes fimbriatus* (Cl.). *Zool. Anz.* **158**, 83—97 (1957).
- Die Wasserspinne und ihr Lebensraum. *Orion* **H. 3**, 212—221 (1959).
- SEITZ, A.: Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* Pfeffer. *Z. Tierpsychol.* **3**, 40—84 (1939).
- SIMON, E.: Histoire naturelle des Araignées. Paris 1864.
- Observations biologiques sur les arachnides. I. Araignées sociables. (Voyage de M. E. Simon aus Venezuela, 11^e Mem.) *Ann. Soc. entom. France* **60**, 5—14 (1891).
- Les arachnides de France. Bd. 1—5, Paris 1874—1884; Bd. 6, Teil 1, p. 2. Paris 1914, 1926.
- THORP, R. W., and W. D. WOODSON: Black widow, America's most poisonous spider. The University of North Carolina Press 1945.
- THORPE, W. H.: The learning abilities of birds. *Ibis* **93**, 1—52, 252—296 (1951).
- TINBERGEN, N.: An objectivistic study of the innate behaviour of animals. *Bibl. biotheor. Leiden, Ser. D* **1**, 39—98 (1942).
- Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.* **60**, 6—51 (1948).
- Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. Deutsche Übersetzung von O. KOEHLER. Berlin 1952.
- Tiere untereinander. Soziales Verhalten bei Tieren, insbesondere Wirbeltieren. Deutsche Übersetzung von O. KOEHLER. Berlin 1955.
- TINBERGEN, N., u. D. J. KUENEN: Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ercicetorum* Turton). *Z. Tierpsychol.* **3**, 37—60 (1930).
- B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA u. W. W. VAROSSIEAU: Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyris*) *semele* (L.). *Z. Tierpsychol.* **5**, 182—226 (1943).
- , and J. PERDECK: On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick, *Larus a. argentatus* Pont. *Behaviour (Leiden)* **3**, 1—39 (1950).
- TRETZEL, E.: Zum Begegnungsverhalten von Spinnen. *Zool. Anz.* **163**, 194—205 (1959).
- Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae). Teil I: Biologie und Ökologie. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **49**, 658—745 (1961).
- WALCKENAER, C. A.: Aranéides. In P. VIEILLOT, *Faune française ou Histoire naturelle des animaux*, Bd. 2/2, S. 1—240. Paris 1820—1830.

- WIEHLE, H.: Beiträge zur Biologie der Araneen, insbesondere zur Kenntnis des Radnetzbaues. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, 115—151 (1928).
- Theridiidae. In DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 33. Jena: Gustav Fischer 1937.
- Die einheimischen *Tetragnatha*-Arten. Nova Acta Leopoldina, N. F. **6**, 363—386 (1939).
- Eine übersehene deutsche *Theridion*-Art. Zool. Anz. **149**, 226—235 (1952).
- Aus dem Spinnenleben wärmerer Länder. Neue Brehm-Bücherei, H. 138, 1954.

Priv.-Doz. Dr. ERWIN TRETZEL,
Erlangen, Zoolog. Inst., Universitätsstr. 19