



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Spektrale Empfindlichkeit der Jagdspinne *Cupiennius salei*

angestrebter akademischer Grad
Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasserin / Verfasser: Lydia Zopf
Studienrichtung /Studienzweig Biologie/ Zoologie
(lt. Studienblatt):
Betreuerin / Betreuer: Ao. Univ. Prof. Dr. Axel Schmid

Wien, im März 2010

Danksagung

Vor allen anderen möchte ich meinen Eltern danken, ohne deren finanzielle Unterstützung ein so sorgenfreies Studium wohl nicht möglich gewesen wäre und meinem Bruder, der mir beim Fotografieren der Spinnen geholfen hat.

Für die Überlassung meines Diplomarbeitsthemas sowie die Bereitstellung meines Arbeitsplatzes danke ich Ao. Univ. Prof. Dr. Axel Schmid. Von meinen Arbeitskollegen möchte ich vor allem Maria danken, die mir eine sehr gute Freundin geworden ist und Eva, die mir bei Problemen immer hilfreich zur Seite stand. Auch allen anderen Mitgliedern der Neurobiologischen Abteilung danke ich sehr für ihre Unterstützung und dass sie mich so herzlich bei sich aufgenommen haben.

Last but not least möchte ich Michael danken, der mir beim Aufbau meines Versuchs geholfen hat und mir auch sonst eine große Unterstützung war.

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	1
1.1. Allgemeines zu <i>Cupiennius salei</i>	1
1.2. Aktivitätsrhythmus	1
1.3. Anatomie und Morphologie der Augen.....	1
1.4. Auflösungsvermögen.....	5
1.5. Gesichtsfeld	5
1.6. Funktionen der Haupt- und Nebenaugen.....	6
1.7. Spektrale Empfindlichkeit	7
1.8. Fragestellung	10
2. Material und Methoden	11
2.1. Versuchstier	11
2.2. Versuchsaufbau	11
2.2.1. Laufarena	11
2.2.2. Filter	13
2.3. Versuchsablauf	14
2.3.1. Auswahl der Versuchstiere.....	14
2.3.2. Kontrollversuch	14
2.3.3. Versuche mit monochromatischen Filtern.....	14
2.3.4. Versuche mit monochromatischen Filtern bei verminderter Lichtstärke	15
2.3.5. Datenaufnahme	16
2.3.6. Auswertung und Statistik	16
3. Ergebnisse	18
3.1. Kontrollversuch	18
3.2. Versuche mit monochromatischen Filtern.....	19
3.2.1. Verteilung der Läufe.....	19
3.2.2. Statistik	24
3.2.3. Darstellung der Laufstrecken.....	25
3.3. Versuche mit monochromatischen Farbfiltern bei verminderter Lichtstärke.....	27
3.3.1. Verteilung der Läufe.....	27
3.3.2. Statistik	32
3.3.3. Darstellung der Laufstrecken.....	33
4. Diskussion.....	34
5. Zusammenfassung.....	41
6. Summary	42
7. Literaturverzeichnis.....	43
8. Anhang A.....	46
9. Anhang B.....	47
10. Anhang C.....	53

1. Einleitung

1.1. Allgemeines zu *Cupiennius salei*

Cupiennius salei ist eine nachtaktive Jagdspinne aus der Familie der Cteniden. Verbreitet ist diese Art vor allem im mittelamerikanischen Raum bis nach Südamerika. Tagsüber hält sich *Cupiennius salei* in Amaryllidaceen, Araceen, Bromeliaceen, Liliaceen und Musaceen versteckt, in der Nacht dienen ihr diese Pflanzen als Balzorte (Barth 2001).

1.2. Aktivitätsrhythmus

Die Aktivitätsphase beginnt nach Sonnenuntergang bei einer Lichtintensität von 0,1 lux (Schmitt et al. 1990, Barth & Seyfarth 1979, Seyfarth 1980). Versuche von Schmitt et al. (1990) zeigten, dass Männchen sich im Durchschnitt 12,7 Mal mehr bewegten als Weibchen. Die Aktivitätsphase der Männchen dauerte bis zu sieben Stunden länger pro Nacht, was sie für Laufversuche attraktiver macht.

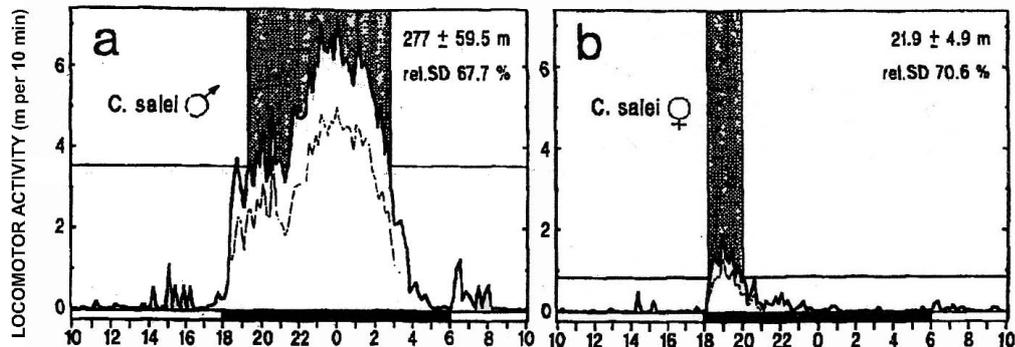


Abb. 1: Tägliche Aktivitätsphase von männlichen (a) und weiblichen (b) *Cupiennius salei* (N=10). Die Zahlen rechts oben geben die zurückgelegte Strecke in Metern wieder (Mittelwert, Standardfehler und relative Standardabweichung %). Die schwarz hinterlegten Bereiche zeigen die Zeiten der höchsten Aktivität (Schmitt et al.1990).

1.3. Anatomie und Morphologie der Augen

Die acht kreisrunden Augen sind in zwei Reihen angeordnet und werden nach ihrer Lage unterschieden. Die vordere Reihe besteht aus den AM-Augen (anterior-median) und AL-Augen (anterior-lateral), die hintere Reihe aus den PM- (posterior-median) und PL-Augen (posterior-lateral).

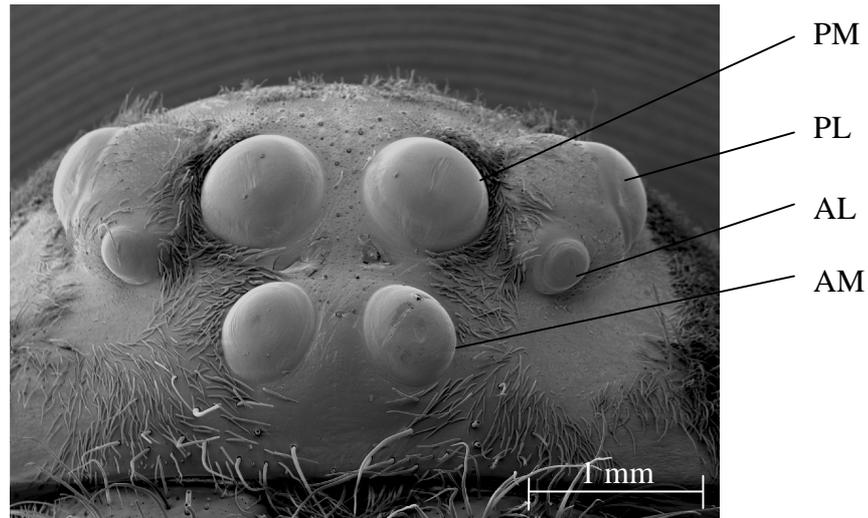


Abb. 2: REM - Aufnahmen der Augen einer adulten *Cupiennius salei*. AL...anterior lateral, AM...anterior median, PL...posterior lateral, PM...posterior median.

Morphologisch werden die Augen in Neben- und Hauptaugen unterteilt, wobei die Hauptaugen die AM-Augen bezeichnen und die Nebenaugen die AL-, PL- und PM-Augen (Foelix 1992). Die Unterschiede zwischen diesen beiden Augentypen sind vielfältig, was sich nicht zuletzt durch ihre unterschiedliche evolutionäre Entwicklung erklären lässt. Die Hauptaugen entstanden vermutlich aus einem Paar Linsenaugen, wohingegen die Nebenaugen aus der Aufspaltung von den ursprünglich vorhandenen Komplexaugen hervorgingen (Paulus 1979). Die AM-Augen entstanden aus einer dreischichtigen Verdickung des Prosomas, die Nebenaugen aus einer einschichtigen Invagination der Oberfläche des Prosomas (Homann 1971).

Die Hauptaugen weisen einen eversen Bauplan auf, die Rhabdomere sind dem Lichteinfall zugewandt und die Zellkerne liegen proximal. Die Nebenaugen haben hingegen einen inversen Aufbau, d.h. die Rhabdomere sind dem Lichteinfall abgewandt und die Zellkerne liegen distal (Land 1985) (siehe Abb. 3).

Ein großes Unterscheidungsmerkmal ist das Vorhandensein eines rostförmigen Tapetums bei den Nebenaugen. Dieser Interferenz-Reflektor besteht aus parallel angeordneten Guaninkristallen. Die Tapetumstreifen liegen parallel zueinander und zur Längsachse der Spinne. Jeder Tapetumstreifen trägt zwei Reihen Rezeptorzellen. Das Tapetum reflektiert das beim Eintreffen nicht absorbierte Licht noch mal durch den rezeptiven Abschnitt, womit dessen Länge theoretisch verdoppelt wird und so zu einer erhöhten Empfindlichkeit führt (Land 1985).

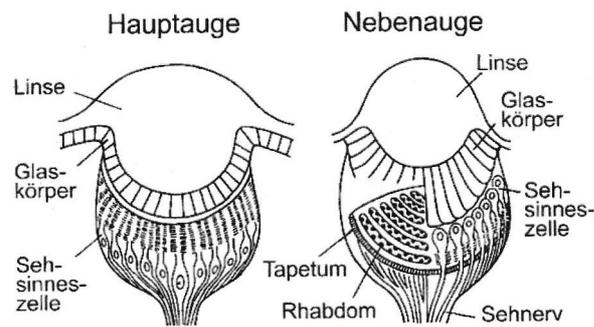


Abb. 3: Aufbau der Haupt- und Nebenaugen. Beide Augentypen besitzen eine Linse und einen Glaskörper. Die Nebenaugen weisen ein Tapetum auf und die Rhabdomere liegen dem Lichteinfall abgewandt, die Zellkernen befinden sich distal (inverser Aufbau). Bei den Hauptaugen liegen die Zellkerne proximal zu den Rhabdomeren (everser Aufbau) (Grusch et al. 1997).

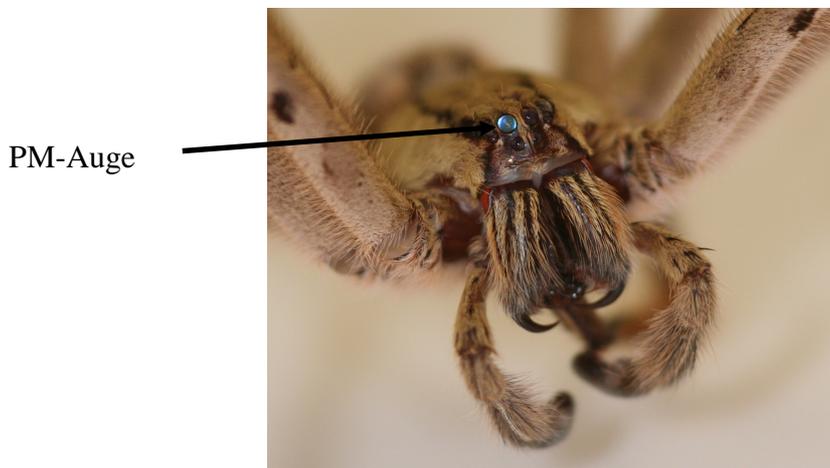


Abb. 4: Foto einer männlichen *Cupiennius salei*. Beim rechten posterior-medianen Auge wird das Licht vom Tapetum reflektiert.

Betrachtet man die Hauptaugen im Querschnitt, sieht man, dass die Rezeptoren ein unregelmäßiges Gitter bilden. Jeder Rezeptor trägt an seinen drei bis vier Seiten Rhabdomere. Die Photorezeptoren der Nebenaugen bilden ein regelmäßiges Gitter. Die Rhabdomere befinden sich an je zwei gegenüberliegenden Seiten der Rezeptoren. Tagsüber werden 80% der Rhabdome in allen Augen abgebaut. Die Mikrovilli werden verkürzt und haben einen unregelmäßigen Durchmesser. Die verbleibenden Mikrovillifragmente besitzen nur ungefähr ein Viertel der Fläche, den die Rhabdomere nachts über einnehmen (Grusch et al. 1997) (siehe Abb.5). Während der Aktivitätsphase von *Cupiennius salei*, die etwa eine Stunde nach Sonnenuntergang beginnt (siehe Kapitel 1.2), werden die Rhabdome wieder gebildet und die Empfindlichkeit steigt.

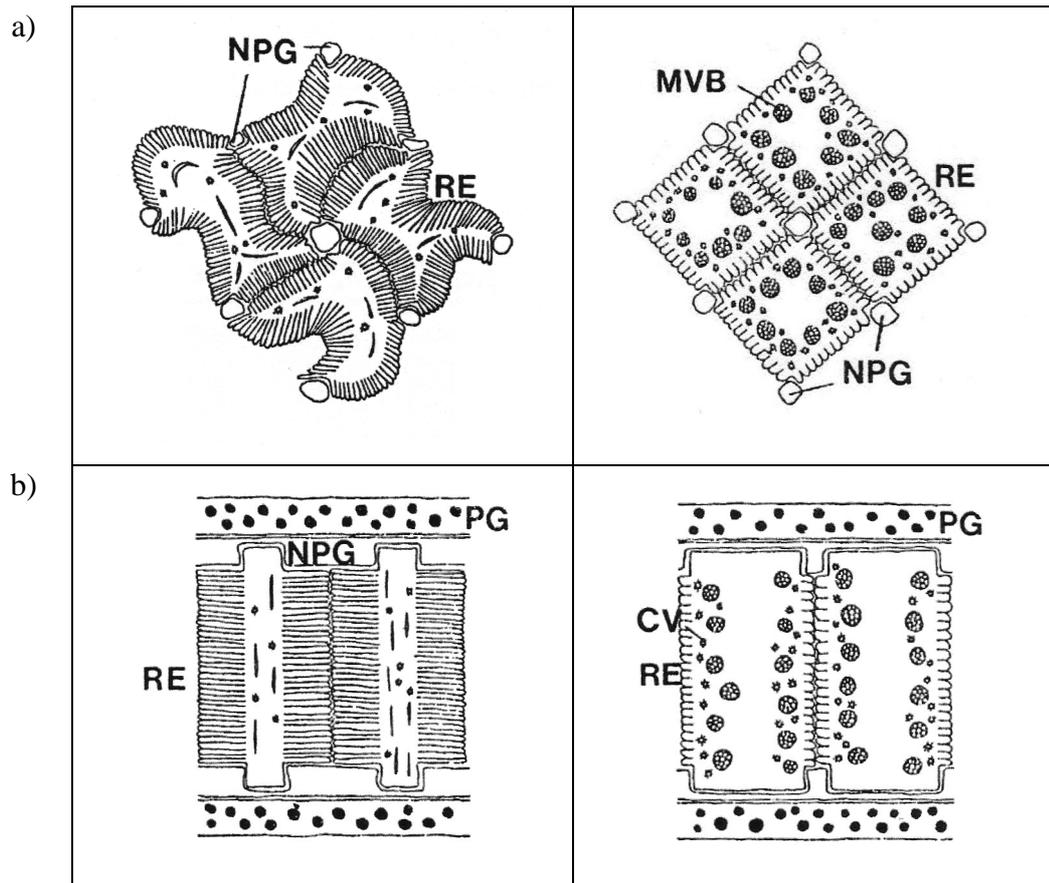


Abb. 5: **a)** Schematische Darstellung des Querschnitts der rezeptiven Segmente der Hauptaugen im nachtadaptierten Zustand (links) und tagadaptierten Zustand (rechts). **b)** Querschnitt der rezeptiven Segmente der Nebenaugen im nachtadaptierten Zustand (links) und tagadaptierten Zustand (rechts). CV...coated vesicles, MVB...multivesikuläre Körper, NPG...nicht-pigmentierte Glia, PG...pigmentierte Glia, RE...Rhabdomer (Grusch et al. 1997).

Bei den Hauptaugen ist die Retina durch ein Paar Muskeln beweglich, was eine Verschiebung des Gesichtsfeldes um 15° ermöglicht. Der dorsale Muskel setzt dorso-lateral am Auge an und zieht zwischen den PM-Augen in den Carapax. Der ventrale Muskel, der an der ventro-lateralen Seite der Augen ansetzt, zieht zur Innenseite der Clypei (siehe Abb. 6). Extrazelluläre Ableitungen ließen erkennen, dass der dorsale Muskel Spontanaktivität besitzt, während der ventrale nur bei mechanischer Reizung reagiert. Diese dauernd auftretenden Mikrosakkaden, in einer Frequenz von 12 Hz, verhindern vermutlich eine neurale Adaption (Land und Barth 1992, Kaps 1998).

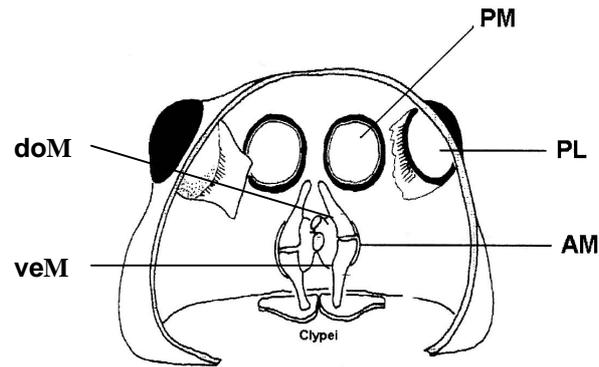


Abb. 6: Innenansicht eines Prosomas. Dorsale und ventrale Augenmuskeln setzen an den AM-Augen an. AM...anterior-mediane Augen, doM...dorsaler Muskel, PL... posterior-laterale Augen, PM...posterior-mediane Augen, veM...ventraler Muskel (Kaps und Schmid 1996).

1.4. Auflösungsvermögen

Das Auflösungsvermögen eines Auges wird sowohl durch den Interrezeptorwinkel als auch durch die Lichtstreuung begrenzt, die beim Eintritt ins Auge entsteht. Diese ist abhängig von der Wellenlänge des Lichts und vom Linsendurchmesser. Je größer der Linsendurchmesser, desto geringer ist der Durchmesser des Beugungsscheibchens (Land 1985). Die PM- und PL-Augen haben die höchste Auflösung, ihre Interrezeptorwinkel betragen horizontal um die 1° und vertikal $2 - 3^\circ$. Die Auflösung der AL-Augen ist um einiges schlechter, sie liegt bei $3,6^\circ$. Die AM-Augen haben einen Interrezeptorwinkel von $2,9^\circ$ (Land und Barth 1992).

1.5. Gesichtsfeld

Die acht Augen von *Cupiennius salei* sind so angeordnet, dass sie der Spinne, bis auf einen kleinen posterioren Abschnitt, eine Übersicht über ihr gesamtes Umfeld ermöglichen (Land und Barth 1992, Kaps 1998). Die AM-Augen sind dabei die einzigen, deren Sehfelder überlappen und damit einen binokularen Bereich aufweisen.

Die Gesichtsfelder der PM- und PL-Augen decken gemeinsam die gesamte obere Hemisphäre ab und erstrecken sich bis zu 40° unter dem Horizont. Die Felder der AL-Augen sind verhältnismäßig klein und zu den Cheliceren gerichtet. Sie überlappen mit denen der PM- und PL-Augen. Der Sehbereich der AM-Augen überlappt beinahe vollständig mit dem der PM-Augen, was vermuten lässt, dass die Haupt- und Nebenaugen unterschiedliche Funktionen besitzen (Land und Barth 1992) (siehe Abb. 7).

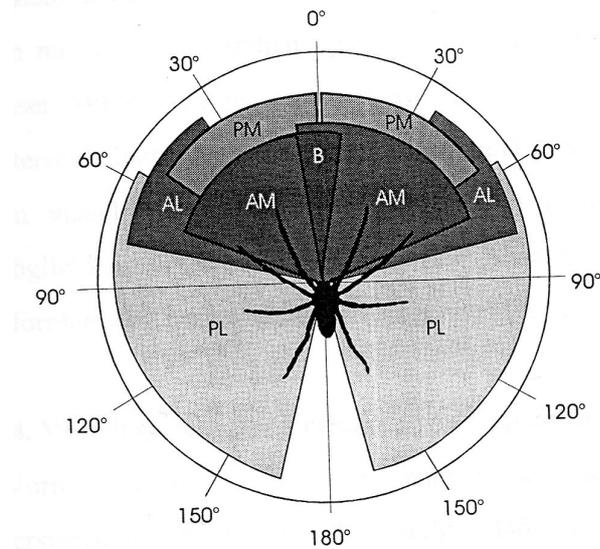


Abb. 7: Schematische Darstellung der Sehfelder von *Cupiennius salei*. Die PL-Augen decken den Grossteil der Hemisphäre seitlich der Spinne ab. Die Sehfelder der AM- und PM-Augen zeigen beide nach vorne, wobei die AM-Augen einen schmalen binokularen Bereich aufweisen (Kaps 1998).

1.6. Funktionen der Haupt- und Nebenaugen

Der unterschiedliche Aufbau der Haupt- und Nebenaugen, sowie die Überlappung der Gesichtsfelder der AM- und PM-Augen lassen auf eine unterschiedliche Funktion schließen.

Da nur die Hauptaugen über Muskeln mit Spontanaktivität verfügen, dienen sie vermutlich der Wahrnehmung von stationären Objekten, während die Nebenaugen bei Ruhestellung der Spinne an die Umgebung adaptieren und somit für die Wahrnehmung von Bewegungen empfindlich sind (Land und Barth 1992).

Dass Haupt- und Nebenaugen unterschiedliche Aufgabenbereiche haben, wurde auch bei den Salticiden und Lycosiden, den Cteniden nahe verwandten Arten, nachgewiesen (Land 1972, Duelli 1978, Forster 1985).

Schmid zeigte 1997 in einem Verhaltensexperiment, dass die Spinnen bei Abdeckung der Hauptaugen nicht zwischen einem geraden und einem schrägen, bzw. V-förmigen Streifen unterscheiden konnten, was bei einer Abdeckung der Nebenaugen sehr wohl der Fall war. Daraus wurde geschlossen, dass die Hauptaugen zur Diskriminierung der Streifen verwendet werden, wohingegen die Nebenaugen bloß der Detektion dienen (siehe Abb. 8).

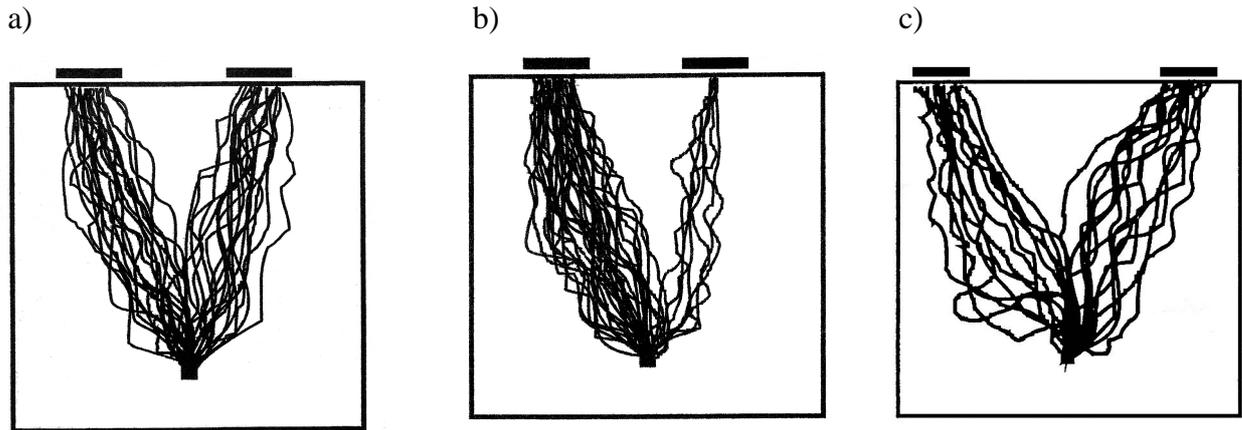


Abb. 8: Versuchsdurchführung zur Streifendiskriminierung. Im Versuch **a)** wurden der Spinne zwei gerade Streifen als Anlaufziel geboten, im Versuch **b)** und **c)** ein gerader Streifen (links) und ein schräger Streifen (rechts). Im Versuchsaufbau **a)** liefen 21 Spinnen zum Streifen auf der linken Seite, 19 zum Streifen auf der rechten Seite. Im Versuchsaufbau **b)** unterschieden die Spinnen klar zwischen dem geraden und dem schrägen Streifen. Der gerade Streifen wurde 33 Mal angelaufen, der Schräge neun Mal. Bei Abdeckung der Hauptaugen wurde nicht mehr zwischen dem geraden und dem schrägen Streifen unterschieden (**c)** (Schmid 1998).

1.7. Spektrale Empfindlichkeit

Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit von *Cupiennius salei* führten bereits Barth et al. (1993) mittels ERG-Messungen und Walla et al. (1996) mit Hilfe von intrazellulären Ableitungen durch. Die ERG-Messungen ergaben für weißes Licht eine Erregungsschwelle bei 0,01 lux. Alle Augen zeigten ein Wahrnehmungsspektrum von 300 nm bis 680 nm mit einem Empfindlichkeitsmaximum bei 520 nm oder 540 nm und einen zweiten Peak im UV-Bereich bei 380 nm, der 60-80% des Grünpeaks erreichte, sowie einen kleinen Anstieg im Blaubereich bei 480 nm (Barth et al. 1993).

Die intrazellulären Ableitungen belegen die Existenz von drei Sehzelltypen mit Absorptionsmaxima bei 480 nm, 520 nm und 340 nm (Walla et al. 1996).

PM-Augen

Die Empfindlichkeitskurve der PM-Augen setzt sich zusammen aus den Ableitungen von 16 Blaurezeptorzellen (λ_{\max} 489 nm), 15 Grünrezeptorzellen (λ_{\max} 520 nm) und einer UV-Rezeptorzelle (λ_{\max} 340 nm). Die Kurven der Blau- und Grünrezeptorzellen zeigen einen zweiten, kleinen Peak im UV-Bereich bei 340 bis 380 nm. Außerdem haben die Blaurezeptoren einen leichten Anstieg der Empfindlichkeit im Grünbereich bei 520 nm und

die Grünrezeptoren im Blaubereich bei 480 nm, was auf eine elektrische Verschaltung der Zellen hindeutet (siehe Abb. 9).

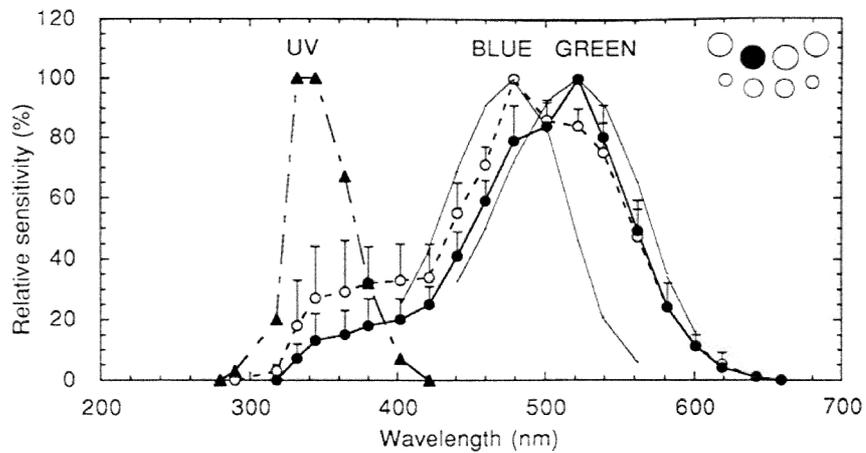


Abb. 9: Mittlere spektrale Empfindlichkeit, erstellt aus Messungen einer UV-Rezeptorzelle, 16 Blaurezeptorzellen und 15 Grünrezeptorzellen aus den PM-Augen. Die Kurve ohne Messwerte sind theoretische Absorptionskurven für Pigmente mit Maxima bei 480 nm und 520 nm (Darnall Nomogramm) (Walla et al. 1996).

PL-Augen

Auch bei den PL-Augen konnten alle drei Rezeptortypen nachgewiesen werden. Die Empfindlichkeitskurven, die sich aus den Ableitungen von vier Blaurezeptorzellen (λ_{max} 480 nm), fünf Grünrezeptorzellen (λ_{max} 520 nm) und einer UV-Rezeptorzelle (λ_{max} 340 nm) ergeben, ähneln denen der PM-Augen (siehe Abb.10).

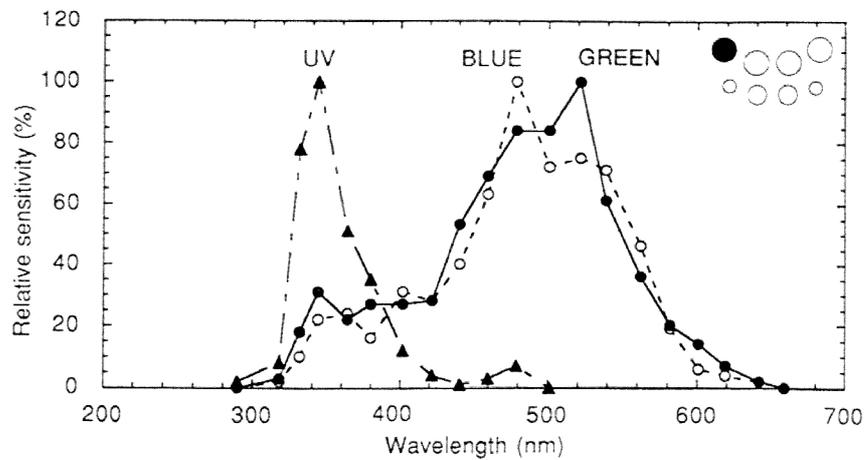


Abb. 10: Mittlere spektrale Empfindlichkeit, erstellt aus Messungen einer UV- Rezeptorzelle, vier Blaurezeptorzellen und fünf Grünrezeptorzellen aus den PL-Augen (Walla et al. 1996).

AL-Augen

Hier konnte keine Ableitung von einem Blaurezeptor durchgeführt werden. Die Empfindlichkeitskurven ergeben sich aus den Ableitungen von neun Grünrezeptorzellen (λ_{\max} bei 520 nm) mit einem zweiten Peak im UV-Bereich bei 340 bis 360 nm und einer UV-Rezeptorzellen (λ_{\max} bei 335 nm) (siehe Abb.11).

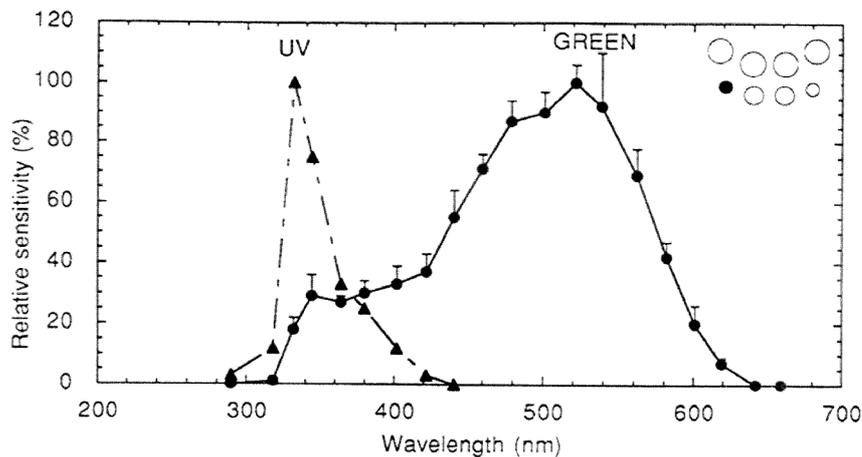


Abb. 11: Mittlere spektrale Empfindlichkeit, erstellt aus Messungen einer UV- Rezeptorzelle und neun Grünrezeptorzellen aus den AL-Augen (Walla et al. 1996).

AM-Augen

Die Empfindlichkeitskurven der AM-Augen ergeben sich aus den Ableitungen von zwei Blaurezeptorzellen (λ_{\max} bei 480 nm) und drei Grünrezeptorzellen (λ_{\max} bei 520 nm). Es wurde kein UV-Rezeptor gefunden (siehe Abb. 12).

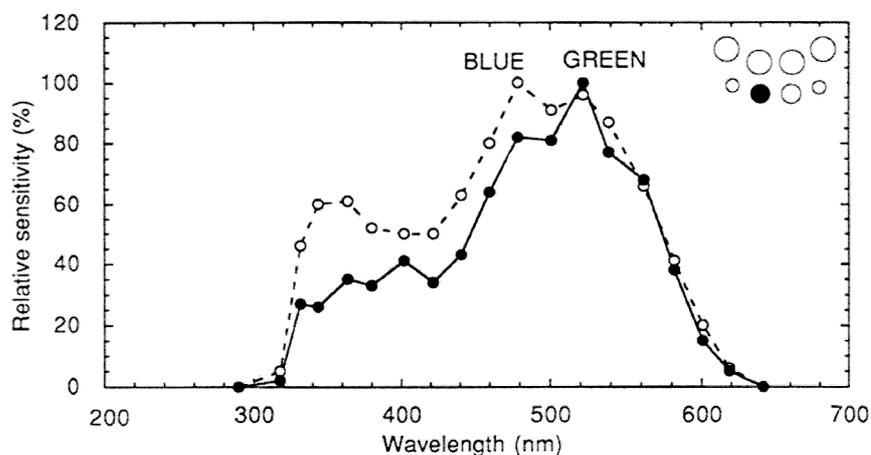


Abb. 12: Mittlere spektrale Empfindlichkeit, erstellt aus Messungen von zwei Blaurezeptorzellen und drei Grünrezeptorzellen aus den AL-Augen (Walla et al. 1996).

1.8. Fragestellung

Aus ERG-Messungen und intrazellulären Ableitungen ergibt sich eine physiologisch mögliche spektrale Wahrnehmung für *Cupiennius salei* zwischen 300 nm und 700 nm. Die Ergebnisse, die aus Reaktionen einzelner oder mehrerer Zellen gewonnen werden, müssen nicht dem Entsprechen, was die Spinne tatsächlich im Verhalten umsetzen kann.

Welchen Bereich des Spektrums *Cupiennius salei* wahrnehmen kann und ob sich dieser Bereich von den Ergebnissen aus den ERG- bzw. intrazellulären Messungen unterscheidet, soll in diesem Verhaltensexperiment untersucht werden. Dazu wurde in eine weiße Laufarena ein schwarzer Kartonstreifen geklebt, der den Spinnen als Anlaufziel dienen soll. Mittels eines Lichtprojektors und verschiedenen Farbfiltern wird die Arena mit monochromatischem Licht zwischen 365 und 695 nm ausgeleuchtet um zu testen, bei welchen Wellenlängen *Cupiennius salei* den schwarzen Streifen noch wahrnehmen kann und darauf zuläuft. Sind die Spinnen nicht in der Lage das Licht mit dem die Arena ausgestrahlt wird zu sehen, sollten sie den schwarzen Streifen nicht erkennen können und sich auf eine beliebige Stelle an der Wand zubewegen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstier

Als Versuchstiere dienten 15 adulte männliche Spinnen der Art *Cupiennius salei*. Die Tiere wurden am Department für Neurobiologie gezüchtet. Sie wurden einzeln in Glasbehältern (25 cm Höhe, 14,5 cm Durchmesser) gehalten, bei 20-25° Celsius und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 60%. Gefüttert wurden sie einmal wöchentlich mit *Calliphora sp.* und regelmäßig mit frischem Wasser versorgt.

Mindestens drei Tage vor Versuchsbeginn wurde der 12/12 Stunden Tag/Nachtzyklus der Spinnen umgekehrt, der während der gesamten Versuchszeit beibehalten wurde. Während der Tageszeit wurden sie mit einer handelsüblichen 60 Watt Glühbirne beleuchtet. Die Lichtstärke betrug 600 lux. Die Versuche fanden während des Nachtzyklus statt.

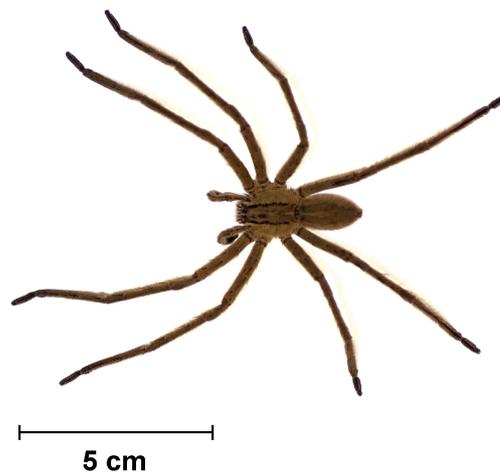


Abb. 13: Foto einer männlichen *Cupiennius salei*.

2.2. Versuchsaufbau

2.2.1. Laufarena

Die Versuche wurden in einem Raum ohne äußere Lichteinflüsse durchgeführt. Die Fläche der Laufarena betrug 2,10 m x 2,10 m. Als Begrenzung dienten eine weiße Wand an der rechten Seite und eine mit weißem Kartonpapier beklebte Pinwand auf der linken Seite. Die dem Versuchstier gegenüberliegende Wand wurde mit weißem Kartonpapier beklebt und in

der Mitte ein 42 x 70 cm großer schwarzer Kartonstreifen befestigt, der als Anlaufziel diente. Auf der gegenüberliegenden Seite diente eine 48 cm hohe Styroporwand als Begrenzung (siehe Abb. 14). Der Boden wurde mit weißer Folie beklebt. In einer Entfernung von 410 cm vom Streifen, wurde ein Lichtprojektor (Xenotar, Götschmann, München, Deutschland) aufgestellt. Der Projektor wurde so abgedeckt, dass lediglich das Licht, das die Filter passierte, in die Versuchsarena strahlte. Um eine Überhitzung des Projektors zu vermeiden, wurde ein zusätzlicher Ventilator zur Kühlung verwendet. Als Lichtquelle dienten Halogenlampen der Marke Osram Halogen Photo optic Lamp Xenophot ©, HLX 64663, EDV, 36 V und 400 W. Der Projektor verfügte über eine Schiebeleiste, mit der die Filter vor die Lichtquelle geschoben wurden.

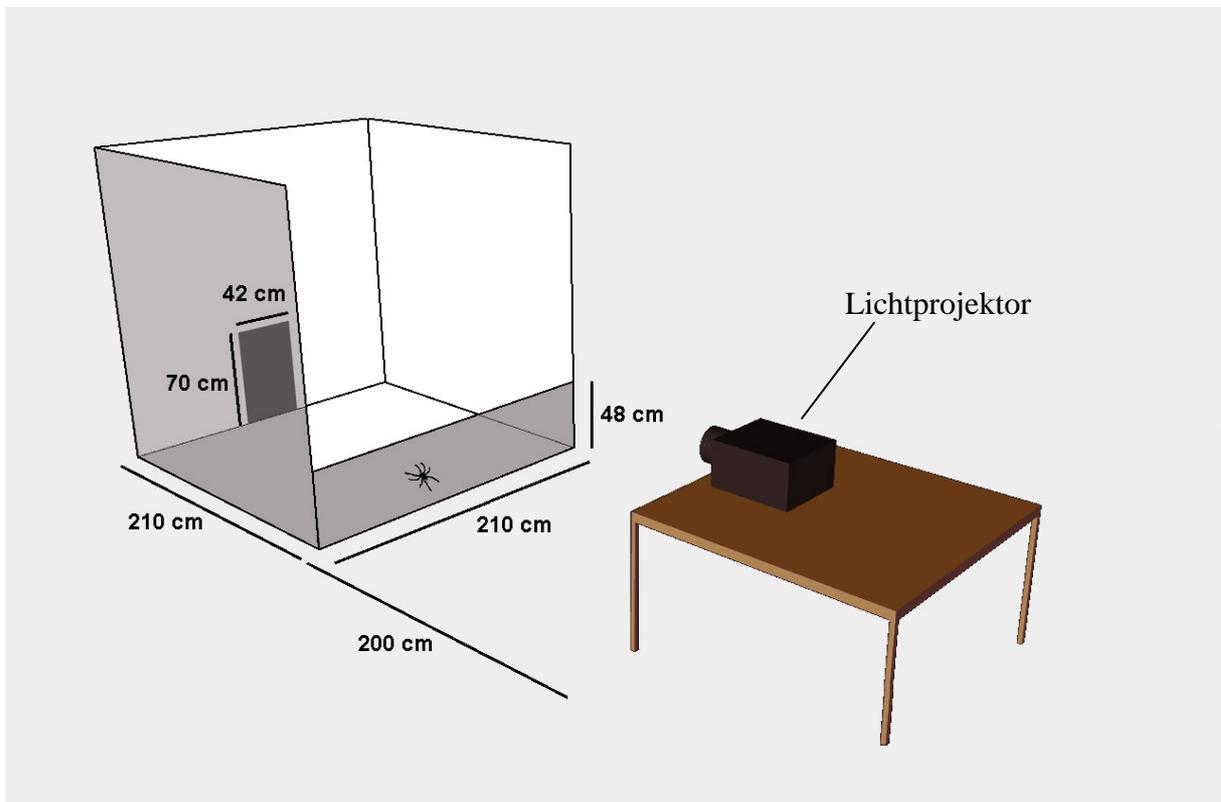


Abb. 14: Skizze des Versuchsaufbaus. Die Spinne bezeichnet den Startpunkt der Läufe. Die Größe der Laufarena betrug 210 cm x 210 cm. An der Rückwand wurde in der Mitte ein 42 x 70 cm großer Streifen als Anlaufziel befestigt. Der Abstand vom Projektor zur bestrahlten Wand betrug 410 cm.

2.2.2. Filter

Für die Versuche wurden 19 monochromatische Interferenzfilter und ein Neutralfilter NG -9 (Schott, Mainz, Deutschland) verwendet.

Die Transmission jedes Filters wurde mit einem Spektroradiometer (ILT 900-R, International Light, Polytec, Waldbronn, Deutschland) gemessen, ebenso die Reflektanz des weißen Kartonpapiers. Zur Ermittlung des Referenzwertes wurde die weiße Wand mit dem Projektor ohne Filter beleuchtet und die Reflektanz gemessen. Der Messkopf wurde in einem 45° Winkel zur Wand positioniert, damit die Messung nicht von dem Schatten des Messkopfes beeinflusst wurde. Die Position des Messkopfes durfte anschließend bei den Messungen nicht verändert werden. Die gemessenen Werte stimmten mit denen der Herstellerfirma überein.

Tab. 1: Auflistung der Filter. λ_{max} : Wellenlänge der maximalen Transmission. T_{MAX} : Maximum des spektralen Transmissionsgrades im Durchlassbereich. HW: Halbwertsbreite, Kurvenbreite bei $T_{\text{max}}/2$. k.A: keine Angabe vom Hersteller.

λ_{max} (nm)	T_{MAX} (%)	HW
365	k.A.	k.A.
389,9	38	6,3
403,7	40,9	7,2
420,2	52,7	8,5
434,5	60,2	8,1
448,5	59,9	8,8
487	75,7	6,4
499,3	77	7,9
513,9	68,6	7
519,6	74,6	7,1
538,2	78	7,6
547,2	66,4	7,9
575,1	79	8,4
588,3	68	9,5
598,6	87	7,9
614,6	78	7,8
654	86	7,8
670,1	85,9	9,7
695	k.A.	k.A.

2.3. Versuchsablauf

2.3.1. Auswahl der Versuchstiere

Bevor mit den Versuchen begonnen werden konnte, musste getestet werden, ob jedes Tier das gewünschte Verhalten zeigte, d.h. den gerichteten Lauf zum schwarzen Streifen. Spinnen, die auch bei weißem Licht nicht auf den schwarzen Kartonstreifen zuliefen, wurden ausgesondert.

2.3.2. Kontrollversuch

Da die Wände der Arena nicht gleichmäßig ausgeleuchtet werden konnten, wurde ein Kontrollversuch ohne Streifen durchgeführt, um festzustellen, ob dies einen Einfluss auf die Wahl der Laufrichtung der Versuchstiere hatte. Dazu wurde die Arena mit einer Wellenlänge von 448,5 nm ausgeleuchtet. Jede Spinne wurde vier Mal getestet.

2.3.3. Versuche mit monochromatischen Filtern

Die Reihenfolge der Filter wurde zufällig gewählt. Jede Spinne führte zwei Läufe pro Filter aus. Die 15 Tiere wurden in drei Gruppen unterteilt: Gruppe A enthielt die Tiere mit der Nummer 1-5, Gruppe B 6-10 und Gruppe C 11-15. Bei Gruppe A und B begann die Nachtphase um 08.00 Uhr (MEZ), bei Gruppe C um 13.00 Uhr, damit die Spinnen während ihrer aktiven Phase getestet werden konnten (siehe Einleitung 1.2).

Die Versuche starteten ca. zwei Stunden nachdem die Nachtphase eingesetzt hatte. Es wurde je eine Gruppe getestet und anschließend der Lauf wiederholt. War ein Durchgang mit einer Gruppe abgeschlossen, wurde die nächste Gruppe getestet.

Das Versuchstier wurde mithilfe eines Plastikbechers in die Arena gesetzt. Sobald die Spinne in Blickrichtung zum schwarzen Streifen positioniert war, wurde der Plastikbecher entfernt und der Versuch gestartet.

Wenn die Spinne nach einer Minute noch keine Aktivität zeigte, aber sich in Bereitschaftshaltung befand (siehe Abb. 15 a), wurde sie sanft mit einem Wattebausch, der an einem Bambusstock befestigt war, angestoßen. Dabei wurde darauf geachtet, die Spinne nicht in eine bestimmte Richtung zu dirigieren. Der Versuch war beendet wenn die Spinne mit den Beinen die Wand berührte. Begab sich das Versuchstier in eine aktive oder passive Schreckhaltung (siehe Abb. 15 b) wurde der Versuch abgebrochen und zu einem späteren Zeitpunkt wiederholt. Zwischen den Durchgängen wurden die Spinnen nicht in ihre Glasbehälter zurückgesetzt, sondern verblieben in den Plastikbechern, um Stress zu

vermeiden. Wie viele Filter am Tag pro Gruppe getestet wurden, hing von der Tagesverfassung und Laufbereitschaft der Tiere ab.

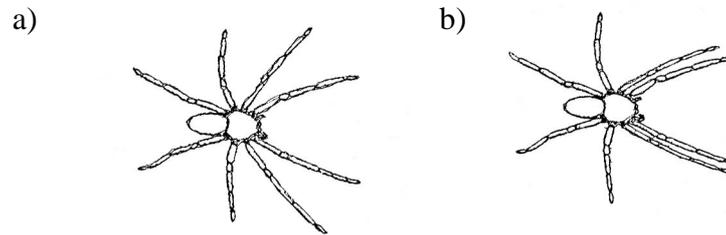


Abb. 15: **a)** Position der Beine bei Bereitschaftshaltung. **b)** Position der Beine bei der aktiven/passiven Schreckhaltung, wobei bei der aktiven Schreckhaltung der Körper angehoben ist und bei der passiven abgesenkt ist (Kaps 1998).

2.3.4. Versuche mit monochromatischen Filtern bei verminderter Lichtstärke

In einem zweiten Versuch, wurde die Helligkeit mit einem Neutralfilter herabgesetzt (siehe Abb. 16 und 17) um zu testen, ob *Cupiennius salei* eine höhere Empfindlichkeit in bestimmten Wellenlängenbereichen zeigt.

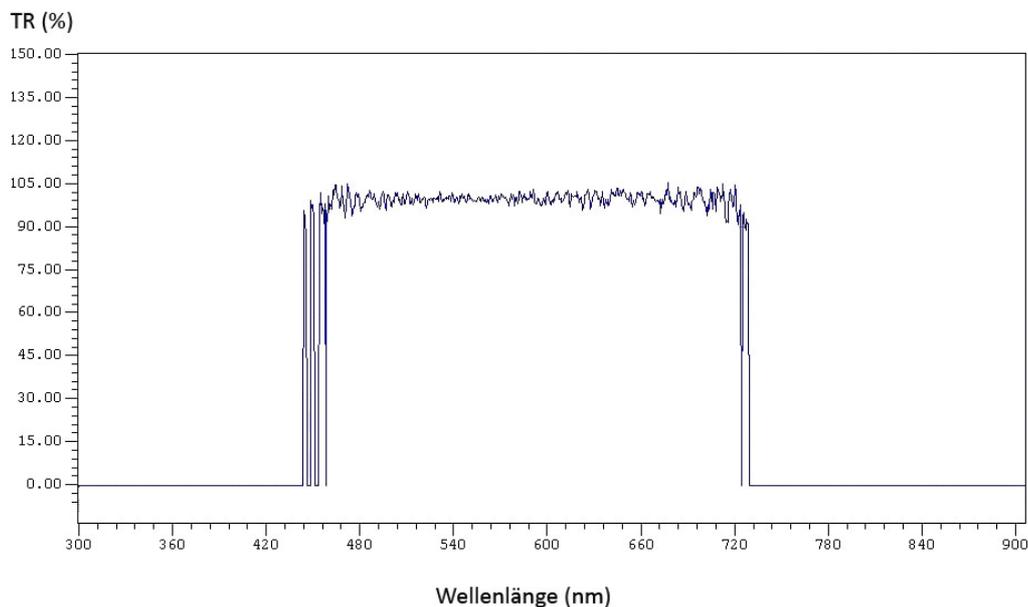


Abb. 16: Gemessene relative Transmission (%) des Projektors ohne Neutralfilter. Die Transmission diente als Referenzwert für die weiteren Messungen.

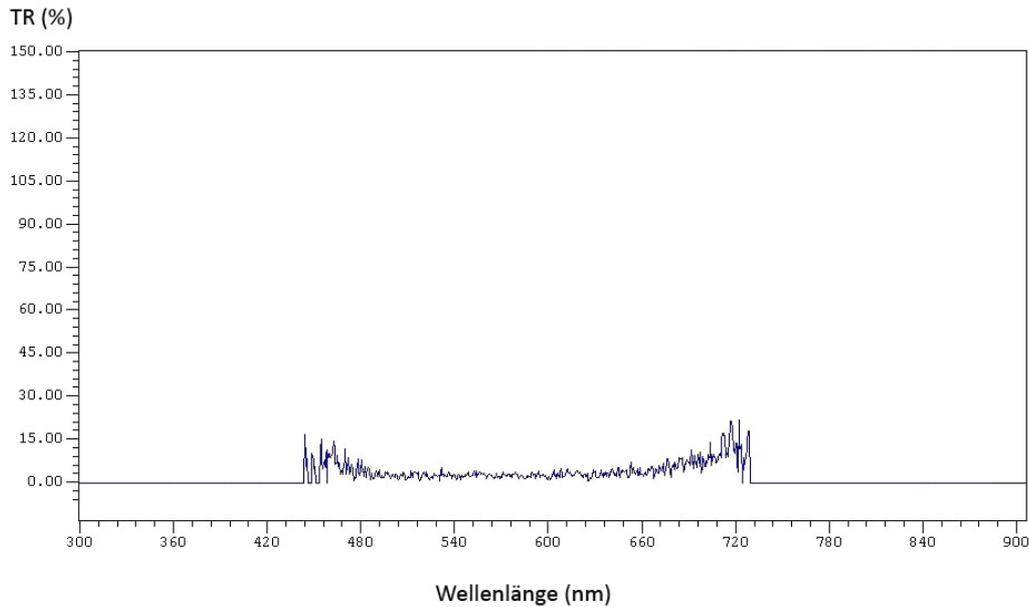


Abb. 17: Gemessene relative Transmission des Projektors mit dem Neutralfilter NG-9. Die Transmission ist auf ca. 5% herabgesetzt.

2.3.5. Datenaufnahme

Die Versuchsarena wurde für die Datenaufnahme in 20 gleich große Abschnitte unterteilt. (siehe Abb. 18). Sobald das Versuchstier eine Stelle an der Wand berührte, wurde der entsprechende Abschnitt protokolliert und der Versuch beendet. Die Berührung des Abschnitts „Vorne 3“ entsprach dem schwarzen Streifen und wurde als positiver Lauf bezeichnet.

2.3.6. Auswertung und Statistik

Da zwischen den Läufen für jedes Tier ein Zeitabstand von mindestens einer Stunde eingehalten wurde und *Cupiennius salei* in früheren Laufversuchen keine Lernfähigkeit zeigte (pers. Gespräch mit A. Schmid), wurden die pro Versuchstier durchgeführten zwei Läufe als zwei unabhängige Versuche gewertet, womit sich ein Umfang der Stichprobe von $n=30$ ergibt. Ob die Läufe zielgerichtet waren und sich signifikant von einer Zufallsverteilung unterschieden, wurde mit dem Rayleigh-Test nach Batschelet (1981) überprüft. Dazu wurden den einzelnen Abschnitten entsprechende Kreissegmente zugeteilt und das Kreisstatistikprogramm Rayleigh & Co für die Statistik herangezogen. Abschnitt V3 entspricht 0° , Abschnitt V4 18° , Abschnitt V5 36° u.s.w. (siehe Abb. 18).

Aus der Verteilung der Läufe in den einzelnen Abschnitten wurde für jede Versuchsbedingung die Vorzugsrichtung α und die Länge des resultierenden Vektors r

berechnet, der Auskunft darüber gibt, wie sehr die Läufe um die mittlere Richtung streuen. Diese kann einen minimalen Wert von 0 (die Läufe sind gleichmäßig über 360° gestreut) und einen maximalen Wert von 1 (alle Läufe gehen in dieselbe Richtung) einnehmen. Als Vertrauensintervall wurde $d=95\%$ gewählt.

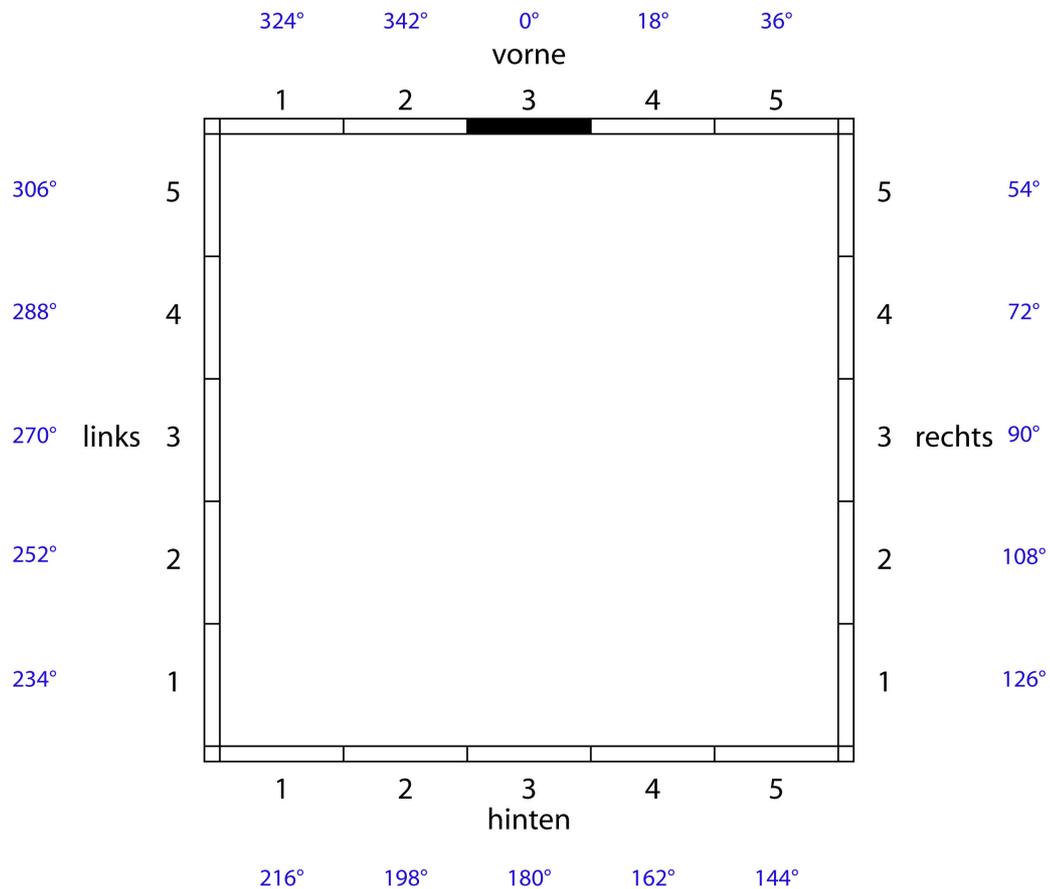


Abb. 18: Skizze zur Datenaufnahme. Die Wände der Laufarena wurden entsprechend ihrer Position in „vorne“, „rechts“, „hinten“ und „links“ benannt. Jede Wand wurde in fünf gleich große Abschnitte unterteilt. Der Abschnitt „Vorne 3“ entsprach dem schwarzen Streifen. Zur statistischen Auswertung wurden den Abschnitten Kreisgrade zugeteilt.

3. Ergebnisse

Während der Versuche zeigten die Spinnen den für sie typischen zick-zack Lauf, der vermutlich der Tiefenwahrnehmung und Identifizierung von Objekten dient. Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass die Spinnen sich tatsächlich am schwarzen Streifen orientierten und die Läufe nicht zufällig gerichtet waren.

3.1. Kontrollversuch

Beim Kontrollversuch wurde kein visueller Stimulus geboten, die Spinnen wurden in derselben Position wie bei den Farbfilterversuchen in die Arena gesetzt.

Die Ergebnisse des Kontrollversuches ohne Streifen ergaben, dass die Spinnen ohne visuellen Stimulus keine bestimmte Richtung bevorzugen (siehe Abb. 19).

Die Vektorlänge beträgt $r=0,299$, mittlerer Winkel $\alpha=12,7^\circ$, Winkelabweichung $s=67,8^\circ$, Irrtumswahrscheinlichkeit des Rayleightests: $p=0,004$ (siehe Anhang A).

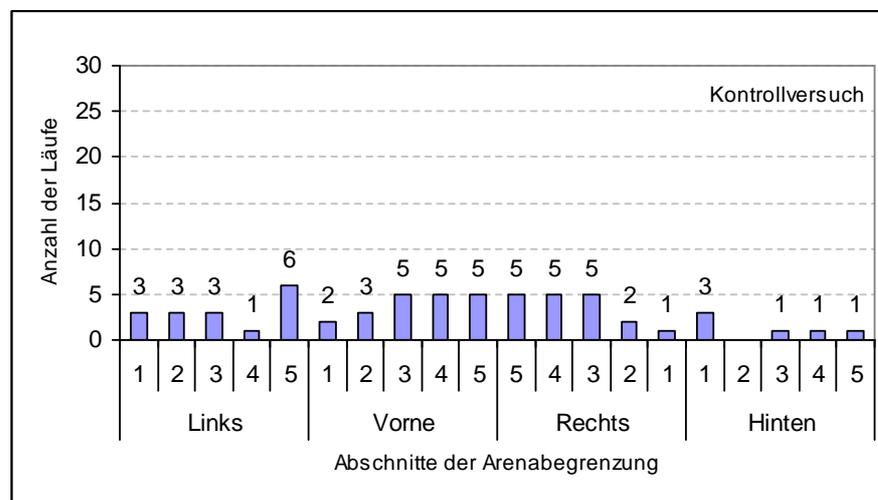


Abb. 19: Verteilung der Läufe beim Kontrollversuch. $N=15$, $n=60$ (4 Läufe von jeweils 15 Spinnen).

3.2. Versuche mit monochromatischen Filtern

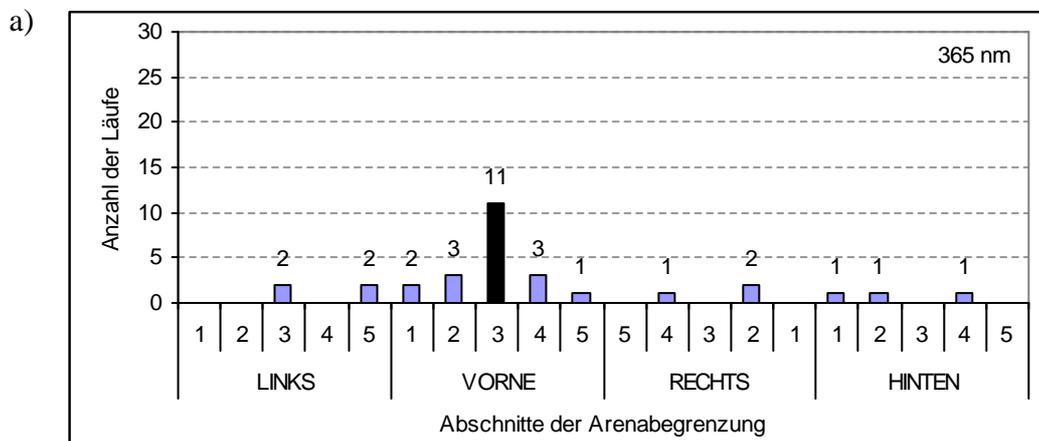
Die Versuchsarena wurde jeweils mit einem monochromatischen Filter bei voller Helligkeit ausgeleuchtet.

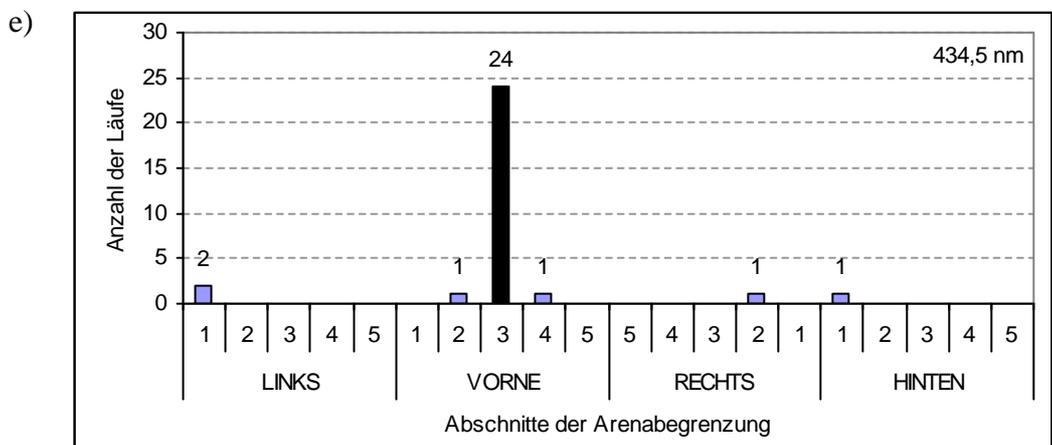
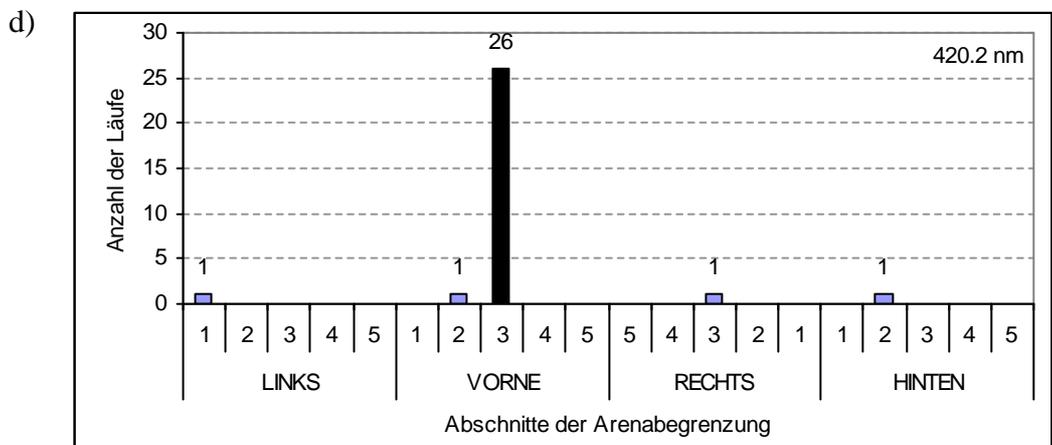
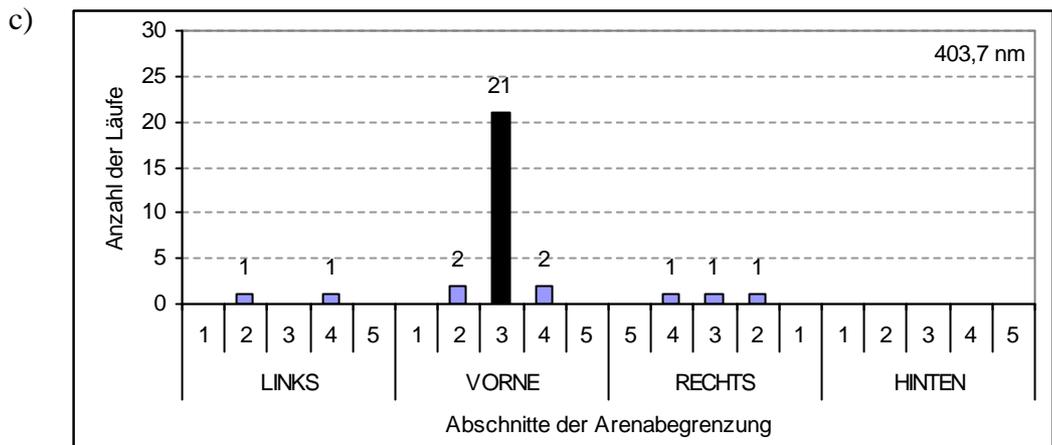
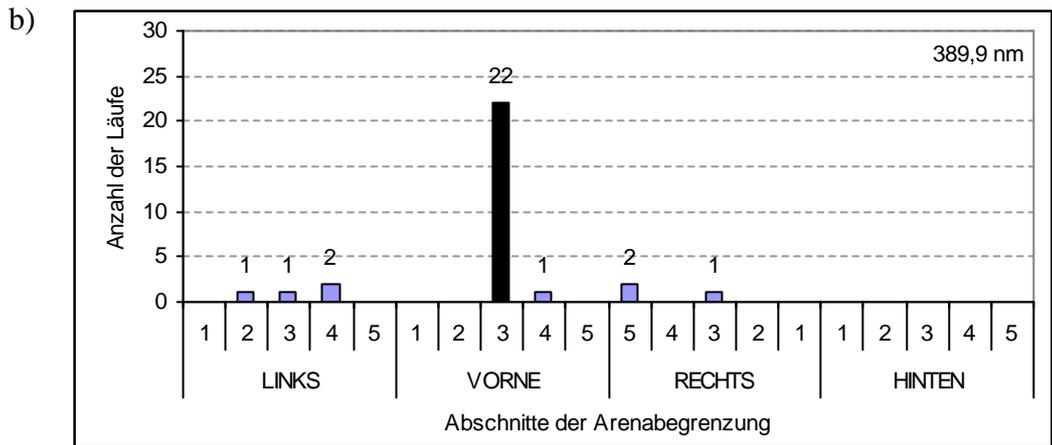
Die Ergebnisse der Laufversuche werden für jeden Filter in einem Balkendiagramm graphisch dargestellt. Die Anzahl der Läufe auf den Abschnitt V3, der dem Streifen entspricht, werden zum besseren Verständnis mit einem schwarzen Balken dargestellt (siehe Abb. 20 a bis s).

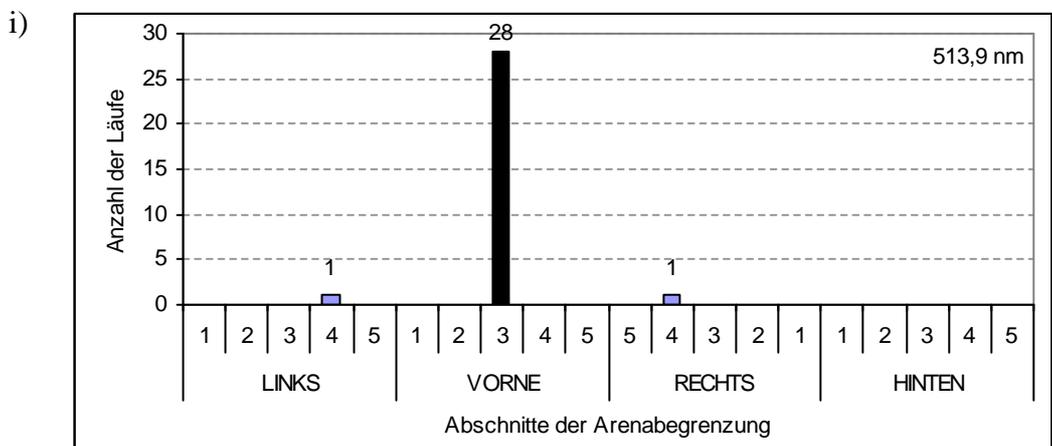
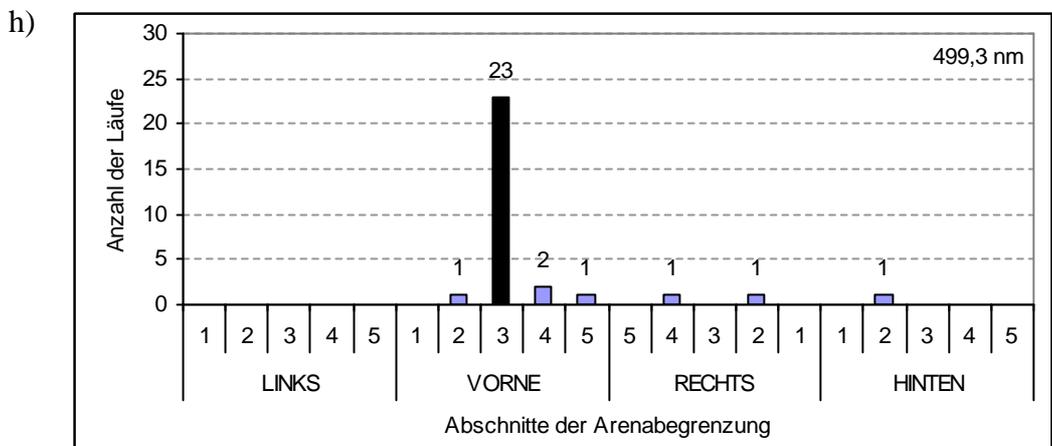
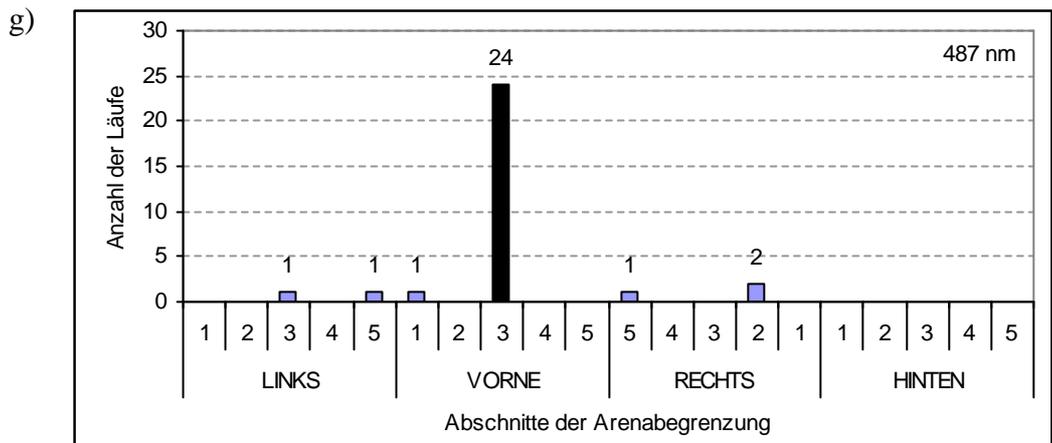
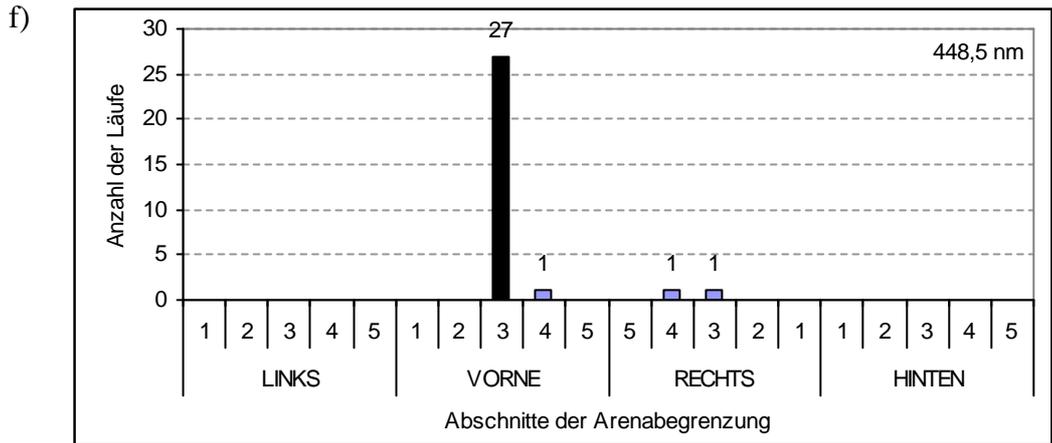
Der Versuch mit dem Filter 513,9 zeigt das beste Ergebnis mit 28 positiven Läufen (siehe Abb. 20 i). Die wenigsten Läufe auf dem schwarzen Streifen gab es beim Filter 695 nm, wo nur vier Spinnen einen positiven Lauf zeigten (siehe Abb. 20 s). Bei den Filtern die zwischen den Wellenlängen 365,0 und 670,1 nm liegen, zeigte der mittlere Vektor in den Bereich des schwarzen Streifens (zwischen 352° und 8°) (siehe Anhang B, Abb. a bis r). Nur bei dem Filter der Wellenlänge 695 nm zeigt der mittlere Vektor nicht in den Abschnitt V3, sondern nach V5 (siehe Anhang B, Abb. s).

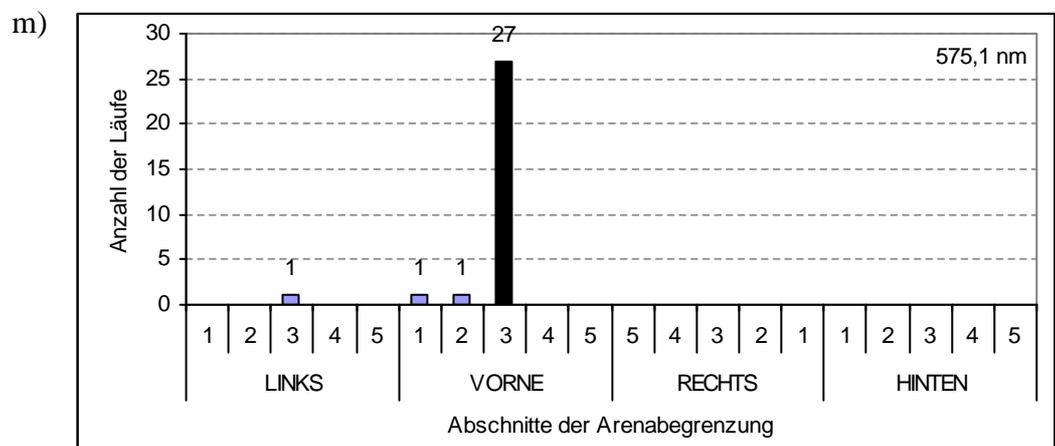
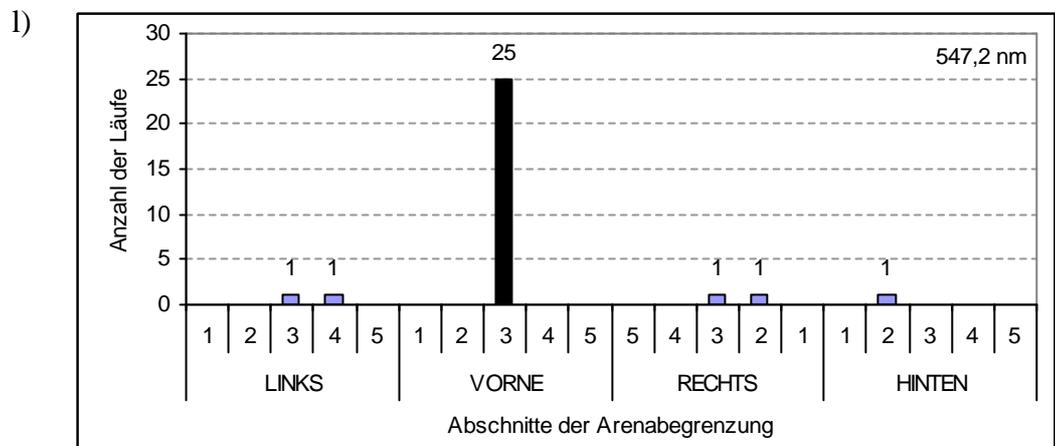
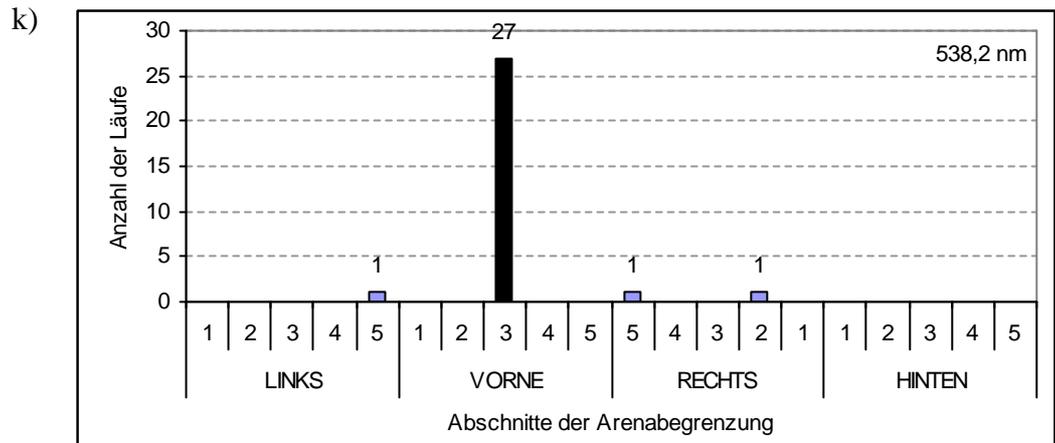
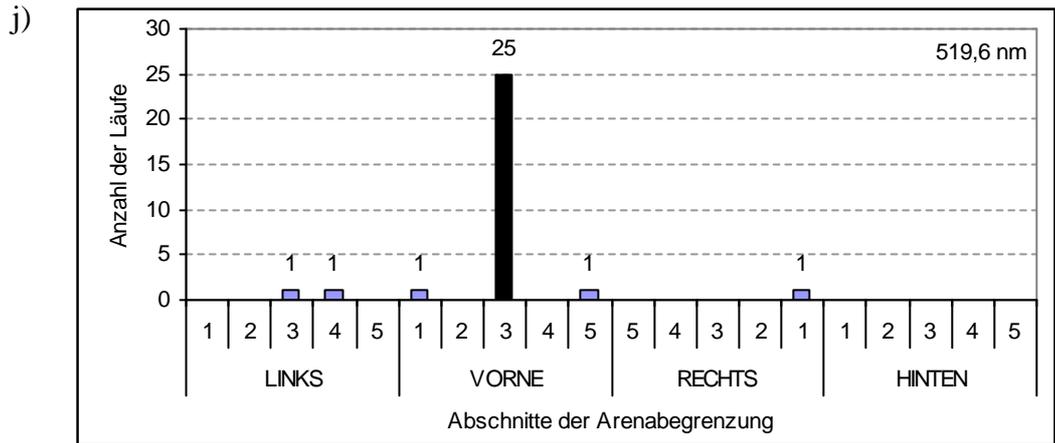
3.2.1. Verteilung der Läufe

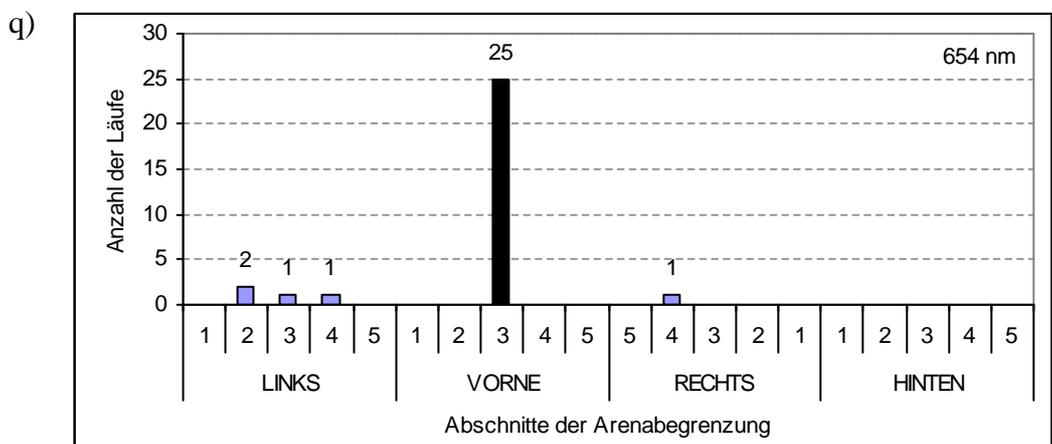
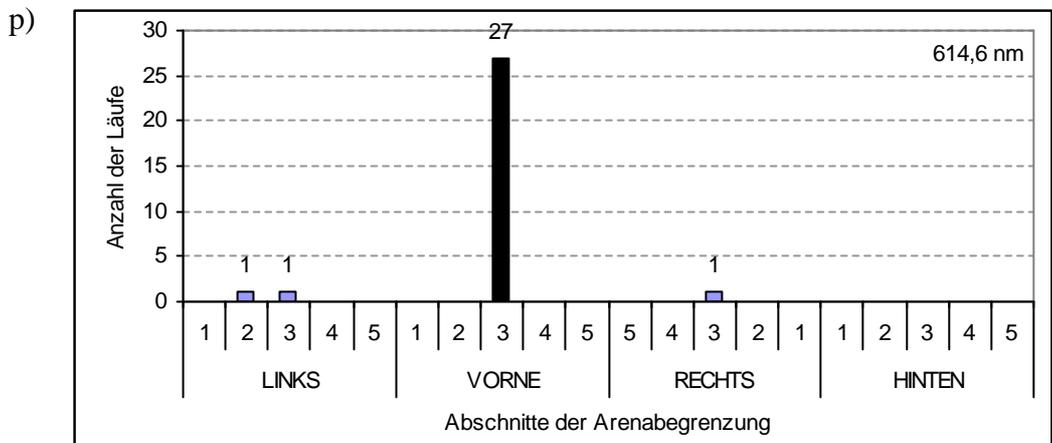
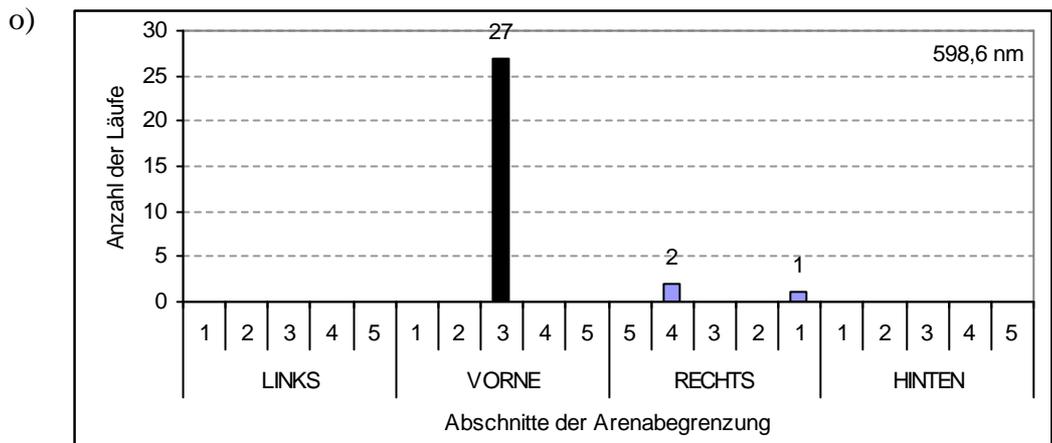
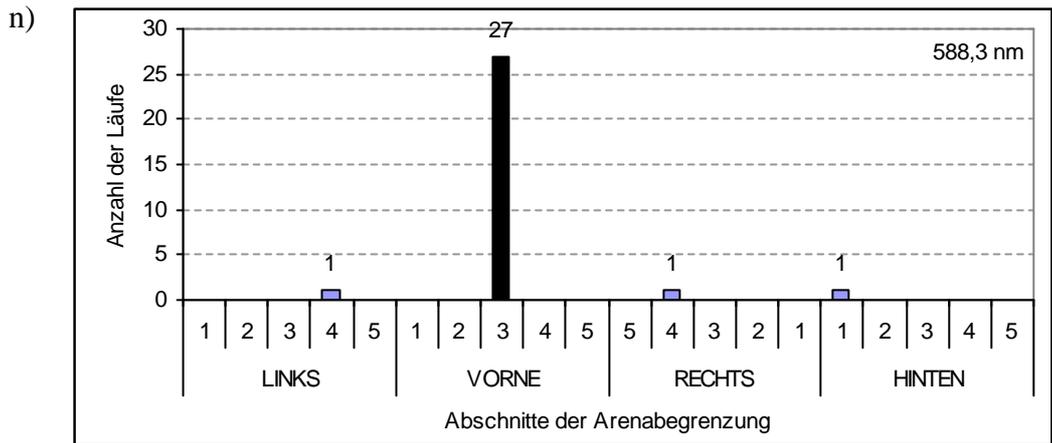
In den folgenden Abbildungen 20 a) bis s) sind die Ergebnisse für alle 19 Filter dargestellt.











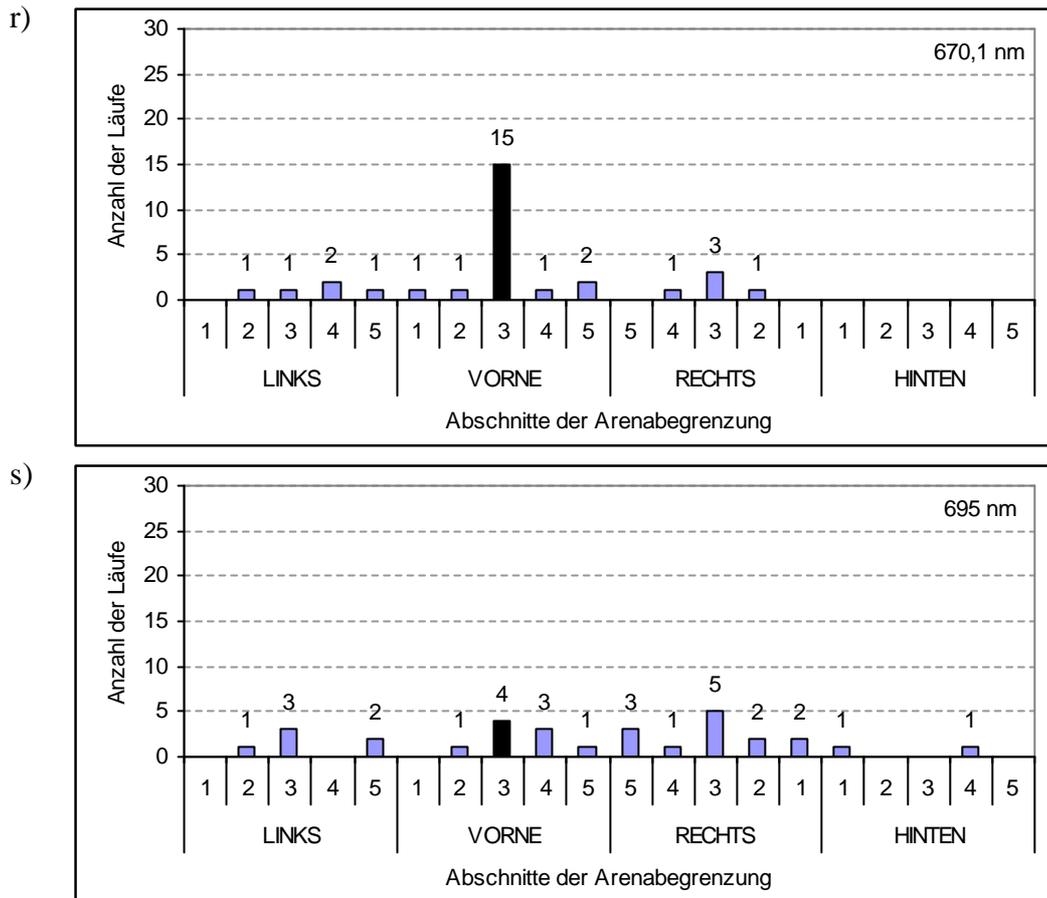


Abb. 20: a) bis s) Verteilung der Läufe bei 19 verschiedenen Filtern von 365 bis 695 nm. N=15, n=30 (15 Spinnen, je 2 Läufe). Der schwarze Balken zeigt die Anzahl der Läufe auf den schwarzen Streifen.

Im Vergleich aller positiven Läufe zeigt sich, dass zwischen 389,9 und 654 nm durchschnittlich 84% der Läufe positiv waren (siehe Abb. 21). Bei Filter 670,1 nm fällt das Ergebnis mit 50% auch noch in den signifikanten Bereich.

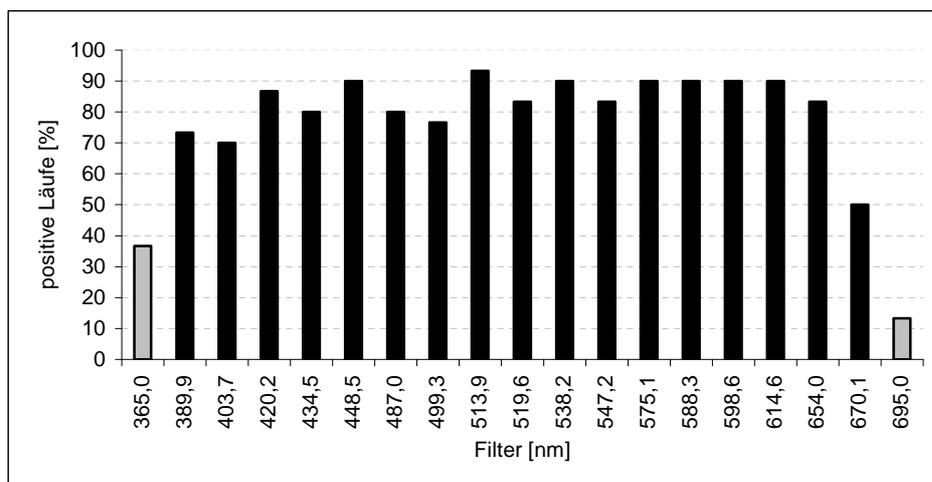


Abb. 21: Vergleich aller positiven Läufe des ersten Versuchs. Der mittlere Vektor für die schwarzen Balken liegt innerhalb des Abschnitts V3.

Die statistische Auswertung erfolgte mittels Rayleightest nach Batschelet (1981). Aus der Verteilung der Läufe wurde der mittlere Vektor a und dessen Länge r berechnet, sowie die Winkelabweichung s .

Tab. 2: Statistische Auswertung mittels Rayleightest. r ...Vektorlänge, a ...mittlerer Vektor, s ...Winkelabweichung, p ...Irrtumswahrscheinlichkeit. Die fett gedruckten Zahlen sind die mittleren Vektoren die innerhalb von 351° bis 9° liegen, d.h. im Bereich des schwarzen Streifens.

Filter (nm)	r	a	s	Rayleigh-Test
365	0,580	353,6°	52,2°	$p=0,000$
398,9	0,815	357,8°	34,8°	$p=0,000$
403,2	0,827	2,3°	33,7°	$p=0,000$
420,2	0,847	359,0°	31,7°	$p=0,000$
434,4	0,788	357,0°	37,3°	$p=0,000$
448,5	0,945	4,6°	19,0°	$p=0,000$
487	0,846	0,7°	31,8°	$p=0,000$
499,3	0,861	5,5°	30,2	$p=0,000$
513,9	0,954	0,0°	17,4°	$p=0,000$
519,6	0,879	357,5°	28,2°	$p=0,000$
538,2	0,929	2,0°	21,5°	$p=0,000$
547,2	0,802	359,3°	36,1°	$p=0,000$
575,1	0,961	356,2°	16,1°	$p=0,000$
588,3	0,894	358,7°	26,4°	$p=0,000$
598,6	0,906	5,7°	24,9°	$p=0,000$
614,6	0,890	358,0°	26,8°	$p=0,000$
654	0,839	353,4°	32,5°	$p=0,000$
670,1	0,675	2,3°	46,2°	$p=0,000$
695	0,360	42,2°	64,8°	$p=0,000$

3.2.2. Darstellung der Laufstrecken

Zur Veranschaulichung der Verteilung der Spinnenläufe sind hier zwei Extremfälle dargestellt. Zum einen der Versuch mit den meisten positiven Läufen bei 513,9 nm (siehe Abb. 22) und zum anderen der Versuch mit den wenigsten positiven Läufen bei 695 nm (siehe Abb. 23).

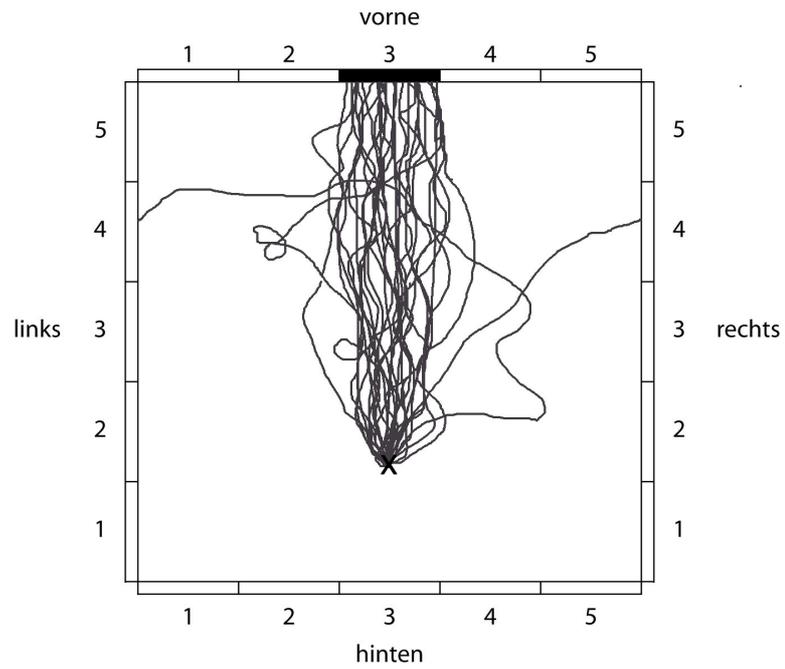


Abb. 22: Aufzeichnung der 30 Laufstrecken jeder Spinne bei 513,9 nm (N=15, n=30).

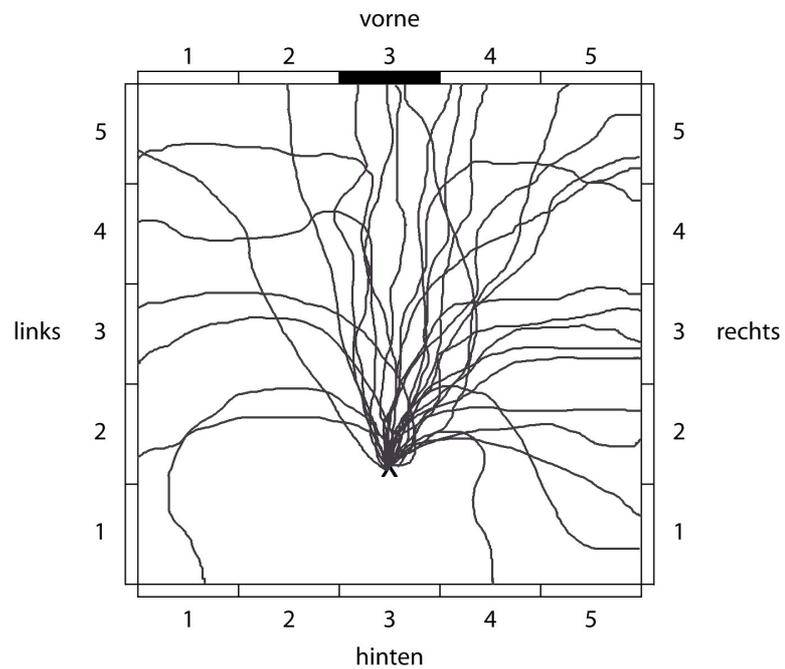


Abb. 23: Aufzeichnung der 30 Laufstrecken jeder Spinne bei 695 nm (N=15, n=30).

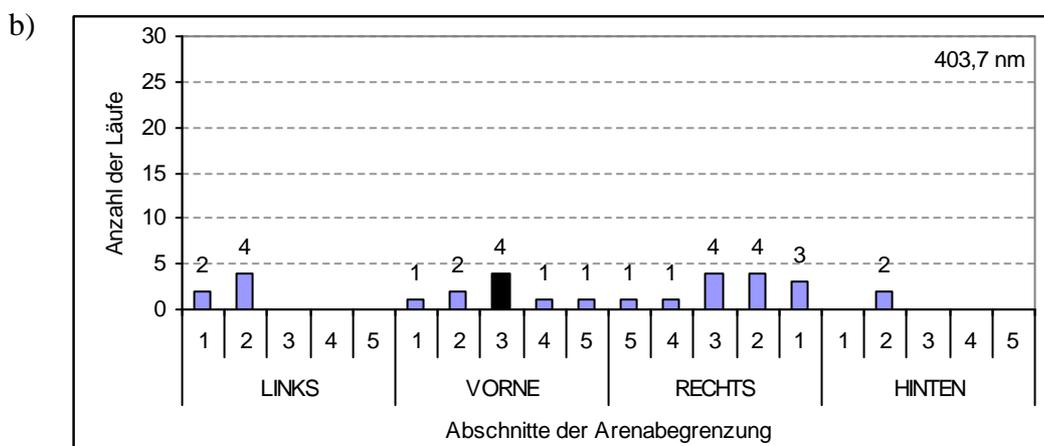
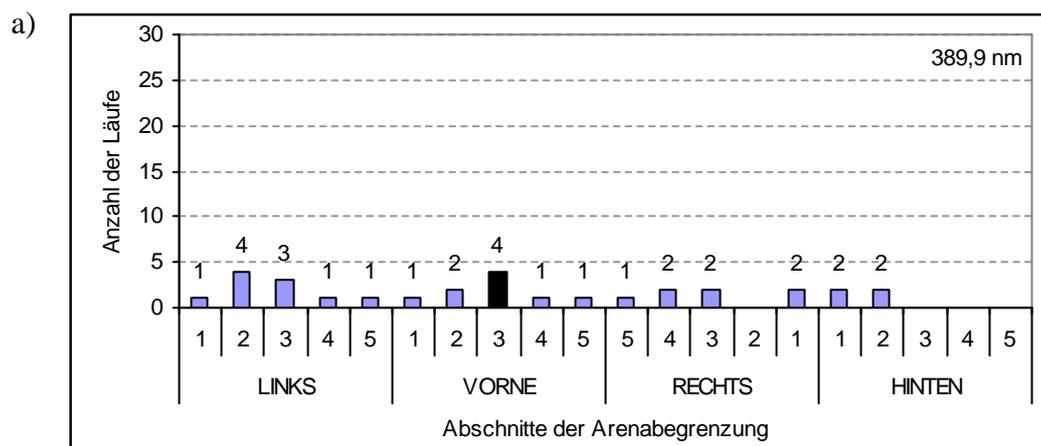
3.3. Versuche mit monochromatischen Farbfiltern bei verminderter Lichtstärke

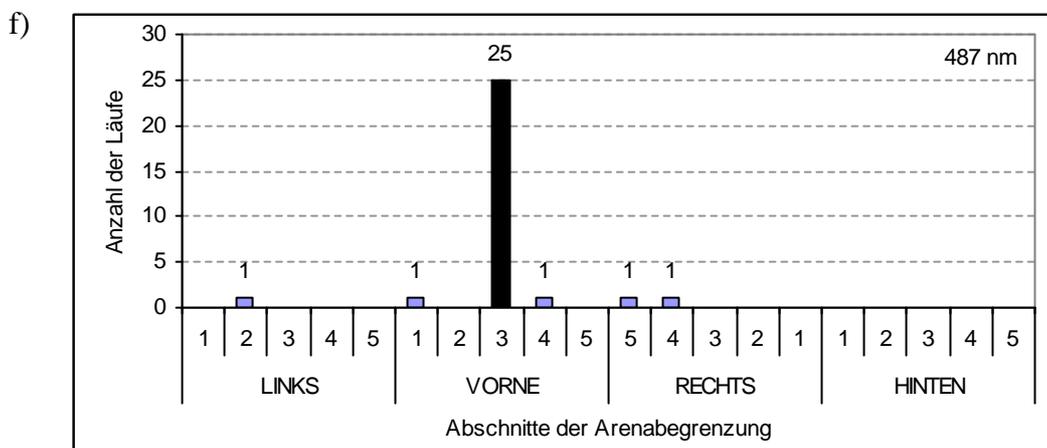
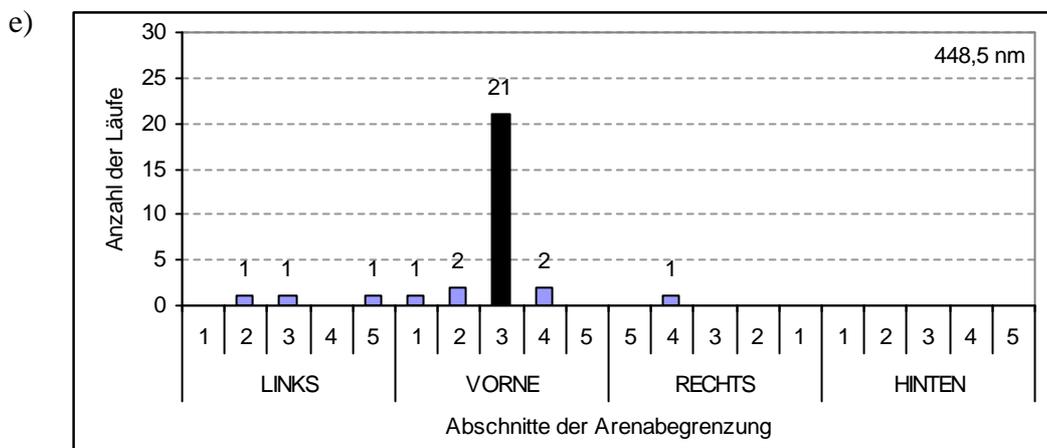
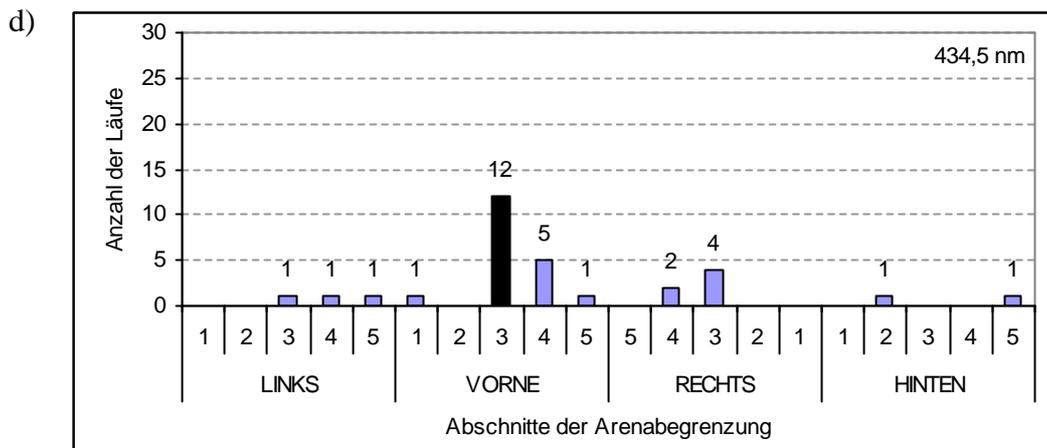
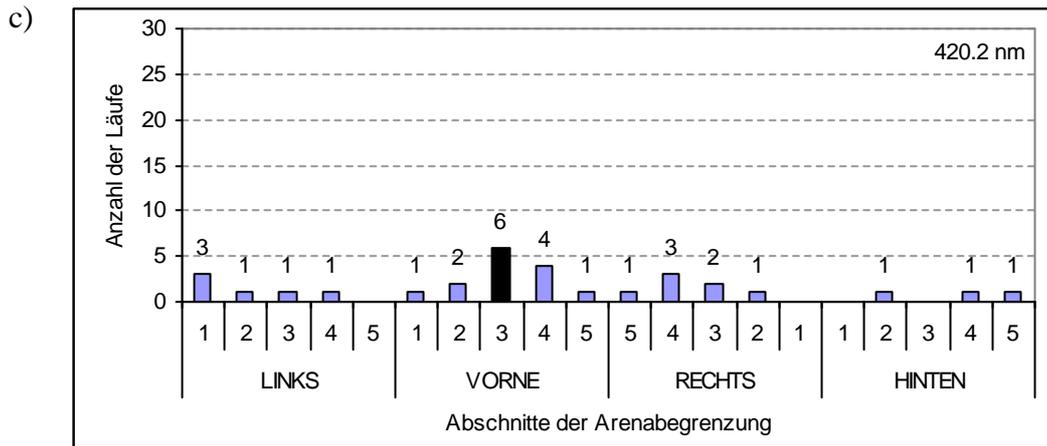
Die Versuchsarena wurde mit jeweils einem monochromatischen Filter in Kombination mit dem Neutralfilter NG-9 ausgeleuchtet.

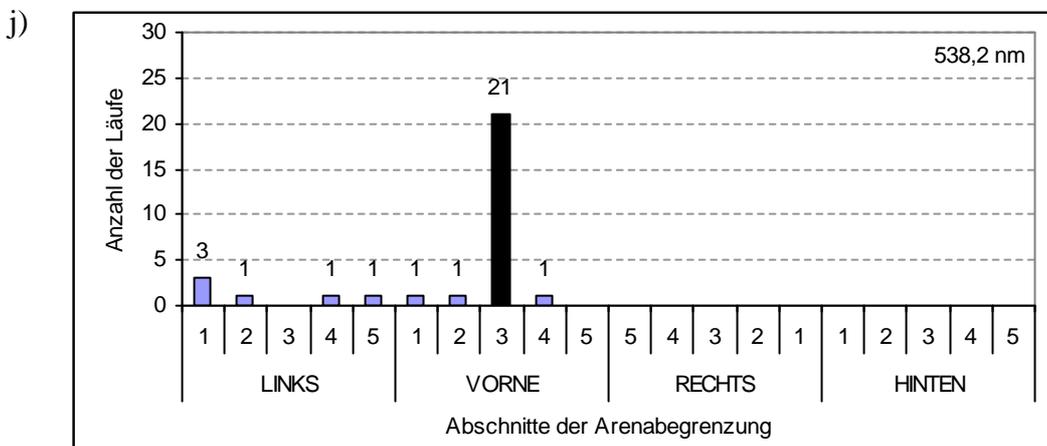
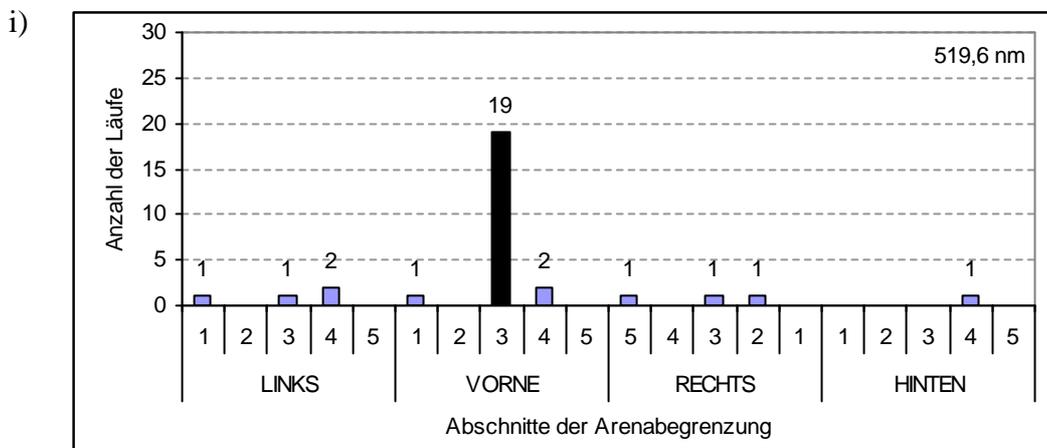
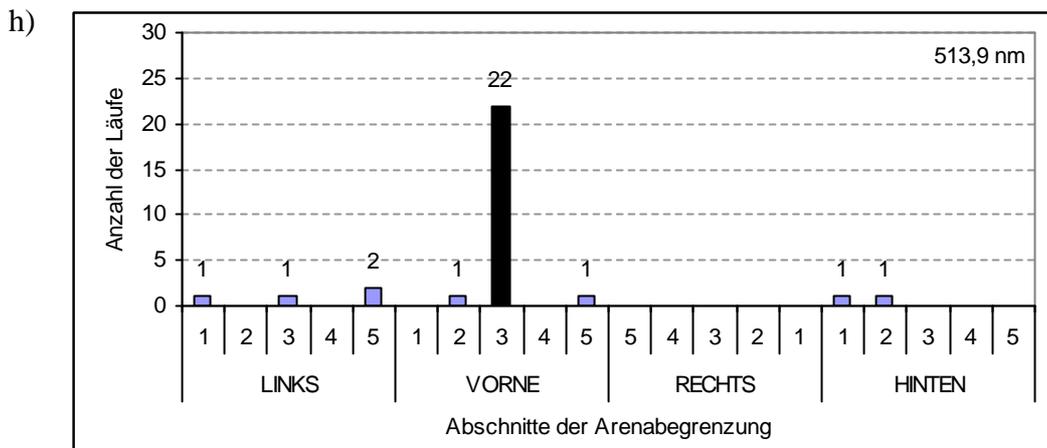
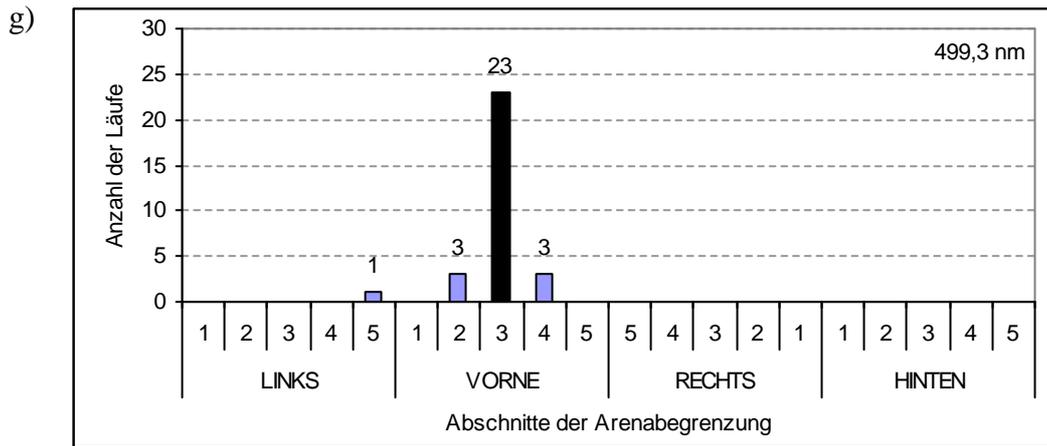
Bei dem Versuch mit herabgesetzter Helligkeit gab es die meisten positiven Läufe bei 487,0 nm (siehe Abb. 24 f). Bei den Filtern 654,0 und 670,2 nm liefen nur zwei Spinnen den schwarzen Streifen an (siehe Abb. 24 p und q). Bei den Filtern 448,5, 487,0, 499,3, 519,6, 547,2 575,1, 588,3 und 598,6 nm zeigt der mittlere Vektor zum Abschnitt V3 (siehe Anhang C).

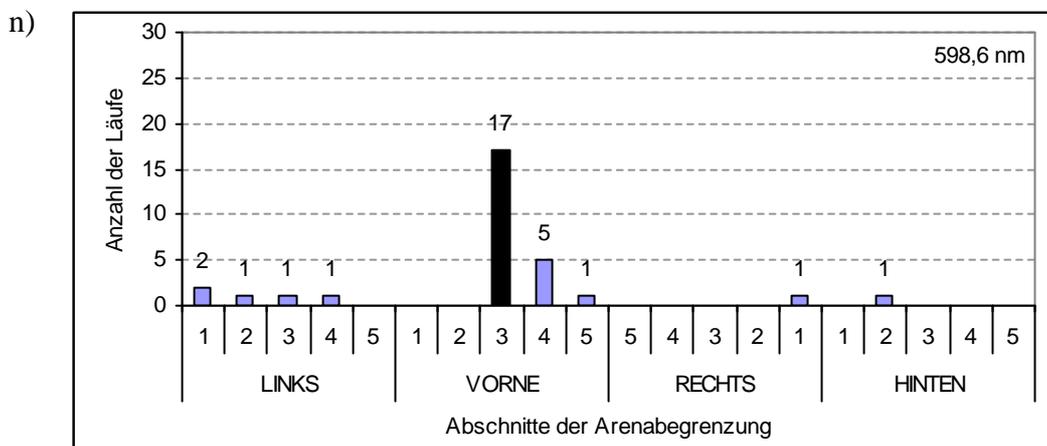
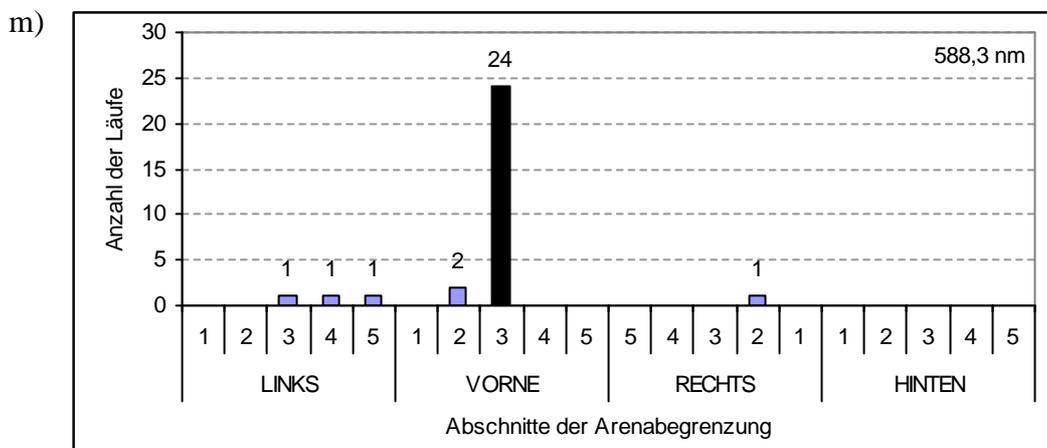
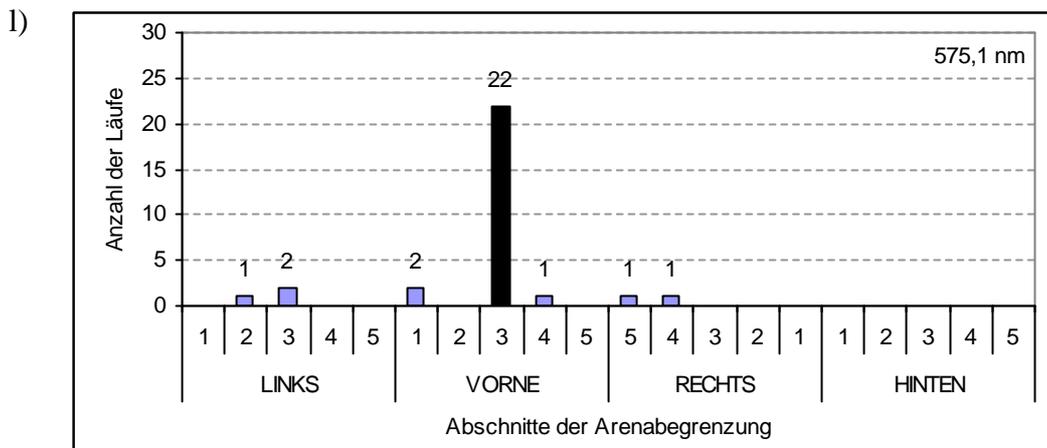
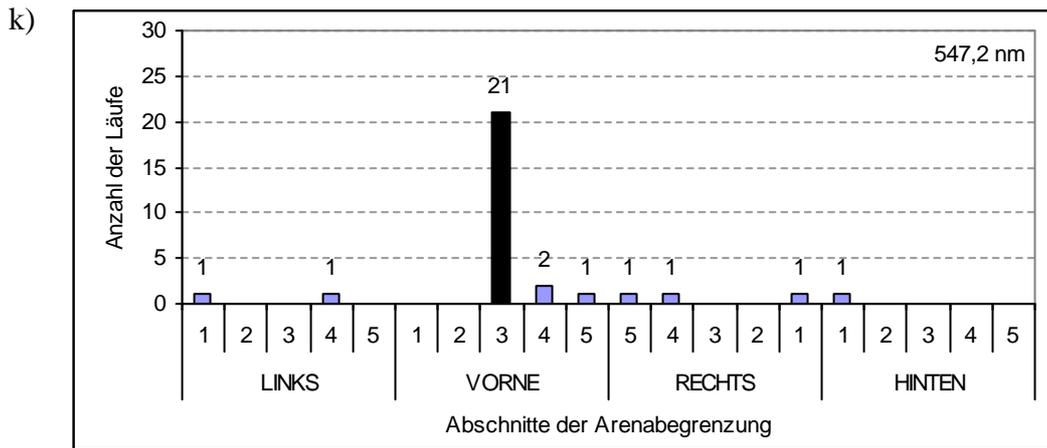
3.3.1. Verteilung der Läufe

In den folgenden Abbildungen 24 a) bis q) sind die Ergebnisse für alle 17 Filter dargestellt.









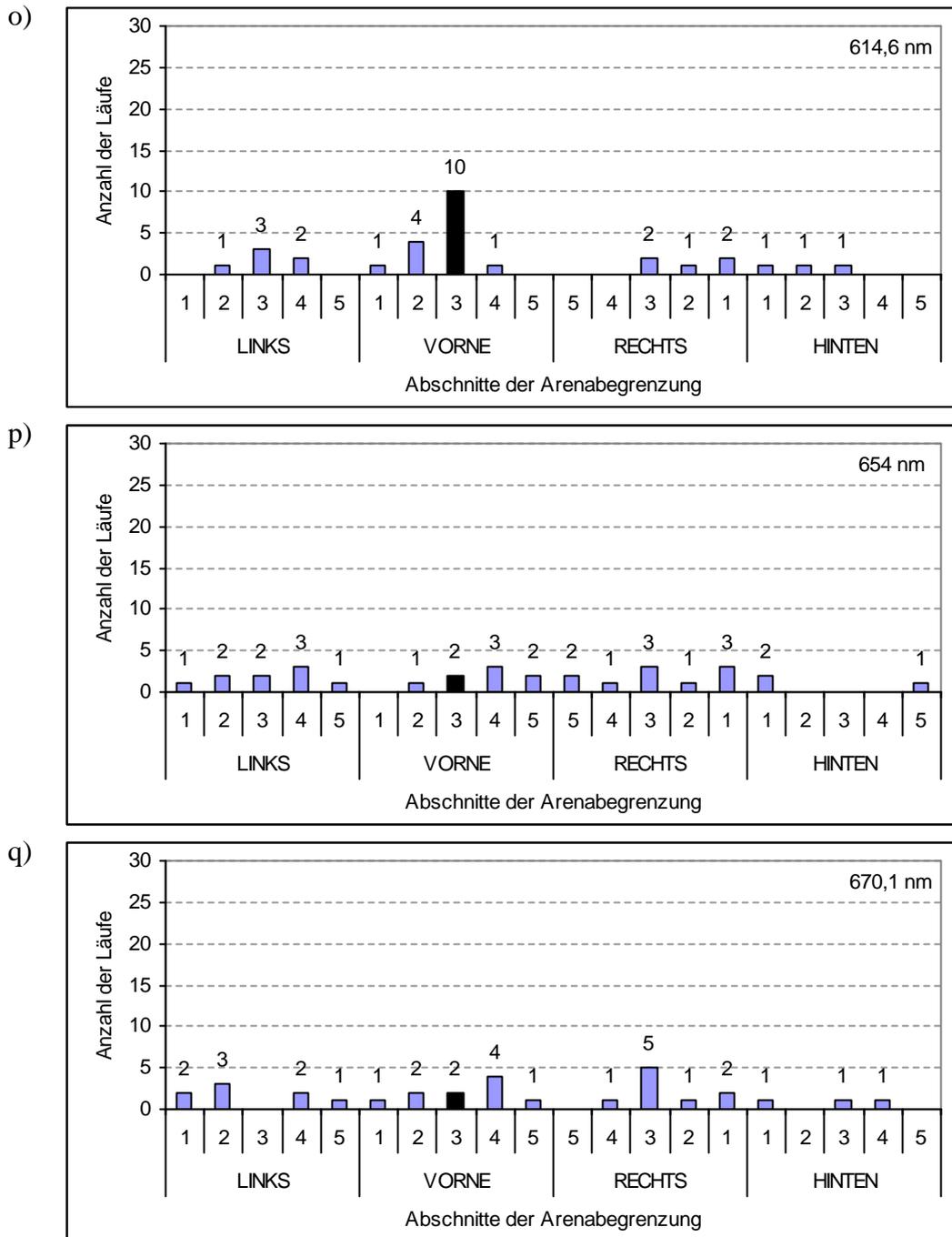


Abb. 24: a) bis q) Verteilung der Läufe bei 17 verschiedenen Filtern von 389,9 bis 670,1 nm. N=15, n=30 (15 Spinnen, je 2 Läufe). Der schwarze Balken zeigt die Anzahl der Läufe auf den schwarzen Streifen.

Im Vergleich aller positiven Läufe des zweiten Versuchs zeigt sich, dass der Bereich der spektralen Empfindlichkeit deutlich kleiner ist, als im Versuch ohne Neutralfilter. Hier liegen die signifikanten Ergebnisse zwischen den Filter 448,5 nm und 598,6 nm.

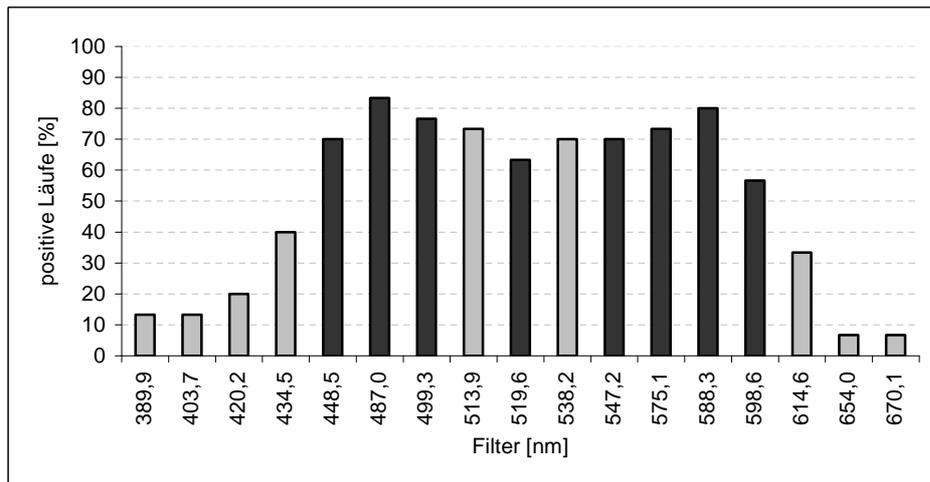


Abb. 25: Vergleich aller positiven Läufe des zweiten Versuchs. Der mittlere Vektor für die schwarzen Balken liegt innerhalb des Abschnitts V3.

3.3.2. Statistik

Die statistische Auswertung erfolgte mittels Raylightest nach Batschelet (1981). Aus der Verteilung der Läufe wurde der mittlere Vektor a und dessen Länge r berechnet, sowie die Winkelabweichung s .

Tab. 3: Statistische Auswertung der Laufversuche mittels Raylightest. r ...Vektorlänge, a ...mittlerer Vektor, s ...Winkelabweichung, p ...Irrtumswahrscheinlichkeit. Die fett gedruckten Zahlen sind die mittleren Vektoren die innerhalb von 351° bis 9° liegen, d.h. im Bereich des schwarzen Streifens.

Filter (nm)	a	r	s	Rayleigh-Test
389,9	308,2°	0,218	71,6°	$p=0,241$
403,2	70,0°	0,200	72,5°	$p=0,303$
420,2	13,9°	0,345	65,6°	$p=0,027$
434,4	15,3°	0,627	49,5°	$p=0,000$
448,5	354,8°	0,877	28,4°	$p=0,000$
487	1,1°	0,912	24,1°	$p=0,000$
499,3	358,4°	0,977	12,3°	$p=0,000$
513,9	349,8°	0,765	39,3°	$p=0,000$
519,6	358,3°	0,703	44,2°	$p=0,000$
538,2	345,7°	0,775	38,4°	$p=0,000$
547,2	3,6°	0,766	39,2	$p=0,000$
575,1	355,3°	0,841	32,3°	$p=0,000$
588,3	354,8°	0,887	27,3°	$p=0,000$
598,6	354,6°	0,665	46,9°	$p=0,000$
614,6	342,4°	0,407	62,4°	$p=0,006$
654	20,7°	0,168	73,9°	$p=0,432$
670,1	20,5°	0,160	74,3°	$p=0,468$

3.3.3. Darstellung der Laufstrecken

Zur Veranschaulichung der Verteilung der Spinnenläufe sind hier zwei Extremfälle dargestellt. Zum einen der Versuch mit den meisten positiven Läufen bei 448,5 nm (siehe Abb. 26) und zum anderen der Versuch mit den wenigsten positiven Läufen bei 654 nm (siehe Abb. 27).

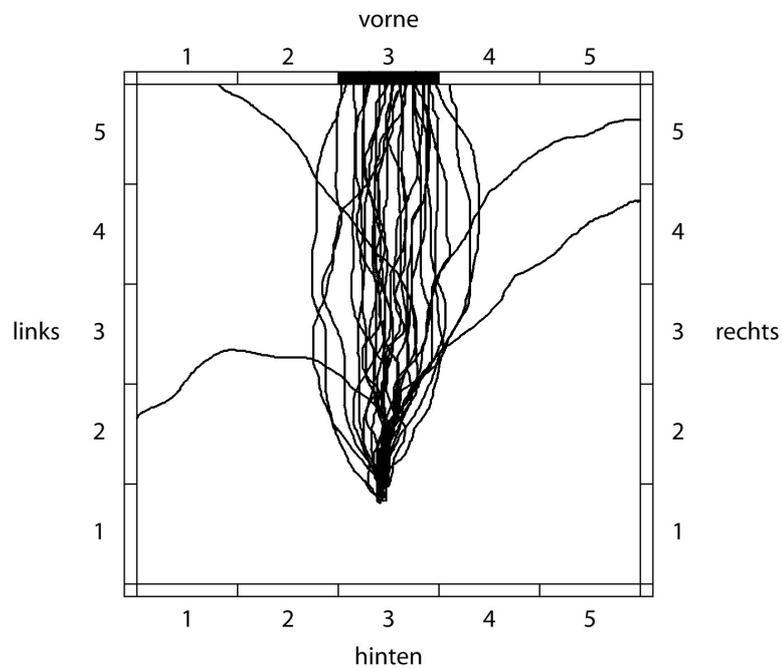


Abb. 26: Aufzeichnung der 30 Laufstrecken jeder Spinne bei 448,5 nm ($N=15$, $n=30$).

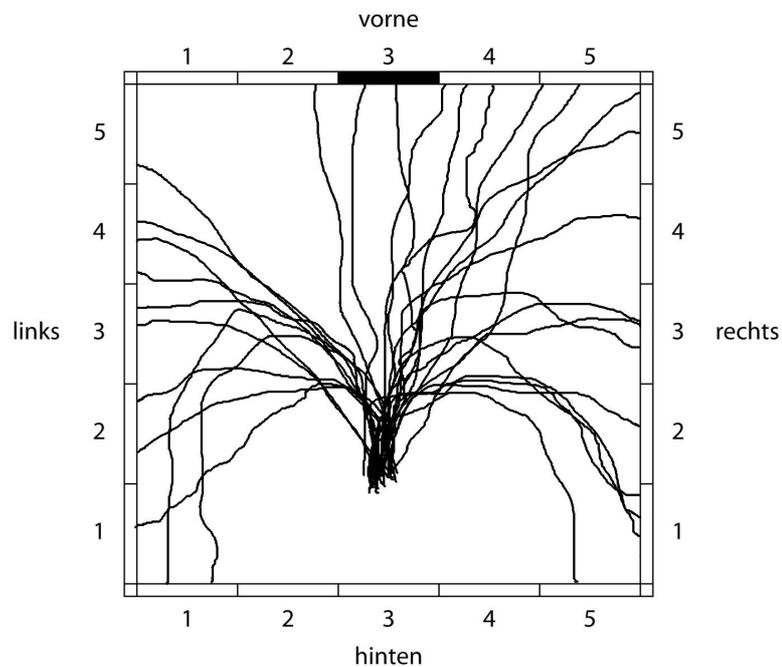


Abb. 27: Aufzeichnung der 30 Laufstrecken jeder Spinne bei 654 nm ($N=15$, $n=30$).

4. Diskussion

Die vorliegenden Daten des Verhaltensexperiments zeigen eine spektrale Empfindlichkeit von 365 nm bis 670 nm, mit einer besonders guten Wahrnehmung zwischen 448 nm und 600 nm. Dieses Ergebnis deckt sich nicht vollständig mit denen aus den Intrazellulären- bzw. ERG-Messungen. In der folgenden Diskussion sollen die möglichen Ursachen für diese Unterschiede näher erläutert werden.

Laufverhalten

Ein immer wieder auftretendes Problem bei Verhaltensversuchen ist die mehr oder weniger vorhandene Bereitschaft der Tiere zur Mitarbeit. Da für unsere Spinnen auch keine Lernfähigkeit nachgewiesen ist, musste der Versuch so aufgebaut werden, dass er sich das natürliche Verhalten der Spinnen, in unseren Fall der Lauf zu einem schwarzen Streifen, zunutze macht. Jedoch zeigte nicht jedes Tier dieses Verhalten, ein Umstand, der vielleicht auf die Haltung in den Glasbehältern und der damit verbundenen eingeschränkten Bewegungsfreiheit zurückzuführen ist. Für diesen Versuch wurden nur männliche Tiere verwendet, da diese aktiver sind als Weibchen (Schmitt et al. 1990). Ein Versuch mit abwechselnd männlichen und weiblichen Tieren war deswegen nicht möglich, weil der Spinnfaden der Weibchen mit Pheromonen besetzt ist, deren Wirkung das Verhalten der Männchen beeinflussen würde (Tichy et al. 2001).

Ob ein Versuchstier sich tatsächlich am schwarzen Streifen orientierte und nicht zufällig darauf zulief, konnte man gut am Laufverhalten der Spinne beobachten: Um sich an einem stehenden Objekt zu orientieren dreht sich das Tier abwechselnd nach links und nach rechts, vermutlich um die Entfernung des Gegenstandes abzuschätzen.

Kontrollversuch

Beim Kontrollversuch zeigte sich, dass die nicht homogene Ausleuchtung der Arena keinen Einfluss auf das Laufverhalten der Spinnen hatte. Dass die hintere Wand (wie auch bei den nachfolgenden Versuchen) nicht so häufig angelaufen wurde, lag an den Laufbewegungen der Spinnen, wenn sie sich nicht am schwarzen Streifen orientierten. Viele Spinnen vollzogen dann nach rechts oder links gerichtete Kreisbewegungen und beendeten den Lauf dann meist an der rechten bzw. linken Seite der Arena. Da die Kurve aber meist größer war als die Fläche

der Arena, liefen diese Spinnen dann eher die linke oder rechte Seite der Arena an. Dass sie einen so engen Kreis liefen, dass sie die hinteren Wand berührten, kam selten vor.

Versuche mit monochromatischen Farbfiltern

Im ersten Versuch wurden sehr gute Ergebnisse zwischen den Filtern 389,9 und 670 nm erzielt. Hier zeigten die Spinnen eine sehr gute Wahrnehmung. Beim Filter 365 nm gibt es nur elf positive Läufe. Obwohl der mittlere Vektor nach V3 zeigt, und das Ergebnis laut Kreisstatistik signifikant ist, kann man aufgrund der kleinen Vektorlänge $r=0,58$ und der relativ großen Winkelabweichung $s=52,2^\circ$ sagen, dass die Spinnen in diesem Wellenlängenbereich eine reduzierte Empfindlichkeit besitzen.

Im zweiten Test mit verminderter Helligkeit konnten nur zwischen 448,5 nm und 598,6 nm gute Ergebnisse erzielt werden. Daraus lässt sich schließen, dass die Spinnen im blauen, grünen und orangen Bereich besonders gut sehen können. Dieses Ergebnis entspricht den Erwartungen, da das von den Pflanzen und vom Boden reflektierte Licht in diesem Wellenlängenbereich dominiert (Menzel 1979). Blaurezeptoren sind im Allgemeinen für das Sehen bei schlechten Lichtverhältnissen von Vorteil. Barth (2001) konnte einen zehnfachen Anstieg der Empfindlichkeit der Blaurezeptoren in den PM-Augen während der Nacht feststellen.

Dass der mittlere Vektor bei den Filtern 513,9 nm und 538,2 nm nicht in den Sektor V3, also zum schwarzen Streifen zeigt, sondern zum links danebenliegenden Sektor V2, liegt daran, dass die restlichen Fehlläufe bei diesen Versuchen vermehrt zur linken Wand gingen (siehe Anhang B, Abb. i und k). Dadurch kam es zu einer Clusterung von Daten in diesem Bereich und der Vektor ist ein wenig nach links verschoben. Trotzdem ist ein gutes Wahrnehmungsvermögen in diesem Wellenlängenbereichen vorhanden.

Was man bei diesem Versuch noch beobachten konnte war, dass die Spinnen zwar oft einen zum Streifen gerichteten Lauf zeigten, dann aber doch knapp neben dem schwarzen Streifen die Wand berührten. Das ist vor allem bei den Filtern 420,2 nm, 434,5 nm und 614,6 nm der Fall. Hier sind vermehrt Läufe auf V2 und V4, die Abschnitte neben dem schwarzen Streifen verzeichnet. Diese Filter zeigen bei herabgesetzter Lichtstärke eher den Rand der spektralen Empfindlichkeit. Möglicherweise konnten die Spinnen hier den Streifen nicht so gut wahrnehmen und liefen deswegen öfter auf den Rand zu als in die Mitte des Streifens.

Vergleich der Ergebnisse der ERG-Messungen, intrazellulären Messungen und dem Verhaltensversuch

Vergleicht man die Ergebnisse der ERG-Messungen, der intrazellulären Messungen und dem Verhaltensversuch kann man deutliche Unterschiede erkennen (siehe Abb. 28).

Weder die aus den intrazellulären Ableitungen, noch aus dem Verhaltensversuch gewonnenen Ergebnisse decken den gesamten spektralen Bereich der ERG-Messungen ab. Während die spektrale Empfindlichkeit der intrazellulären Ableitungen aufgrund der gefundenen UV-Rezeptoren bis in den kurzwelligen Bereich reicht, ist sie beim Verhaltensversuch eher in den längerwelligen Bereich verschoben. Dass die Spinnen offenbar auch bis in den Rotbereich sehen können, dürfte wohl an der breiten Empfindlichkeit der Grün- und Blaurezeptoren liegen. Ein Rotrezeptor konnte bei den intrazellulären Ableitungen jedenfalls nicht nachgewiesen werden. Dass bei den intrazellulären Ableitungen die spektrale Empfindlichkeit bereits bei 620 nm endet, könnte daran liegen, dass die Tiere möglicherweise nicht genügend dunkeladaptiert waren. Außerdem könnte aufgrund der großen Streuung der Meßwerte (Walla et al. 1996) das berechnete Nomogramm in den niederwelligen Bereich verschoben worden sein.

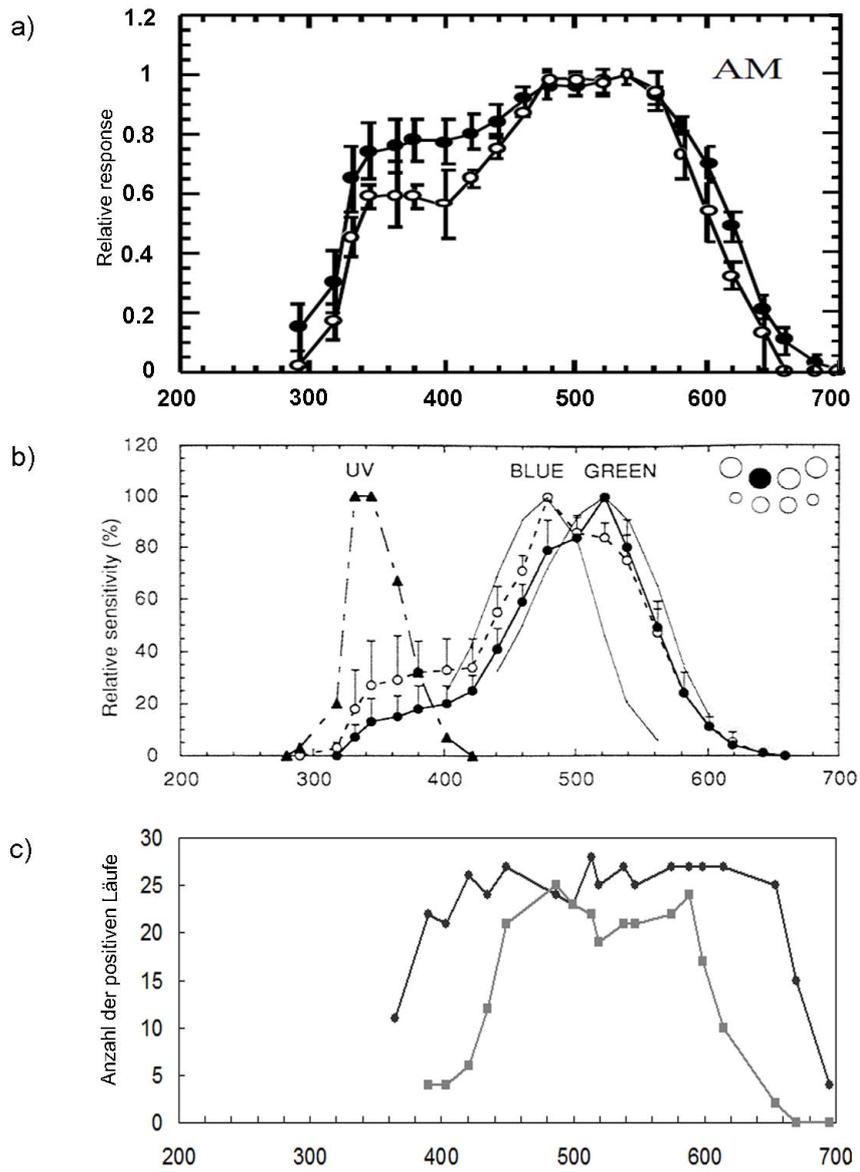


Abb. 28: Vergleich der Ergebnisse aus den ERG-Messungen (a), den intrazellulären Ableitungen (b) und dem Verhaltensversuch (c). **a)** Empfindlichkeitskurve der AM-Augen. ●... nachadaptiert (N=4, n=12); ○... tagadaptiert (N=1, n=3) **b)** Mittlere spektrale Empfindlichkeit, erstellt aus Messungen einer UV-Rezeptorzelle, 16 Blaurezeptorzellen und 15 Grünrezeptorzellen aus den PM-Augen. **c)** Die schwarze Linie zeigt die positiven Läufe des ersten Versuchs. Die graue Linie die positiven Läufe des zweiten Versuchs.

Mögliche Ursachen für das Fehlende Laufverhalten im UV-Bereich

Fragen wirft jedenfalls die fehlende Reaktion im kurzwelligen Bereich auf. Trotz des Nachweises eines UV-Rezeptors mit λ_{\max} 340 bzw. 335 nm, zeigten die Spinnen selbst bei voller Helligkeit erst ab 390 nm ein Laufverhalten. Dafür könnte es mehrere Erklärungen geben:

1) Die Spinnen besitzen in diesem Bereich keine Wahrnehmung.

Die Anzahl der gefundenen UV-Rezeptoren ist sehr gering. Bei insgesamt 154 intrazellulären Messungen, wobei nur 57 bei den daraus errechneten Empfindlichkeitskurven berücksichtigt wurden, konnten nur insgesamt drei UV-Rezeptoren gefunden werden. Dem gegenüber stehen immerhin 32 Grün- und 22 Blaurezeptoren (Walla et al. 1996). In den AM- Augen konnte kein einziger UV-Rezeptor gefunden werden, ein Umstand der an den schwierigeren Arbeitsbedingungen liegen kann. Die Hauptaugen sind das einzige Augenpaar von *Cupiennius salei*, das eine bewegliche Retina besitzt, wodurch intrazelluläre Ableitungen erschwert werden.

Falls die Hauptaugen tatsächlich über keinerlei UV-Rezeptoren verfügen, könnte dies auch eine Erklärung für die schlechten Ergebnisse in diesem Wellenlängenbereich liefern: Die AM-Augen sind, wie bereits in der Einleitung erwähnt, für das Sehen von stationären Objekten zuständig, worauf auch dieser Versuch basiert. Andererseits ist erwiesen, dass die Nebenaugen allein sehr wohl imstande sind einen Streifen zu sehen, nur die Diskriminierung zwischen zwei unterschiedlichen Streifen ist beeinträchtigt. Somit kommt diese Erklärung wohl nicht in Frage.

2.) Die UV-Rezeptoren befinden sich im unteren Bereich der Retina.

Eine andere Erklärung könnte sein, dass die UV-Rezeptoren möglicherweise hauptsächlich im unteren Bereich der Retina angebracht sind, und somit nach oben gerichtet sind. Damit wären sie für die Wahrnehmung von oben einfallendem Licht zuständig und die Streifen wären außerhalb des Sehbereichs dieser Rezeptoren. Eine derartige Anordnung der Rezeptoren könnte darüber hinaus eine Platzierung der Elektroden erschweren und eine Erklärung für die geringe Anzahl an gefundenen UV-Rezeptoren bei den intrazellulären Ableitungen liefern.

3.) Es ist Wahrnehmung vorhanden, aber es wird kein Laufverhalten gezeigt.

Ein anderer Fall könnte sein, dass *Cupiennius salei* sehr wohl im UV-Bereich sehen kann, aber dass die Empfindlichkeit der Rezeptoren nicht ausreichend ist, um den Streifen zu erkennen. Oder die UV-Rezeptoren sind für das Detektieren von stationären Objekten unwesentlich und besitzen eine andere Funktion.

Welche anderen Funktionen könnten die UV-Rezeptoren haben?

Natürlich stellt sich die Frage wofür *Cupiennius salei* denn überhaupt einen UV-Rezeptor benötigt. Von einigen Spinnenarten ist bekannt, dass sie eine UV-Zeichnung am Körper besitzen, die sie zur innerartlichen Kommunikation verwenden. Bei der männlichen Springspinne *C. umbratica* ist dies zum Beispiel der Fall (siehe Abb. 29) (Lim und Li 2006).



Abb. 29: Foto einer männlichen *C. umbratica* beim Paarungstanz (Lim und Li 2006).

In einem Verhaltensversuch wurden männliche *C. umbratica* bei voller Beleuchtung vor einen Spiegel gesetzt, wobei sie auch sofort rivalisierendes Verhalten zeigten. Entfernte man den UV-Anteil aus dem Licht, gingen die Spinnen zu Balzverhalten über, da sie ihr Spiegelbild ohne UV-Zeichnung anscheinend für artgleiche Weibchen hielten (Lim und Li 2006).

Bei *C. salei* besitzen allerdings weder die Männchen noch die Weibchen eine solche UV-Zeichnung am Körper (Barth et al. 1993). Eine vergleichbare Funktion der UV-Rezeptoren kann daher ausgeschlossen werden.

Auffällig ist, dass die Empfindlichkeitskurven von den Blau- und Grünrezeptorzellen einen zweiten, kleineren Peak im UV-Bereich aufweisen. Untersuchungen bei Wolfsspinnen ergaben, dass es sich dabei um eine elektrische Verschaltung von Zellen oder eine energieübertragende Zelle handeln könnte (DeVoe 1972).

Bei einer elektrischen Verschaltung der Zellen müssten auch die UV-Rezeptoren einen zweiten Peak im Grün- oder Blaubereich aufweisen. Bei den intrazellularen Ableitungen endet die Empfindlichkeitskurve der UV-Rezeptoren aber bei den PM-Augen bereits bei 420 nm und bei den AL-Augen bei 430 nm. Eine Ausnahme bildet hier die Ableitung bei den PL-Augen, hier steigt die Empfindlichkeit wieder leicht an und zeigt einen zweiten, allerdings sehr kleinen Peak bei 480 nm, also dem Empfindlichkeitsmaximum des Blaurezeptors. Dies könnte ein Indikator für eine elektrische Verschaltung sein. Somit könnte die von den UV-Rezeptoren gewonnene Energie auch dem Blaurezeptor zugute kommen.

Eine ähnliche Funktion hätten die UV-Rezeptoren wenn es sich dabei, wie schon von Barth (1993) vermutet, um energieübertragende Zellen handelt. Diese wurden vor allem bei Fliegen untersucht (Kirschfeld und Franceschini 1977, Kirschfeld et al. 1983). Hierbei absorbiert ein photostabiles Pigment im UV-Bereich und gibt die gewonnene Energie an das Sehpigment des Blaurezeptors ab.

Auch wenn die UV-Rezeptoren nur in einer geringen Anzahl vorkommen, könnten sie doch in der Unterscheidung von Graustufen ihren Nutzen finden. Je mehr Rezeptoren vorhanden sind, desto lichtempfindlicher die Augen. Farbsehen konnte bis zum jetzigen Zeitpunkt, zumindest bei bewegten Objekten, nicht nachgewiesen werden (Orlando 2005).

Was zuletzt bleibt ist, dass die UV-Rezeptoren übergebliebene Relikte sein könnten, die für die Spinne nicht mehr von Bedeutung sind. *Cupiennius salei* hat einen sehr guten Vibrationssinn, auf den sie sich bei der Balz und der Jagd verlässt. Ihren Sehsinn benötigt *C. salei* vermutlich nur zum Auffinden von Pflanzen, die ihr als Versteck und Paarungsort dienen. Für diese Aufgabe dürften aber die Grün- und Blaurezeptoren ausreichend sein.

5. Zusammenfassung

Die nachtaktive Jagdspinne *Cupiennius salei* besitzt vier Paar Augen, die nach ihrer Morphologie in Haupt- und Nebenaugen unterteilt werden. Die Hauptaugen werden bezüglich ihrer Lage auch AM-Augen (anterior-median) genannt. Die Nebenaugen werden in PM- (posterior-median), AL- (anterior-lateral) und PL-Augen (posterior lateral) unterteilt. Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit von *Cupiennius salei* ergeben eine physiologisch mögliche Wahrnehmung von 300-700 nm (Barth et al. 1993) und belegen die Existenz von drei Photorezeptoren mit einem Empfindlichkeitsmaximum bei 360 nm, 480 nm und 520 nm (Walla et al. 1996). Aus früheren Verhaltensversuchen ist bekannt, dass *Cupiennius salei* auf einen schwarzen Streifen zuläuft, wenn kein anderer visueller Stimulus geboten wird. In dem hier vorliegenden Verhaltensversuch wurde getestet, bei welchen Wellenlängen die Spinnen noch einen orientierten Lauf auf einen schwarzen Streifen zeigen. Dazu wurden die Versuchstiere in eine weiße Arena (210 x 210 cm) gesetzt und ihnen ein schwarzer Streifen (42 x 70 cm) als Anlaufziel geboten. Die Arena wurde unter der Benutzung von 19 Farbfiltern (Halbwertsbreite von 6-10 nm) mit monochromatischem Licht zwischen 365 und 695 nm ausgeleuchtet. In einem zweiten Versuch wurde die Helligkeit mittels eines Neutralfilters herabgesetzt. Die Ergebnisse zeigen, dass zwischen 390 und 670 nm die Spinnen in der Lage sind den schwarzen Streifen zu finden und darauf zulaufen. Im zweiten Versuch liegen die signifikanten Ergebnisse zwischen 449 und 599 nm. Diese Ergebnisse stimmen nicht vollständig mit denen aus den ERG-Messungen überein, wo eine spektrale Wahrnehmung von 300 bis 700 nm gemessen wurde, noch mit denen aus den intrazellulären Ableitungen, die wo die gemessenen Empfindlichkeitskurven von 320 bis 620 nm reichen. Die möglichen Ursachen dieser Diskrepanz werden in der Arbeit diskutiert.

6. Summary

The nocturnal hunting spider *Cupiennius salei* has four pairs of eyes. In respect of their morphology the eyes are subdivided into principal and secondary eyes. Due to their position the principal eyes are called AM-eyes (anterior-median) and the secondary eyes AL-eyes (anterior-lateral), PM-eyes (posterior-median) and PL-eyes (posterior-lateral). ERG-recordings show a possible spectral sensitivity from 300 to 700nm (Barth et al. 1993). Intracellular recordings demonstrate the existence of three different types of photoreceptors, with their absorbance maxima at 360nm, 480nm and 520nm (Walla et al. 1996). In the present study the spectral sensitivity of adult male *Cupiennius salei* was studied in a behavioural test. As known from earlier behavioural tests, the spider walks towards a black bar presented in front of a white background (Schmid 1996). In this study a black bar (size 42 x 70cm) was presented in a white arena (size 210 x 210cm) which was illuminated with monochromatic light in the range of 365 to 695nm using 19 monochromatic filters (half-width in the range of 6 – 10nm). In a second trial the brightness was reduced using a neutral density filter. At high intensities the spiders showed a spectral sensitivity in the range from 390nm to 670nm. In the second trial the animals only showed directed walks if the illumination was in the range of 449 to 599nm. In previous intracellular recordings (Walla et al. 1996), the measured spectral sensitivity was between 320 and 620nm. Interestingly, these results do not match with the behavioural test spectral sensitivity of the photoreceptors, where the sensitivity is shifted to longer wavelengths. The mismatch between the behavioural test, the intracellular- and the ERG-recordings are discussed in detail.

7. Literaturverzeichnis

- BARTH F.G. (2001) Sinne und Verhalten: aus dem Leben einer Spinne. Springer, Berlin Heidelberg New York
- BARTH F.G. und SEYFARTH E.A. (1979) *Cupiennius salei* Keys. (araneae) in the highlands of central Guatemala. J. Arachnol. **7**: 255-263
- BARTH F.G., NAKAGAWA T. und EGUCHI E (1993) Vision in the ctenid spider *Cupiennius salei*: Spectral range and absolute sensitivity. J. Exp. Biol. **181**: 63-79
- BATSCHELET E. (1981) Circular statistics in biology. Academic Press (London)
- DARTNALL H.J.A (1953) The interpretation of spectral sensitivity curves. Brit. Med. Bull. **9**: 24-30
- DEVOE R.D. (1972) Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelenghts of light. J. Gen. Phyiol. **59**: 247-269
- DUELLI P. (1978) Movement detection in the posterolateral eyes of jumping spiders (*Evarcha arcuata*, Salticidae) J. Comp. Phyiol. A **124**: 15-26
- FOELIX R.F. (1992) Biologie der Spinnen. Georg Thieme, Stuttgart, New York
- FORSTER L. (1985) Target discrimination in jumping spiders (Araneae: salticidae). In: Barth F.G. (ed) Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 249-272
- GRUSCH M., BARTH F.G. und EGUCHI E. (1997) Fine structural correlates of sensitivity in the eyes of the ctenid spider, *Cupiennius salei* Keys. Tissue Cell. **29** (4): 421-430
- HOMANN H. (1971) Die Augen der Araneae. Anatomie, Ontogenie und Bedeutung für die Systematik (*Chelicerata*, *Arachnida*). Z. Morph. Tiere. **69**: 201-272

-
- KAPS F. (1998) Anatomische und physiologische Untersuchungen zur Funktion der Retinabewegungen bei *Cupiennius salei* (Araneae, Ctenidae). Dissertation, Universität Wien
- KAPS F. und SCHMID A. (1996) Mechanism and possible behavioural relevance of retinal movements in the ctenid spider *Cupiennius salei*. *J. Exp. Biol.* **199**: 2451-2458
- KIRSCHFELD K., FEILER R., HARDIE R., VOGT K. und FRANCESCHINI N. (1983) The sensitizing pigment in fly photoreceptors. Properties and candidates. *Biophys Struct Mech.* **10**: 81-92
- KIRSCHFELD K. und FRANCESCHINI N. (1997) Evidence for a sensitising pigment in fly photoreceptors. *Nature* **269**: 386-390
- LAND M.F. (1972) Mechanisms of orientation and pattern recognition in jumping spiders (Salticidae). In: Wehner R (ed) *Information processing in the visual system of arthropods*. Springer, Berlin: 231-247
- LAND M.F. (1985) The Morphology and optics of spider eyes. In: Barth F.G. (ed) *Neurobiology of Arachnids*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 53-78
- LAND M.F. und BARTH F.G. (1992) The quality of vision in the ctenid spider *Cupiennius salei*. *J. Exp. Biol.* **164**: 227-242
- LIM M.L. und LI D. (2006) Behavioural evidence of UV sensitivity in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *J. Comp. Physiol. A* **192**: 871-878
- MENZEL R. (1979) Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: Autrum H (ed) *Handbook of Sensory Physiology VII/6*. Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo: 503-580
- ORLANDO E. (2005) Farbensehen bei einer Jagdspinne. Diplomarbeit, Universität Wien

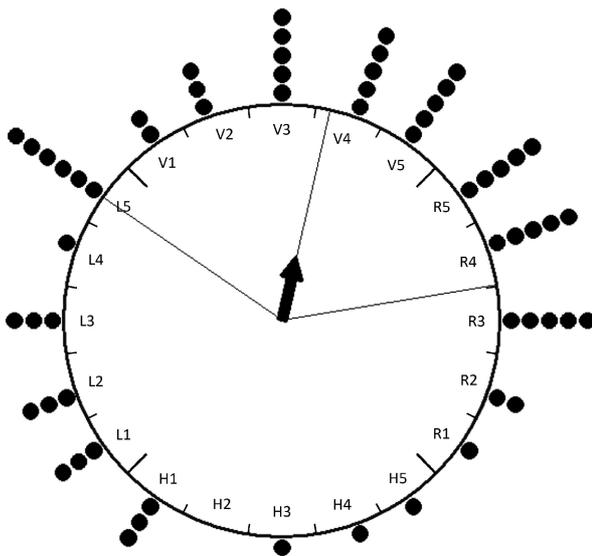
-
- PAULUS H.F. (1979) Eye structure and the monophyly of the arthropoda In: Gupta A.P. (ed) Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York: 229-383
- SCHMID A. (1997) A visually induced switch in mode of locomotion of a spider. Z. Naturforsch. **52c**: 124-128
- SCHMID A. (1998) Different functions of the different eye types in the spider *Cupiennius salei*. J. Exp. Biol. **201**: 221-225
- SCHMITT A., SCHUSTER M. und BARTH F.G. (1990) Daily locomotor activity patterns in three species of *Cupiennius salei* (Araneae, Ctenidae): The males are the wandering spiders. J. Arachnol. **18**: 249-255
- SEYFARTH E.A. (1980) Daily patterns of locomotor activity in a wandering spider. Physiol. Entomol. **5**: 199-206
- TICHY H., GINGL E., EHN R., PAPKE M. und SCHULZ S. (2001) Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. J. Comp. Physiol. A. **187** (1): 75-8
- WALLA P., BARTH F.G., und EGUCHI E. (1996) Spectral sensitivity of single photoreceptor cells in the eyes of the ctenid spider *Cupiennius salei* Keys. Zool. Sci. **13**: 199-202

8. Anhang A

Graphische Darstellungen der Auswertungen des Kontrollversuchs mit dem Kreisstatistikprogramm Rayleigh & Co. Die Anzahl der Punkte entspricht der Anzahl der Läufe in diesem Abschnitt.

Abb. a) zeigt die Auswertung für den Kontrolllauf mit $n=60$. Die bevorzugte mittlere Richtung liegt bei $12,7^\circ$. Die Vektorlänge, die einen minimalen Wert von 0 (die Läufe sind über 360° gestreut) und einen maximalen Wert von 1 (alle Läufe gehen in dieselbe Richtung) haben kann, ist mit 0,299 eher klein. Das bedeutet, dass die Spinnen keine bevorzugte Laufrichtung haben, wofür auch die große Winkelabweichung mit $s=67,8^\circ$ steht.

Kontrollversuch

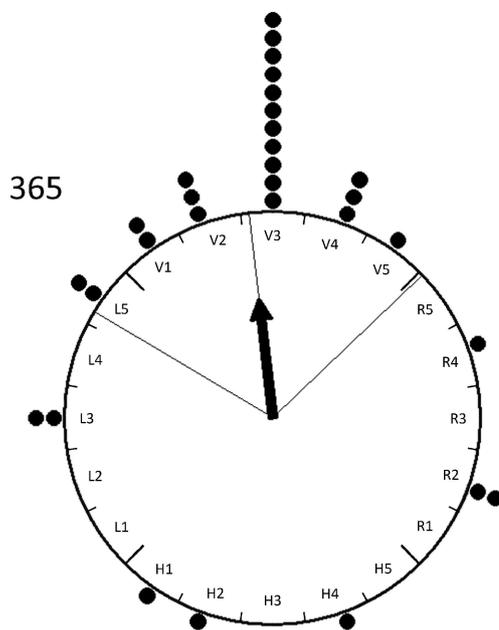


$r=0,299$ $a=12,7^\circ$ $s=67,8^\circ$ $p=0,004$

9. Anhang B

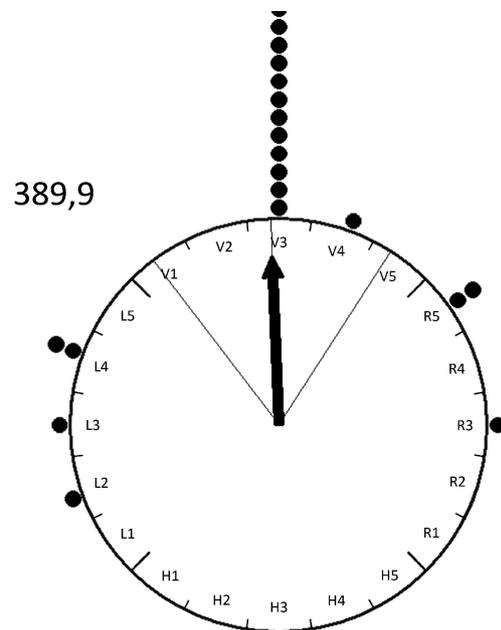
Abbildungen a) bis s): Graphische Darstellung der statistischen Auswertung der Versuche bei voller Helligkeit. Bei Abbildung a) 365 nm bis r) 670,1 nm zeigen die Pfeile auf den Abschnitt V3, also auf den schwarzen Streifen. Bei Abbildung s) 695 nm liegt der mittlere Vektor im Feld V5.

a)



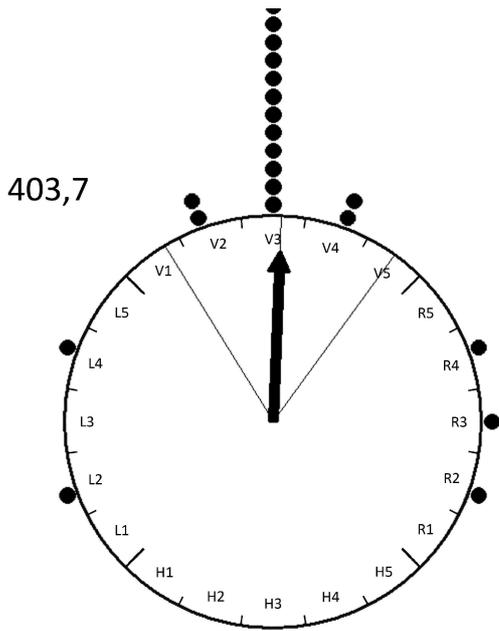
$r=0,580$ $a=353,6^\circ$ $s=52,2^\circ$ $p=0,000$

b)



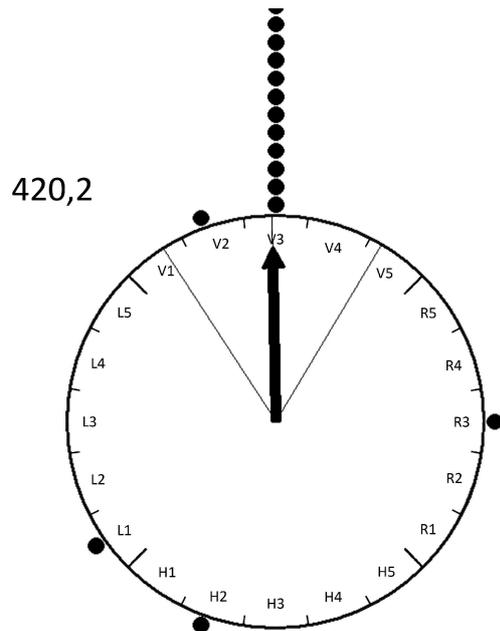
$r=0,815$ $a=357,8^\circ$ $s=34,8^\circ$ $p=0,000$

c)



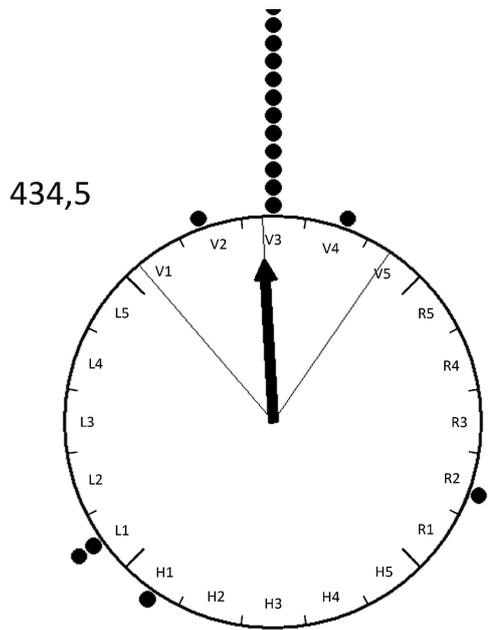
$r=0,827$ $a=2,3^\circ$ $s=33,7^\circ$ $p=0,000$

d)



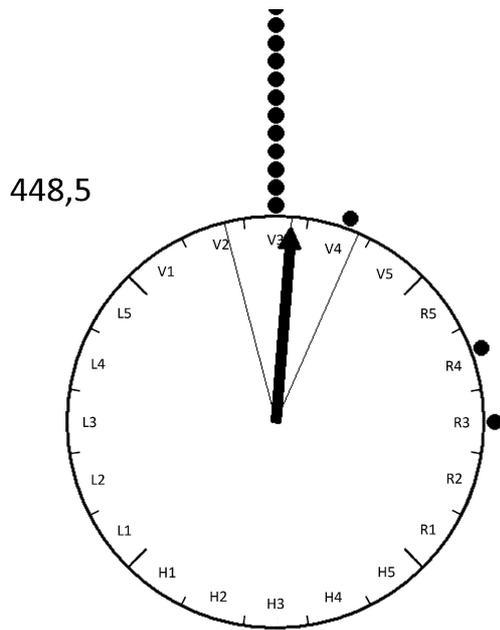
$r=0,847$ $a=359,0^\circ$ $s=31,7^\circ$ $p=0,000$

e)



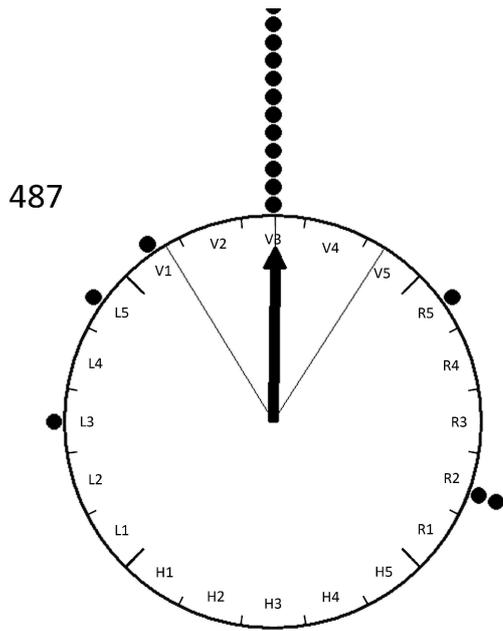
$r=0,788$ $a=357,0^\circ$ $s=37,3^\circ$ $p=0,000$

f)



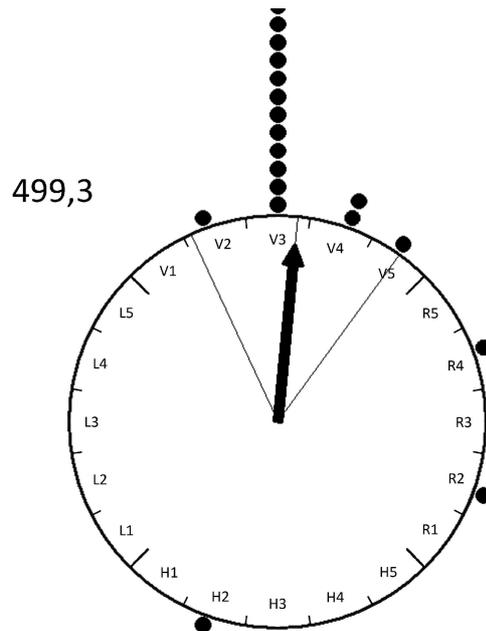
$r=0,945$ $a=4,6^\circ$ $s=19,0^\circ$ $p=0,000$

g)



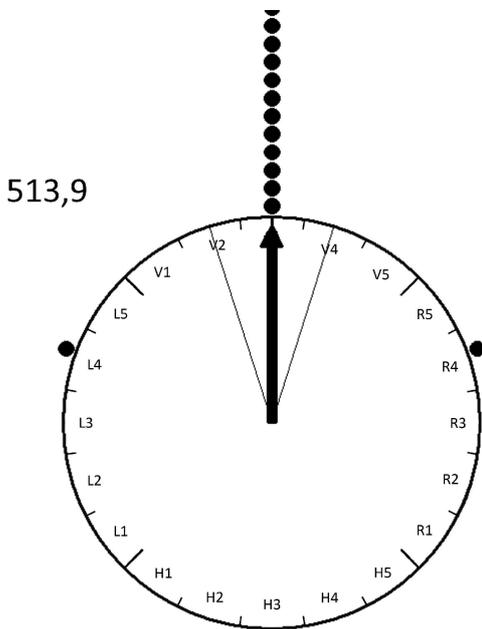
$r=0,846$ $a=0,7^\circ$ $s=31,8^\circ$ $p=0,000$

h)



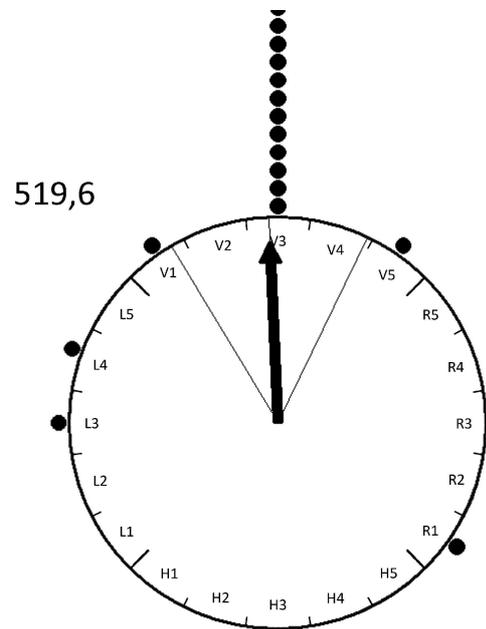
$r=0,861$ $a=5,5^\circ$ $s=30,2^\circ$ $p=0,000$

i)



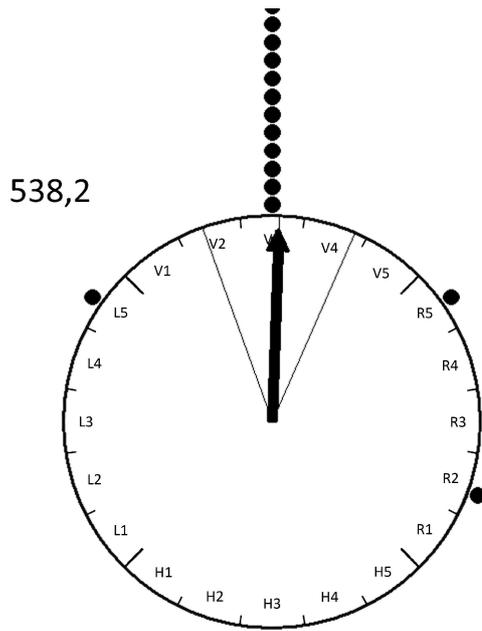
$r=0,954$ $a=0,0^\circ$ $s=17,4^\circ$ $p=0,000$

j)



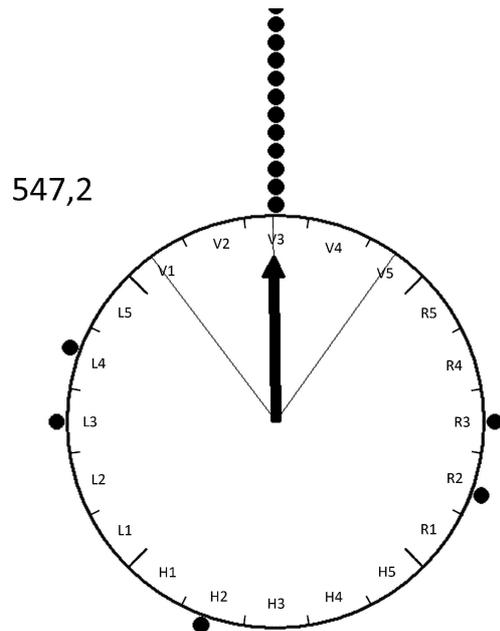
$r=0,879$ $a=357,5^\circ$ $s=28,2^\circ$ $p=0,000$

k)



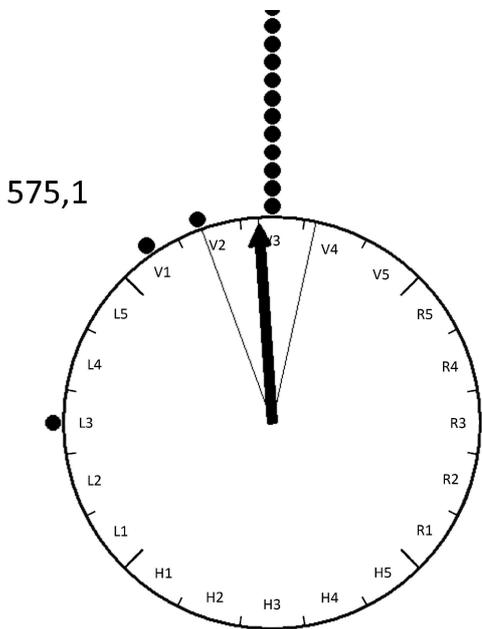
$r=0,929$ $a=2,0^\circ$; $s=21,5^\circ$ $p=0,000$

l)



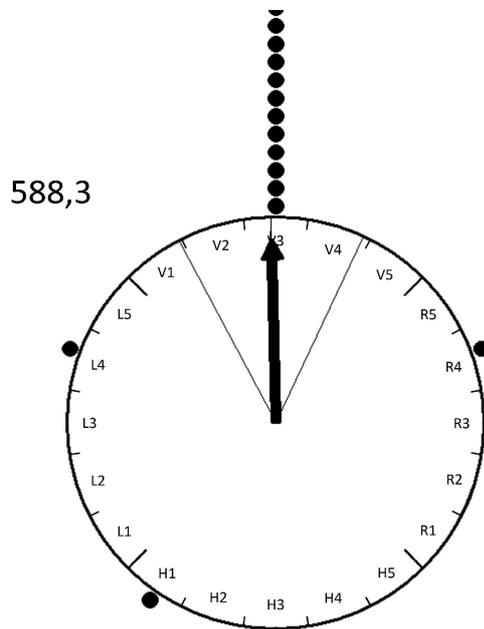
$r=0,802$ $a=359,3^\circ$ $s=36,1^\circ$ $p=0,000$

m)



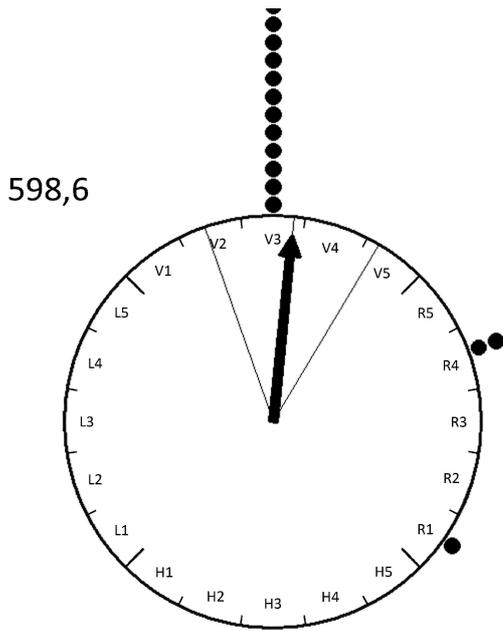
$r=0,961$ $a=356,2^\circ$ $s=16,1^\circ$ $p=0,000$

n)



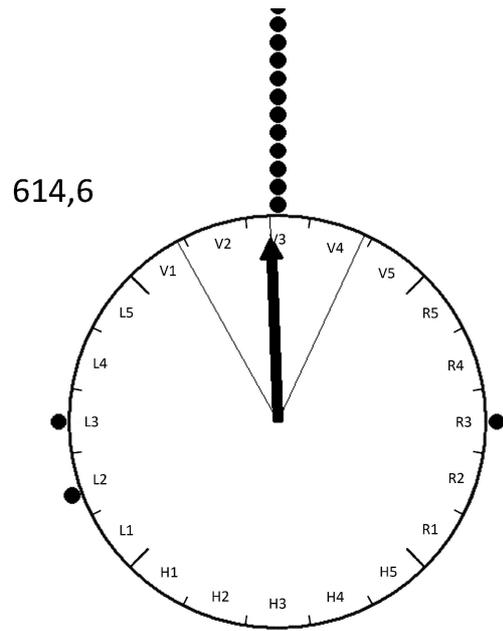
$r=0,894$ $a=358,7^\circ$ $s=26,4^\circ$ $p=0,000$

o)



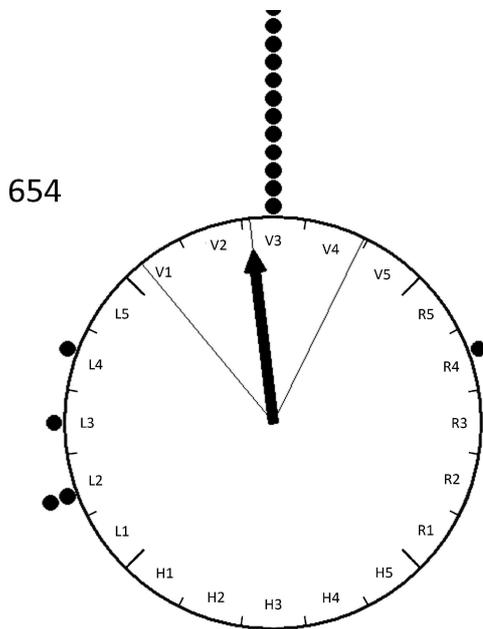
$r=0,906$ $a=5,7^\circ$ $s=24,9^\circ$ $p=0,000$

p)



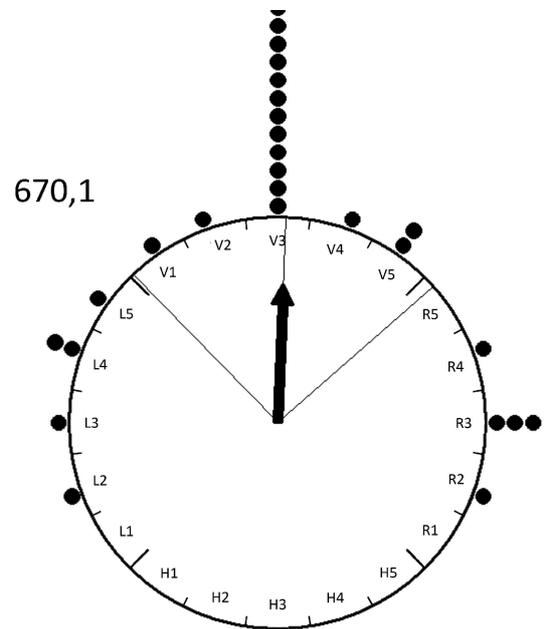
$r=0,890$ $a=358,0^\circ$ $s=26,8^\circ$ $p=0,000$

q)



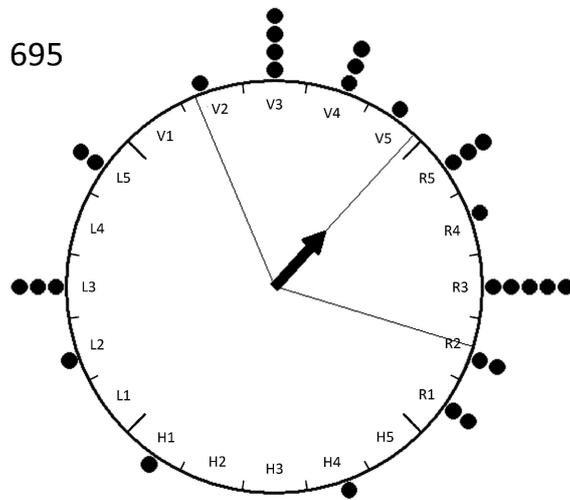
$r=0,839$ $a=353,4^\circ$ $s=32,5^\circ$ $p=0,000$

r)



$r=0,675$ $a=2,3^\circ$ $s=46,2^\circ$ $p=0,000$

s)

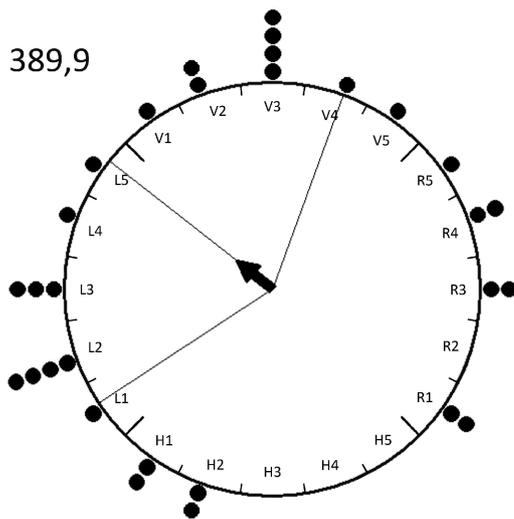
 $r=0,360$ $a=42,2^\circ$ $s=64,8^\circ$ $p=0,000$

10. Anhang C

Graphische Darstellungen der Auswertungen des Versuchs 2 mit dem Kreisstatistikprogramm Rayleigh & Co.

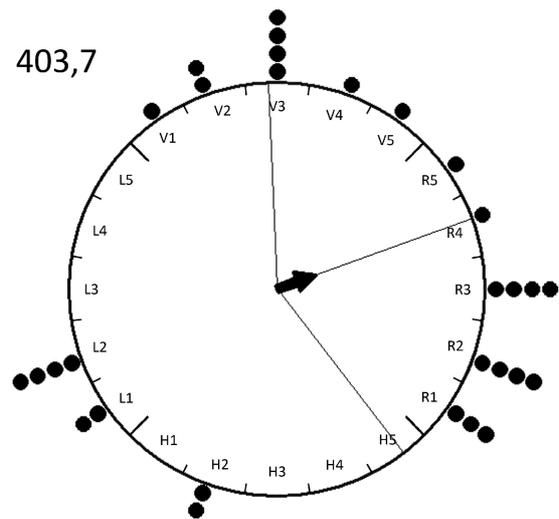
Abbildungen a) bis q): Graphische Darstellung der statistischen Auswertung der Versuche mit Neutralfilter. Bei den Abbildungen e) 448,5, f) 487, g) 499,3, i) 519,6, k) 547, l) 575,1, m) 588,3 und n) 598,6 zeigen die Pfeile auf den Abschnitt 0° , also auf den schwarzen Streifen. Bei den Wellenlängen a) 389,9 nm bis f) 443,5 nm und o) 614,6 bis q) 670,1 zeigt der mittlere Vektor zu einer Stelle außerhalb des schwarzen Streifens. Ebenfalls gibt es geringe Abweichungen bei den Filtern der Wellenlänge h) 513,9 und j) 538,2.

a)



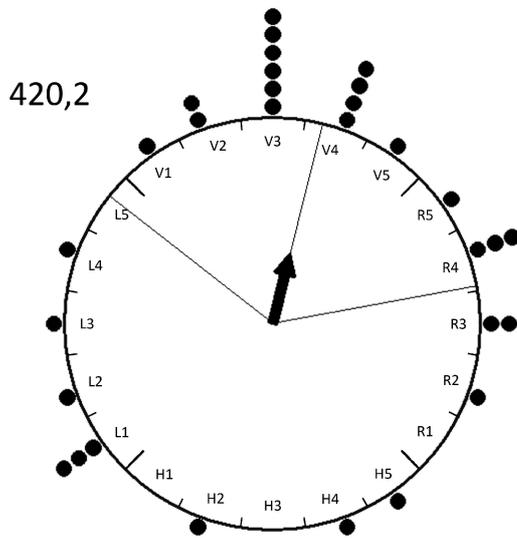
$r=0,218$ $a=308,2^\circ$ $s=71,6^\circ$ $p=0,241$

b)



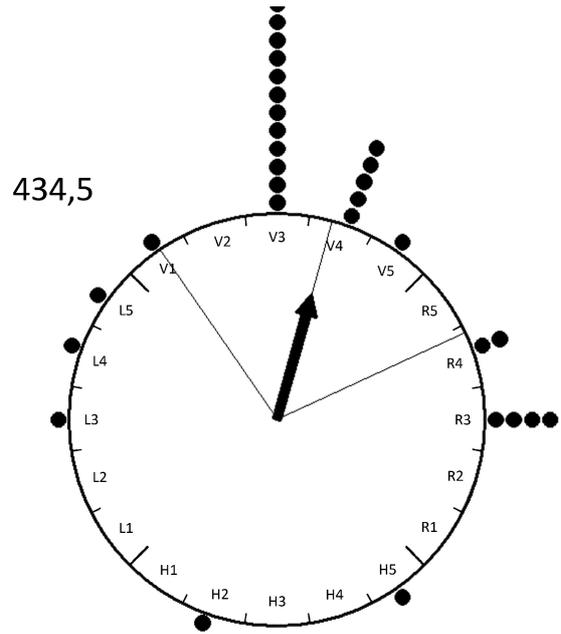
$r=0,200$ $a=70,0^\circ$ $s=72,5^\circ$ $p=0,303$

c)



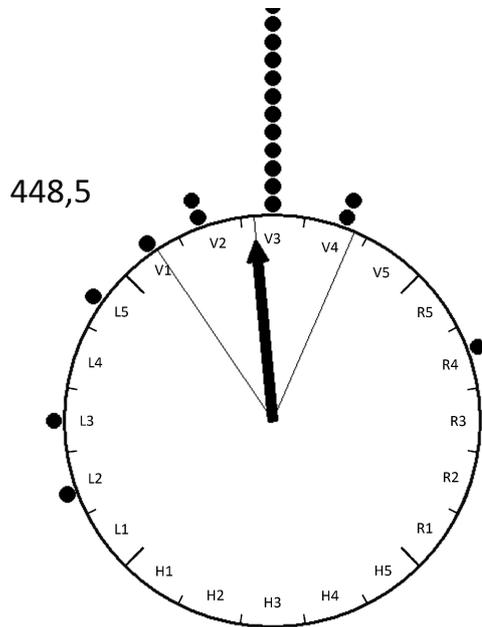
$r=0,345$ $a=13,9^\circ$ $s=65,6^\circ$ $p=0,027$

d)



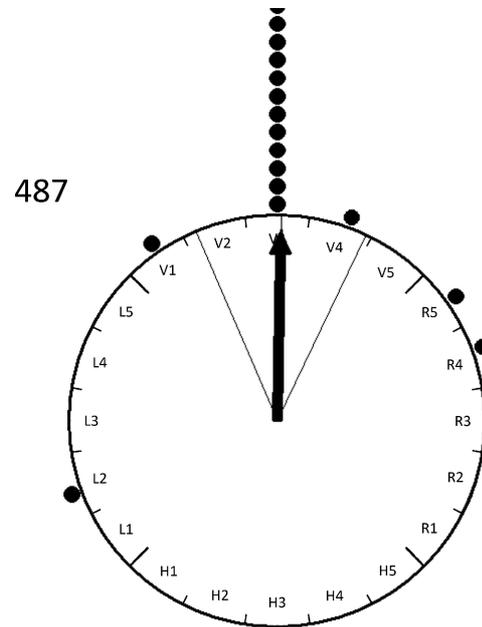
$r=0,627$ $a=15,3^\circ$ $s=49,5^\circ$ $p=0,000$

e)



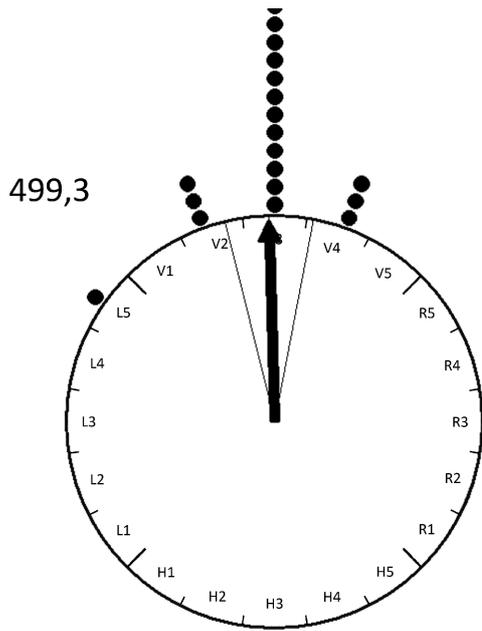
$r=0,877$ $a=354,8^\circ$ $s=28,4^\circ$ $p=0,000$

f)



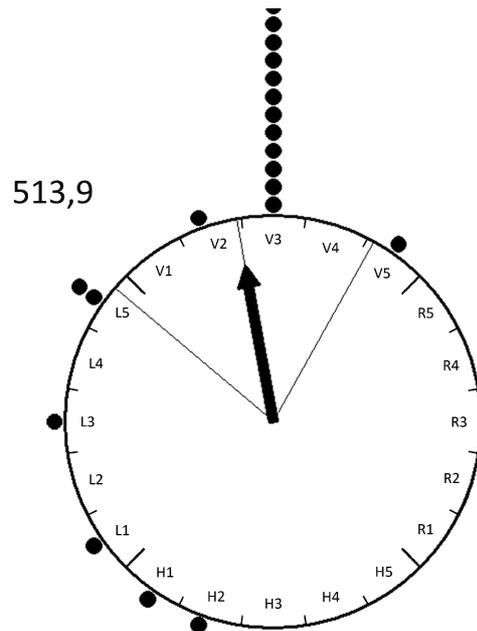
$r=0,912$ $a=1,1^\circ$ $s=24,1^\circ$ $p=0,000$

g)



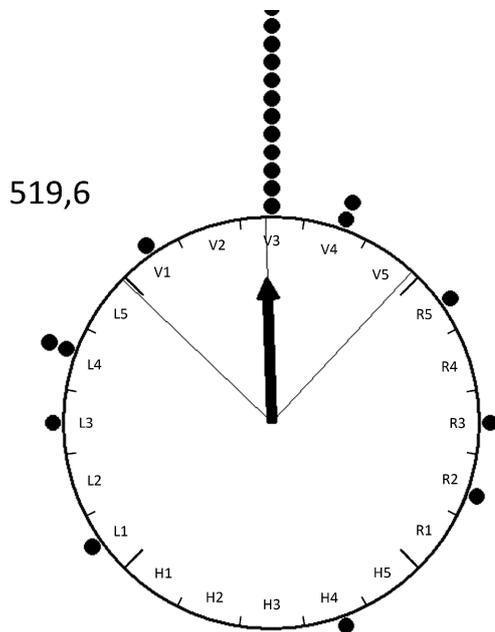
$r=0,977$ $a=358,4^\circ$ $s=12,3^\circ$ $p=0,000$

h)



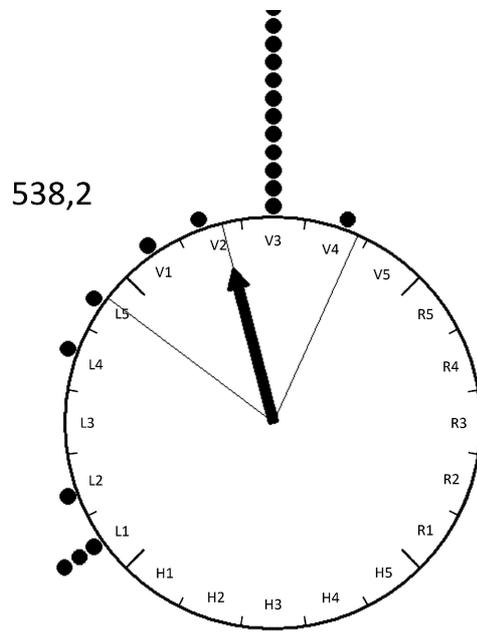
$r=0,765$ $a=349,8^\circ$ $s=39,3^\circ$ $p=0,000$

i)



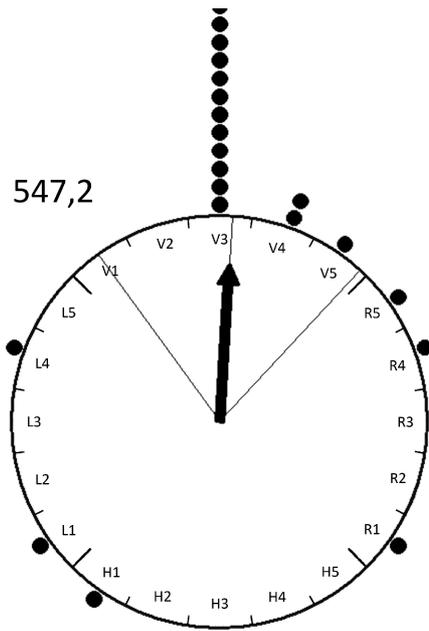
$r=0,703$ $a=358,3^\circ$ $s=44,2^\circ$ $p=0,000$

j)



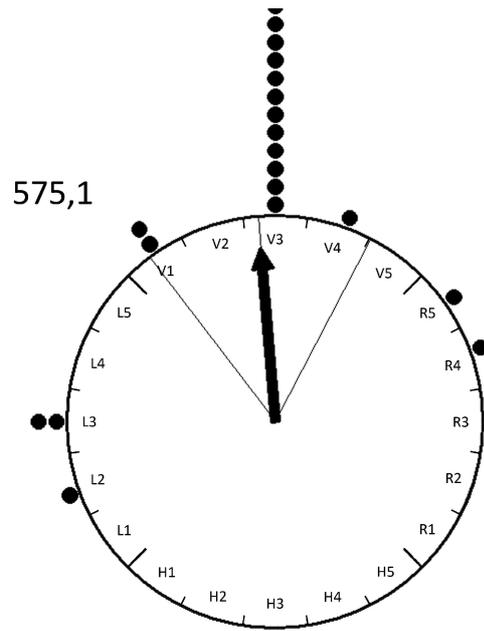
$r=0,775$ $a=345,7^\circ$ $s=38,4^\circ$ $p=0,000$

k)



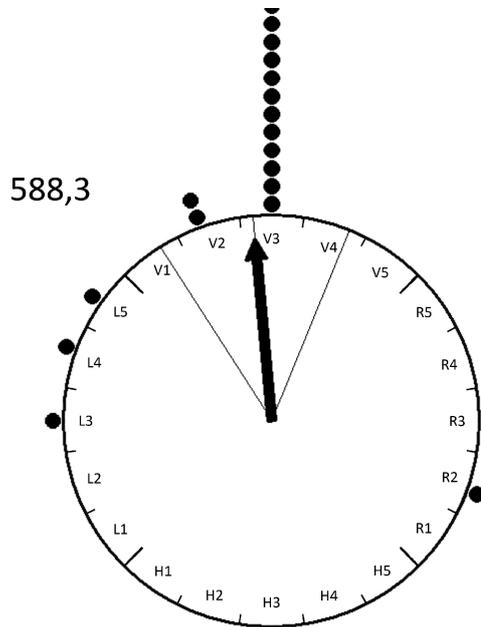
$r=0,766$ $a=3,6^\circ$ $s=39,2$ $p=0,000$

l)



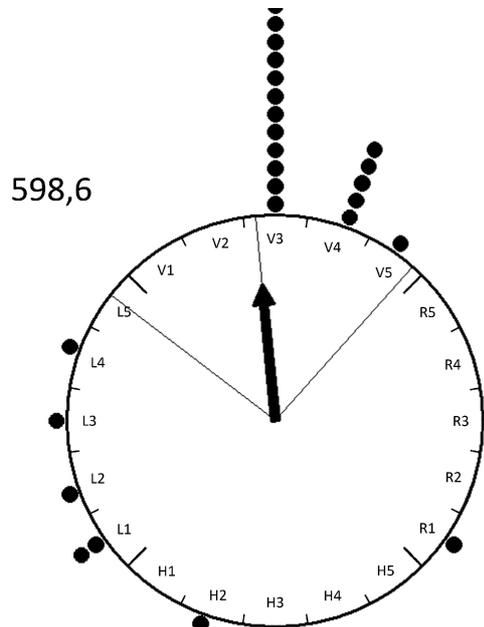
$r=0,841$ $a=355,3^\circ$ $s=32,3^\circ$ $p=0,000$

m)



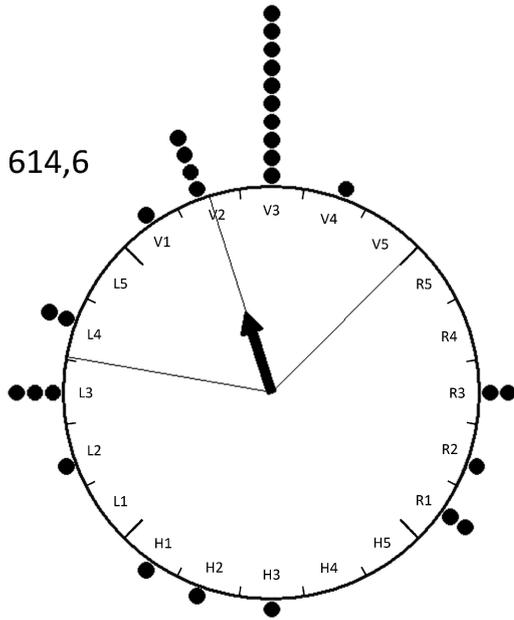
$r=0,887$ $a=354,8^\circ$ $s=27,3^\circ$ $p=0,000$

n)



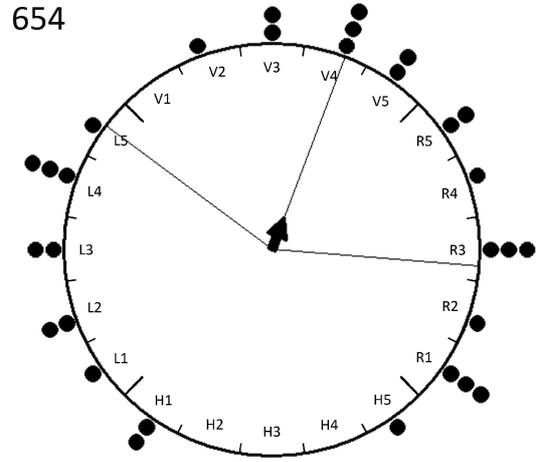
$r=0,665$ $a=354,6^\circ$ $s=46,9^\circ$ $p=0,000$

o)



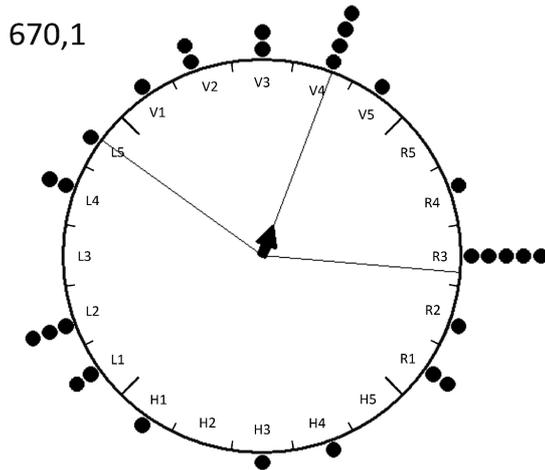
$r=0,407$ $a=342,4^\circ$ $s=62,4^\circ$ $p=0,006$

p)



$r=0,168$ $a=20,7^\circ$ $s=73,9^\circ$ $p=0,432$

q)



$r=0,160$ $a=20,5^\circ$ $s=74,3^\circ$ $p=0,468$

