

Volumenverschiebungen beim Sprung der
Jagdspinne *Cupiennius salei*
(Keyserling, 1877)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie
der Johann Wolfgang Goethe – Universität
in Frankfurt am Main

von
Michael Karner
aus
Frankfurt am Main

Frankfurt, 1999
D F 1

Dank

Wissenschaftliche Arbeit ist auch ein sozialer Vorgang. Ohne viel Unterstützung – in fachlicher wie in menschlicher Hinsicht – wird jede Art von "Forschung" scheitern.

Für die Überlassung des Themas, Unterstützung, Rat und Hilfe danke ich meinen Betreuern, den Herren Professoren Dr. R. Blickhan (Jena) und Dr. U. Maschwitz (Frankfurt).

Für die freundliche Versorgung mit Versuchstieren danke ich Herrn Dr. E.-A. Seyfarth (Frankfurt) und Herrn Professor Dr. F. G. Barth (Wien).

Die Kollegin und Kollegen der Arbeitsgruppe Biomechanik am Institut für Sportwissenschaft der Friedrich-Schiller-Universität in Jena waren oft bis spät in die Nacht bereit, bei der Beseitigung verschiedenster Schwierigkeiten – von der MatLab-Programmierung bis zur Netzwerkadministration – zu helfen. Dafür, und für wirklich schöne, noch spätere Kneipenabende danke ich: Petra Meier, Michael Günther, Klaus Maier, Sergey Petkun und Heiko Wagner.

Sigrid Gablik und Arthur Teichmann sorgten dafür, dass alle verwaltungs- und beschaffungstechnischen Probleme schnell und unbürokratisch gelöst wurden.

Den studentischen (Hilfs-)Kräften Anja Schwiekal, Danny Keßler, Jörg Lorenz, Markus Renner und Holger Schöning gebührt großer Dank für ihre geduldige Hilfe beim Digitalisieren, Experimentieren und Spinnenfüttern.

Den "Ilmenauern" sei für vielfältige Diskussionen und zahlreiche Anregungen gedankt. Allen voran ist Cornelius Schilling zu nennen, ohne dessen organisatorische Aktivitäten es nicht zu dieser Arbeit gekommen wäre – er stellte den Kontakt nach Jena überhaupt erst her. Lena Zentner und Jörg Grabow unterstützten mich mit mathematischer und meßtechnischer Hilfe.

Mit Christian Kropf verbrachte ich einige sehr spannende Tage im Labor. Dafür, und für Anregungen und Ideen aus dem Reich der Systematik sei ihm herzlich gedankt.

Meiner Mutter und meinen Schwestern danke ich für Ihre Unterstützung und das Ausreden aller Sorgen.

Schließlich will ich mich bei Christiane Bieker bedanken. Vor allem für die Geduld mit doktorandentypischen Gemütsschwankungen. Und für alles andere.

Inhalt

1	Einleitung.....	5
2	Zusammenfassung.....	7
3	Einführung und Fragestellung	9
4	Material und Methode	13
4.1	Morphometrische Messungen	13
4.2	Volumenverschiebungen bei Beinbewegungen	14
4.2.1	Versuchsaufbau und –Ablauf.....	14
4.2.2	Datenauswertung.....	16
4.3	Kinematische Untersuchungen	21
4.3.1	Versuchstiere	21
4.3.2	Videosystem	22
4.3.3	Versuchsaufbau.....	22
4.3.4	Kalibrierung des Videosystems.....	23
4.3.5	Versuchsablauf	23
4.3.6	Auswertung.....	24
4.4	Druckabhängigkeit der Stachelaufrichtung.....	27
4.4.1	Vorversuche.....	27
4.4.2	Versuchsaufbau und -ablauf.....	27
4.5	Berechnung der Volumenverschiebungen beim Sprung.....	28
4.6	Vergleichende Steifigkeitsmessungen an <i>Perania nasuta</i> und anderen Taxa	30
4.6.1	Versuchstiere	30
4.6.2	Versuchsaufbau und -ablauf.....	30
4.6.3	Datenauswertung.....	32
4.6.4	Morphometrische Untersuchung, Abschätzung von Volumenverschiebungen, Carapax-Hub und Verformungsarbeit.....	34
5	Ergebnisse.....	35
5.1	Morphometrie	35
5.1.1	Ähnlichkeiten der reduzierten Beinlängen.....	35
5.1.2	Berechnung der Gelenkdrehachsen-Längen aus der Länge des 4. Beines	37
5.1.3	Berechnung der Carapax-Fläche aus der Länge des 4. Beines	40
5.2	Volumen-Winkel-Kennlinien der Beingelenke	40
5.3	Kinematik des Sprunges von <i>Cupiennius salei</i>	43
5.3.1	Beobachtungen bei den Versuchen, Sprungtypen.....	43
5.3.2	Aufrichtung der Beinstacheln	51
5.3.3	Kinematik der Körperlängsachse: Orientierung, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen	52

5.3.4	Dauer der Kontaktphasen	55
5.3.5	Effektive Beinlängen, Kinematik der Beingelenke.....	59
5.4	Druckabhängigkeit der Aufrichtung der Beinstacheln	64
5.5	Volumenverschiebungen und Volumenarbeit beim Sprung	65
5.6	Prosomale Steifigkeit von <i>Perania nasuta</i> , Vergleich mit anderen Taxa.....	73
6	Diskussion	79
6.1	Absprungtypen, Gelenkkinematik, Aufrichtung der Beinstacheln.....	79
6.2	Volumenverschiebungen in den Laufbeinen und im Prosoma	87
6.3	Druckerzeugungsmechanismen und Hydroskelett	95
6.4	Ausblick.....	105
7	Literatur	107
8	Abkürzungen und Variablen	110

1 Einleitung

Die Bewegungsphysiologie hat sich in den letzten Jahrzehnten zu einem prosperierenden Zweig der Biologie entwickelt. Dabei haben sich gegenüber früheren Forschungsinteressen deutliche Veränderungen ergeben. Stand vor einigen Jahrzehnten noch im wesentlichen das Bewegungsverhalten der untersuchten Organismen im Vordergrund, so wird heute das Augenmerk immer stärker auf die biomechanischen Voraussetzungen der beobachteten Bewegungen gerichtet. Damit ergibt sich für die Bewegungsphysiologie eine deutliche Erweiterung, wie auch an der zunehmenden Nutzung physikalischer Terminologien erkennbar ist. Weiterhin wurde mit der Suche nach Anregungen für die Verbesserung technischer Konstruktionen auch ein wachsendes Interesse der Ingenieurwissenschaften an bewegungsphysiologischen Fragestellungen geweckt. Neben der zunehmenden Verbindung zu anwendungsorientierten Forschungsfeldern ist aber auch die Nutzung bewegungsphysiologischer Befunde in originär biologischen Teildisziplinen von Interesse. Beispielhaft sind hier die Evolutions- und Palaeobiologie zu nennen, die aus biomechanischen Erkenntnissen über rezente Organismen wichtige Schlußfolgerungen auf das Bewegungsverhalten ausgestorbener Organismen ziehen können.

Die vorliegende Arbeit entstand in einem ausgeprägt interdisziplinären Umfeld: Im Rahmen des DFG – Schwerpunktprogrammes "Autonomes Laufen" wird der Versuch unternommen, biologische Bewegungs- und Lokomotionsmechanismen als Anregungen für technische Konstruktionen zu nutzen. Dabei kommt es zu einem intensiven Dialog zwischen Biologie und Technik; es werden Terminologien abgeglichen, mögliche Umsetzungen identifiziert, aber auch die mitunter kaum überwindbar scheinenden Diskrepanzen zwischen den immer wieder erstaunenden Leistungen von Organismen und den beschränkten technischen Möglichkeiten erkannt. Obgleich in den letzten Jahren immer stürmischere Fortschritte in der Robotik gemacht wurden, ist die Konstruktion schneller Laufmaschinen weiterhin eine Aufgabe, die ingenieurtechnische Methoden an ihre Grenzen führt. Aufgrund ihrer relativ einfachen technischen Realisierbarkeit sind im Bereich der Mikrosystemtechnik hydraulische Mechanismen besonders interessant. Auch bei Arthropoden gibt es hydraulische Systeme: Besonders auffällig im hydraulischen Bein Streckungsmechanismus von Spinnen. Wie an den oft winzigen Tieren erkennbar, eignen sich solche Mechanismen offenbar hervorragend für die Miniaturisierung, und ermöglichen dabei eine große Variationsbreite von mitunter äußerst schnellen Bewegungen.

Die Forschung zur Biomechanik tierischer Lokomotion steht bei allem Fortschritt immer noch am Anfang, besonders was das Studium der Fortbewegung von Arthropoden angeht. Biologische Vielfalt manifestiert sich hier auch in der Art und Weise der Fortbewe-

gung. Es gilt immer noch, was Blickhan (1983) konstatierte: Hinsichtlich der Biomechanik von Invertebraten sind nur vergleichsweise wenige Studien vorhanden.

Mit der hier vorgelegten Arbeit wird erstmals die dreidimensionale Kinematik schneller Lokomotionsvorgänge von Spinnen untersucht. Bisherige Arbeiten fokussierten auf langsamere Bewegungen oder waren auf zweidimensionale Analysen beschränkt. Insgesamt existieren nur wenige Untersuchungen zur Kinematik schneller Bewegungen von Arthropoden. Dies liegt wohl auch an den erheblichen technischen Schwierigkeiten, die mit den entsprechenden Experimenten und Analysen verbunden sind. Die Verfügbarkeit von rechnergestützten Hochgeschwindigkeits-Videosystemen und Analysewerkzeugen ist hier ein wichtiger Faktor. Doch trotz der immer besseren technischen Möglichkeiten bleibt die Untersuchung schneller Bewegungen sehr aufwendig, allein schon wegen der schiereren Menge an Daten, die bei Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen oder –Filmen gewonnen werden.

Die Ergebnisse von Messungen zu den Volumenverschiebungen in einzelnen Beingelenken ermöglichten – unter Verwendung der kinematischen Daten – die Abschätzung der Volumenverschiebungen, die in einzelnen Gelenken, Beinen und im Prosoma bei den Sprungvorgängen auftreten. Unter der Annahme, daß die Druckerzeugung durch translatorische Bewegungen des Carapax gegen das Sternum erfolgt, konnten mit Hilfe der Daten zu den Volumenverschiebungen die entsprechenden Verschiebungen des Carapax abgeschätzt werden.

2 Zusammenfassung

Diese Arbeit behandelt die Funktionsweise des Lokomotionsapparates von Spinnen am Beispiel der prosomalen Volumenverschiebungen während des Sprunges der Jagdspinne *Cupiennius salei* (Keyserling, 1877) (Ctenidae). In diesem Zusammenhang erfolgten erstmals dreidimensionale Analysen der schnellen Bewegungen von Spinnen. Weiterhin wurden Untersuchungen zur Steifigkeit des prosomalen Exoskeletts der Panzerspinne *Perania nasuta* Schwendinger, 1989 (Tetrablemmidae) vorgenommen.

Mit Längenmessungen an Exuvien wurden die Größenverhältnisse von Beinlängen, Drehachsenlängen der Beingelenke und der Fläche des Carapax bei verschiedenen großen Individuen von *C. salei* ermittelt. Für die hydraulisch gestreckten Femoro-Patellar- und Tibio-Metatarsalgelenke der verschiedenen Beine wurden die Volumen-Winkel-Kennlinien durch Messungen der Verschiebungen von Flüssigkeitssäulen in Meßkapillaren bestimmt. Das Sprungverhalten von *C. salei* wurde durch Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen mit drei Kameras bei einer Bildfrequenz von 500 Hz dokumentiert. Die Analyse der Videosequenzen erbrachte Informationen zum Sprungverhalten, zur Kinetik der Körperachse und der Beingelenke, sowie zur Aufrichtung von Stacheln an den Beinen der Tiere. Mittels direkter Messungen wurden die Drucke bestimmt, bei denen die Beinstacheln sich aufrichten. Aus den volumetrischen, kinematischen und morphometrischen Daten wurden die Volumenverschiebungen berechnet, die während der Beschleunigungsphase von Sprüngen in einzelnen Beingelenken, Beinen und im gesamten Prosoma auftreten. Aus der prosomalen Volumenverschiebung konnte der entsprechende Carapaxhub berechnet werden. Mit Hilfe einer Miniatur-Kraftmeßplattform und eines mit Schrittmotoren versehenen "x-y-z-Tisches" wurden die Steifigkeiten des Prosomas von *Perania nasuta*, und zum Vergleich auch die prosomalen Steifigkeiten anderer Spinnenarten untersucht.

Die kinematischen Untersuchungen zeigten, daß es bei *Cupiennius salei* mindestens zwei unterschiedliche Sprungtypen gibt: Unvorbereitete Sprünge, die als Reaktion auf sehr plötzliche Störungen erfolgen und sich durch eine große Vielfalt der Bewegungsmuster auszeichnen, und vorbereitete Sprünge, bei denen charakteristische Beinstellungen und Kontaktphasenmuster auftreten. Bei vorbereiteten Sprüngen erfolgt zunächst eine etwa 20 ms dauernde Ausholbewegung, anschließend beginnt die zwischen 22 und 42 ms (Mittelwert: 30.86 ms \pm 5.59 SD, N = 14) dauernde Beschleunigungsphase, die mit dem Verlust des Bodenkontaktes endet. Die Körperlängsachse vollzieht während der Beschleunigungsphase eine Vorwärtsrotation um etwa 50°, die nach dem Verlust des Bodenkontaktes der Beine gestoppt und umgekehrt wird. Dies erfolgt wahrscheinlich durch ein kontrolliertes Bremsen des Ausstoßes des Sicherheitsfadens. Wohl in gleicher Weise konnten die Spinnen die Orientierung der Körperachse während der Flugphase unvorbereiteter Sprünge beeinflussen. Bei vorbereiteten Sprüngen konnten Sprungweiten von bis zu 0.43 m beobachtet werden, die maximalen vertikalen Geschwindigkeiten betragen 0.07 bis 0.82 ms⁻¹, (Mittelwert: 0.34 ms⁻¹ \pm 0.22 SD, N = 12), maximale horizontale Geschwindigkeiten lagen bei 0.65 bis 1.25 ms⁻¹, (Mittelwert: 1.02 ms⁻¹ \pm 0.18 SD, N = 12). Bei vorbereiteten Sprüngen wurden vertikale Beschleunigungen von 0.74 – 33.70 ms⁻² (Mittelwert: 19.2 ms⁻² \pm 9.5 SD, N = 13) und horizontale Beschleunigungen von 20.5 – 68.4 ms⁻² (Mittelwert: 40.8 ms⁻² \pm 13.7 SD, N = 13) erreicht. Die maximalen Geschwindigkeiten und Beschleunigungen bei unvorbereiteten Sprüngen waren durchschnittlich etwas geringer, lagen aber innerhalb der Variationsbreite, die für vorbereitete Sprünge festgestellt wurde. Bei vorbereiteten Sprüngen heben die Beine in einer charakteristischen Reihenfolge ab: Die Vorderbeine haben in der Regel keinen Bodenkontakt, die dritten Beine heben nach durchschnittlich 37 % der Dauer der Beschleunigungsphase vom Untergrund ab, die vierten Beine nach durchschnittlich 69 % der Dauer der Beschleunigungsphase. Zuletzt verlieren die zweiten Beine den Bodenkontakt. Kurz vor oder während des Beginns der Beschleunigungsphasen richten sich Stacheln auf der Oberfläche der Beine auf. Dies geschieht innerhalb von durchschnittlich 4.6 ms. Die Sta-

chelaufrichtung erfolgt differenziert bei Drucken von etwa 35 bis etwa 65 kPa. Dies deutet auf einen Druckanstieg in den Beinen auf Werte von ≥ 65 kPa während der Beschleunigungsphase hin. Die Berechnungen der Volumenverschiebungen bei Gelenkbewegungen zeigten, daß der Hauptanteil der Volumenverschiebungen durch Bewegungen der Femoro-Patellargelenke verursacht wird. Die Bewegungen der Tibio-Metatarsalgelenke bewirken nur geringe Volumenverschiebungen. Aufgrund der anatomischen Struktur der Trochantero-Femoralgelenke sind die mit der Bewegung dieser Gelenke verbundenen Volumenverschiebungen vernachlässigbar klein. Die absoluten Werte der Volumenverschiebungen sind von den Dimensionen der Beine abhängig. Die Abschätzungen der Carapaxverschiebungen, die zur Beinstreckung bei Sprüngen erforderlich sind, ergaben sehr geringe Werte, zumeist sind nur Verschiebungen um wenige $\frac{1}{100}$ mm erforderlich, in einem Fall wurden Verschiebungen um fast $\frac{1}{10}$ mm errechnet. Für die vollständige Streckung aller Beine muß das Prosoma nur um 10% der aufgrund der anatomischen Gegebenheiten maximal möglichen Strecke verformt werden.

Bei den Untersuchungen an *Perania nasuta* wurden prosomale Steifigkeiten von mehr als 3500 Nm^{-1} für Weibchen und mehr als 6500 Nm^{-1} für Männchen ermittelt. Das Prosoma von *Perania nasuta* ist sehr viel rigider als bei anderen Spinnentaxa (*Pholcus*: 131 Nm^{-1} , *Zelotes*: 79 Nm^{-1} , *Pardosa*: 72 Nm^{-1} , *Dysdera*: 1900 Nm^{-1}). Im Vergleich zeigt sich, daß die Carapaxverschiebung, die den zur vollständigen Beinstreckung erforderlichen Volumentransport bewirken würde, bei *Perania* eine Verformungsarbeit von bis zu $27.56 \mu\text{J}$ erforderlich machte, bei den anderen Spinnen nur maximal $1.67 \mu\text{J}$ (*Dysdera*).

Das Sprungverhalten von *Cupiennius salei* läßt sich keinem der bislang beschriebenen Sprungtypen zuordnen. Insbesondere der offensichtlich starke Einsatz des zweiten Beines bei vorbereiteten Sprüngen war überraschend, auch die Vielfalt der Bewegungen bei unvorbereiteten Sprüngen wurde bislang für keine Spinne dokumentiert. Hinsichtlich der Sprungweite und der erreichten Geschwindigkeiten sind die Sprungleistungen von *Cupiennius* mit den bei Salticiden beobachteten Sprüngen vergleichbar. Die geringen Carapaxverschiebungen beim Sprung lassen sich im Sinne einer Optimierung der Arbeit extrinsischer coxaler Muskeln interpretieren. Diese Muskeln verspannen die Coxae mittelbar oder unmittelbar mit dem Carapax. Eine Minimierung von Carapaxverschiebungen sollte somit die Koordinierbarkeit der Bewegungen der Coxae erhöhen, weil ein stärker formkonstanter Bezugsrahmen gegeben ist. Dementsprechend lassen sich die verschiedenen Verhältnisse der Abmessungen von Carapax und Beinen bei verschiedenen Spinnentaxa im Hinblick auf die jeweiligen Lokomotionsstrategien interpretieren.

Die Untersuchungen an *Perania nasuta* bestätigten die von Kropf (in Vorb.) aufgestellte Hypothese einer starken Versteifung des Prosoma. Bei dieser Art scheint die Druckpumpe im Opisthosoma lokalisiert zu sein. Hinsichtlich der möglichen Vorteile einer solchen Entwicklung lassen sich einerseits die besseren Bedingungen der Arbeit extrinsischer coxaler Muskeln im nunmehr vollständig steifen "Gestell" des Prosoma nennen, andererseits könnte aber aufgrund entsprechender Lokomotionsmodi bei *Perania* überhaupt keine Notwendigkeit zur schnellen Verschiebung großer Haemolymphvolumina aus dem Prosoma bestehen, so daß eine leistungsfähige prosomale Druckpumpe wegfallen konnte.

3 Einführung und Fragestellung

Die maximalen Bewegungsleistungen von Organismen werden durch die mechanischen Eigenschaften ihres Bewegungsapparates begrenzt. Mit der Untersuchung tierischen Verhaltens unter extremen Bedingungen kann Aufschluß über die Leistungsfähigkeit des jeweiligen Lokomotionsapparates gewonnen werden.

Bei Tieren dürfte die schnelle Flucht vor einer Bedrohung eine Situation darstellen, in der der Bewegungsapparat bis zur Leistungsgrenze ausgenutzt wird. Spinnen zeigen in Abhängigkeit von ihrer jeweiligen Lebensweise sehr unterschiedliche Formen des Lokomotions- und Fluchtverhaltens (siehe z.B. Ehlers 1939). Eine der spektakulärsten Verhaltensweisen ist der Sprung, der für verschiedene Spinnentaxa beobachtet wurde und auch im Rahmen "normaler" Lokomotion auftritt (besonders bei Salticiden, aber auch bei anderen Taxa, wie z.B. Lycosiden).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung biomechanischer Charakteristika des Sprungverhaltens der Jagdspinne *Cupiennius salei* (Keyserling, 1877) (Aranaea, Ctenidae). Bedingt durch den besonderen Mechanismus der Bein Streckung von Spinnen spielen hierbei die Verschiebungen von Haemolymphe in den Beinen und dem Prosoma eine wichtige Rolle.

Das Lokomotionsverhalten von Spinnen wurde bereits vor über hundert Jahren wissenschaftlich untersucht (u. a. von Carlet 1879, Demoor 1890, Dixon 1893, Gaubert 1890). Die erste umfangreicher vergleichende Arbeit wurde von Ehlers (1939) vorgelegt. Bedingt durch die damals geringen technischen Möglichkeiten konnten in diesen Studien keine direkten Untersuchungen schneller Bewegungen erfolgen. Parry & Brown (1959b) gelang es erstmals, Filmaufnahmen von einzelnen Sprungphasen der Salticide *Sitticus pubescens* anzufertigen und die während des Sprunges auftretenden Gelenkwinkelverläufe zu analysieren. Die geringe zeitliche Auflösung der Filmaufnahmen (167 Hz und 143 Hz), die nur zweidimensionale Bewegungsanalyse und die beschränkte Zahl an erfolgreichen Versuchen ermöglichten aber nur begrenzte Aussagen zur Variationsbreite der auftretenden Bewegungen. Melchers (1967) beobachtete die Bewegungen von *Cupiennius salei* beim Beutefang, indem sie Filmaufnahmen mit Zeitaufösungen von 1000 Hz anfertigte. Auch hier wurden die Bewegungen nur in zwei Dimensionen untersucht, die Studie besteht im wesentlichen in Beschreibungen des Bewegungsverhaltens, daneben werden einige Daten zu den Bahnen der Tarsenspitzen dargestellt. Das Jagdverhalten verschiedener Arten der Gattung *Lycosa* (Lycosidae) wurde von Rovner (1980) untersucht, der die Bewegungen beim Beutefang beschrieb, aber keine quantitativen Informationen zu Geschwindigkeiten oder Gelenkwinkelverläufen gab. Neben diesen Untersuchungen, die schnelle Bewegungen zum Inhalt haben, wurden seit den Arbeiten des letzten Jahrhunderts eine Reihe weiterer Studien zur laufenden Lokomotion vorgelegt. Vielfach behandeln diese Untersuchungen die Schrittmuster bei verschiedenen

Laufgeschwindigkeiten und Spinnentaxa (neben Ehlers 1939 sind hier vor allem Ferdinand 1981, Kästner 1923, 1924, Schneider & Stannek 1990, Shultz 1987, 1991, 1992 und Wilson 1967 zu nennen. Blickhan et al. (1995), Bohmann & Blickhan (1998) und Sens (1996) untersuchten dynamische Aspekte der Spinnenlokomotion.

Bereits Gaubert (1892) zeigte, daß die Bein Streckung bei Spinnen auch hydraulisch erfolgen kann, allerdings nahm er noch die Existenz von Beugermuskeln in den Beinen an. Petrunkevitch (1909) wies nach, daß in den Beinen von Spinnen keine Flexoren vorhanden sind; er kam zu dem Schluß, daß die Bein Streckung durch elastische Rückstellkräfte der Gelenkmembranen getrieben wird. Ellis (1944) zeigte, daß die Bein Streckung durch hydraulische Kraftübertragung bewirkt werden kann. Eine erste quantifizierende Analyse dieses Mechanismus wurde von Parry & Brown (1959a) an *Tegenaria* vorgenommen. Eine Reihe weiterer Autoren behandelten seit dem die hydraulische Bein Streckung von Spinnen (u.a. Anderson & Prestwich 1975, Blickhan 1983, Blickhan & Barth 1985, Paul et al. 1989, Prestwich 1988, Shultz 1991, Stewart & Martin 1974, Wilson 1970, Wilson & Bullock 1973).

Bei Spinnen verlaufen die Drehachsen der Femoro-Patellar- und der Tibio-Metatarsalgelenke jeweils entlang der dorsalen Peripherie des Gelenks. Dadurch können Muskeln nur auf der ventralen Seite der Drehachse arbeiten, womit durch die Muskelkontraktion eine Rotation des Gelenkes in nur einer Richtung ermöglicht wird: Lediglich die Beinbeugung wird direkt muskulär getrieben. Bei der Bein Streckung von Spinnen wird Haemolymphe vom Prosoma in die Beingelenke gepumpt; mit der Streckung eines Gelenks ist eine Vergrößerung des Gelenkvolumens verbunden (Blickhan 1983, Blickhan & Barth 1985, Parry & Brown 1959a). Das Innenvolumen der hydraulischen Beingelenke ist somit winkelabhängig.

Über eine Analyse der Bewegungen einzelner Beingelenke läßt sich also – bei Kenntnis der Winkel-Volumen-Kennlinie der jeweiligen Gelenke – auch die Veränderung des Haemolympfvolumens im Gelenkbereich ermitteln. Die Summe der Volumenveränderungen in den verschiedenen hydraulisch getriebenen Gelenken läßt wiederum Rückschlüsse auf die vom "Druckerzeugungsaggregat" zu leistende Volumenverschiebung zu. Allerdings muß beachtet werden, daß es bei einem System aus mehreren volumenverschiebenden Elementen¹ nicht möglich ist, einzelne Bereiche als Antrieb, andere dagegen als Kraftüberträger auszuzeichnen. Diese Unterscheidung ist nur in Abhängigkeit vom jeweiligen Aktivitätszustand zu treffen.

Zur Analyse der Volumenverschiebungen beim Sprung von *Cupiennius* müssen zunächst die Volumen-Winkel-Kennlinien der einzelnen Beingelenke ermittelt werden. Da die verschobene Haemolympfmenge von den Abmessungen des jeweiligen Gelenkes

¹ – Als solche lassen sich natürlich auch die hydraulischen Gelenke auffassen, die bei muskulär getriebener Beugung Haemolymphe in die angrenzenden Bereiche pressen.

abhängt, ist hierfür auch eine Untersuchung morphometrischer Größen erforderlich. Die morphometrischen Untersuchungen sollen Informationen über die Größenverhältnisse der verschiedenen interessierenden Körperabschnitte der Tiere liefern. Mit Hilfe dieser Daten kann aus der Länge eines Beines auf die Abmessungen der anderen Beine, der Gelenke oder auch auf die Größe des Prosoma geschlossen werden.

Weiter ist zu untersuchen, wie sich einzelne Beingelenke beim Sprung der Spinnen verhalten – ob sie gestreckt oder gebeugt werden, und welche Gelenkwinkel während der Stemmphase auftreten. Auch die Bewegung der Körperachse ist von wesentlichem Interesse, da sich hieraus Rückschlüsse auf die Funktion der verschiedenen Beinpaare ziehen lassen.

Schließlich sollen aus den kinematischen und volumetrischen Daten Informationen zur Größe der in den einzelnen Beingelenken, Beinen und dem gesamten Vorderkörper verschobenen Volumina gewonnen werden. Diese Größen geben Aufschluß über die Arbeit des hydraulischen Druckerzeugungssystems und über die Rolle der verschiedenen Beingelenke.

Bei der ersten Durchsicht der Videoaufnahmen konnte beobachtet werden, daß sich die großen Stacheln auf den Beinen der Spinnen bei Beginn der Sprungbewegungen aufrichteten. Erektile Stacheln wurden bereits von Gaubert (1892), Harris & Mill (1977) und Rovner (1980) für andere Spinnentaxa nachgewiesen. Die schlagartige Aufrichtung der Stacheln, die auch beim Beutefang (Melchers 1967) beobachtet werden konnte, ist ein deutliches Zeichen für einen Druckanstieg im Haemocoel der Spinnen. Um den Grenzdruck dieser Stachelaufrichtung zu ermitteln, erfolgte eine experimentelle Untersuchung an isolierten Beinen. Aus den Resultaten lassen sich Angaben über den Mindestdruck in den Beinen während der Beschleunigungsphase gewinnen.

Ein für die Untersuchung sehr wichtiges Ergebnis von Vorversuchen war die Feststellung, daß die in einer Reihe von Forschungsansätzen (insbesondere von neurophysiologischen Untersuchungen) als Versuchstier verwendete Jagspinne *Cupiennius salei* auch für die Untersuchung der hier gestellten Fragen sehr gut geeignet ist. Die Tiere zeigen ein weites Spektrum von Bewegungen und sind dabei in Experimentalsituationen sehr agil.

Weiterhin wird – quasi als "Exkurs" – eine ergänzende Untersuchung an einem anderen Taxon vorgenommen. *Perania nasuta* Schwendinger 1989 (Aranaea, Tetrablemmidae) zeichnet sich gemeinsam mit einigen verwandten Formen durch einen ungewöhnlichen Bau des Exoskelettes aus. Das Prosoma, das bei "normal" gebauten Spinnen in dorsoventraler Richtung deformabel ist, bildet bei *P. nasuta* eine steife Kapsel. Wird bei den meisten Spinnen der für die Beinbewegung nötige Haemolymphdruck die Kontraktion prosomaler Muskeln erzeugt, die den Carapax gegen das Sternum bewegen, so scheint diese Möglichkeit der Druckerzeugung bei *Perania* nicht zu bestehen, weil die Muskelarbeit gegen das versteifte Exoskelett bei weitem zu unökonomisch sein dürfte (Kropf, in

Vorb.). Um klären zu können, ob eine exoskeletale Struktur zu rigide ist um durch Muskelkontraktionen so weit verformt zu werden, daß nennenswerte Volumenverschiebungen auftreten, müssen Messungen zur Steifigkeit vorgenommen werden. Deren Ergebnisse sind dann mit den an "konventionell" gebauten Spinnen ähnlicher Körpergröße gemessenen Daten zu vergleichen.

Die Gliederung der vorliegenden Arbeit entspricht diesen Ausführungen: Zunächst werden die wichtigen morphometrischen Daten von *Cupiennius salei* ermittelt, daran anschließend die Winkel–Volumen–Kennlinien der verschiedenen Beingelenke. Dann erfolgt eine Analyse der Kinematik der Sprungbewegungen. Aus den Ergebnissen dieser Teiluntersuchungen werden anschließend die Volumenverschiebungen in den Gelenken, Beinen und dem gesamten Prosoma rekonstruiert. Schließlich folgt die vergleichende Untersuchung zur Steifigkeit des Prosomas von *Perania nasuta*. Im Abschnitt "Diskussion" werden die Ergebnisse der Untersuchungen gemeinsam behandelt.

4 Material und Methode

4.1 Morphometrische Messungen

Mit den morphometrischen Untersuchungen soll geklärt werden, inwiefern verschieden große Individuen von *Cupiennius salei* sich hinsichtlich ihrer Proportionen ähneln. Sofern kleine Individuen wie maßstabgerecht verkleinerte große Tiere aussehen, kann aus der Dimension eines Körperteils mit Hilfe eines größenunabhängigen Umrechnungsfaktors auf die Größe anderer Körperteile geschlossen werden.

Konkret soll aus den Beinlängen auf die Dimensionen der hydraulischen Beingelenke sowie die jeweilige Fläche des Carapax geschlossen werden. Die Beingelenke und der Carapax bilden als Hartteilsysteme Konstituenten der hydraulischen Antriebsmechanismen, wobei – zunächst hypothetisch – von einer hydraulischen Abkopplung des Opisthosoma vom lokomotorisch aktiven Vorderkörper ausgegangen wird².

Als Bezugsgröße für die Abschätzungen der verschiedenen Dimensionen soll die "reduzierte Länge" der vierten Beine genutzt werden, also die Summe der Längen von Femur, Patella-Tibia und Metatarsus. Zur Gewinnung der entsprechenden Umrechnungsfaktoren wird zunächst untersucht, inwieweit sich die Längen der 1. bis 3. Beine aus der Länge des 4. Beines ermitteln lassen. Weiterhin werden die Längen der Gelenkdrehachsen der Femoro-Patellargelenke und der Tibio-Metatarsalgelenke ebenfalls als Funktionen der reduzierten Länge des 4. Beines dargestellt. Schließlich wird die geometrische Beziehung zwischen der Länge des 4. Beines und der Flächengröße des Carapax ermittelt.

Die Messungen der Beindimensionen erfolgten mit Hilfe eines Stereomikroskopes (Zeiss STEMI 2000) mit Okularmikrometer. Die Kalibrierung wurde durch Abgleich mit einem Objekt-Mikrometer (2 mm in $\frac{1}{100}$ mm – Schritten) vorgenommen. Gemessen wurden Beindimensionen und Carapaxflächen von insgesamt 45 Exuvien. Der Vergleich mit den Beindimensionen frisch getöteter Individuen ergab, daß die Dimensionen der Exuvien nicht von denen der am frischen Tier gemessenen abweichen. Durch die Messung an den zahlreich verfügbaren Exuvien konnte eine wesentlich größere Datenbasis gewonnen werden.

Zur Bestimmung der horizontalen Flächengröße des Carapax wurde ein anderes Verfahren gewählt: Auf die Fläche eines Flachbettscanners (Mustek Paragon SP 800) wurde jeweils ein isolierter Carapax aufgelegt, außerdem ein Körper mit bekannten Dimensionen. Beide Objekte wurden bei einer Auflösung von 600 dpi gescannt. Mit Hilfe des Graphikpakets Adobe Photoshop wurden die Kontrastwerte der gewonnenen Bilder soweit angehoben, daß die Objekte gut vom Hintergrund unterscheidbar waren. Nun wurden die von den Objekten ausgefüllten Flächen schwarz, der umgebende Hintergrund weiß ein-

² Die Befunde von Paul et al. (1989) und Prestwich (1988) deuten darauf hin, daß eine solche Annahme problemlos getroffen werden kann; eine nähere Erörterung dieser Thematik erfolgt in der Diskussion.

gefärbt. Die Bilder des Referenzobjektes und des Carapax wurden in separaten Dateien gespeichert, in denen dann mit der Funktion "Histogramm" Zählungen der Pixel nach den jeweiligen Tonwerten vorgenommen wurden; die Zahl der schwarzen Pixel war proportional der Flächengröße des jeweiligen Objekts. Die Flächengröße ergab sich nun problemlos aus der Flächengröße des Referenzobjektes, multipliziert mit dem Quotienten aus Pixelzahl des Carapax und Pixelzahl des Referenzobjektes.

Die gewonnenen Daten wurden unter Verwendung der Softwarepakete Microsoft Excel 97 und Matlab 5.2 bearbeitet.

4.2 Volumenschiebungen bei Beinbewegungen

4.2.1 Versuchsaufbau und –Ablauf

Die Winkel-Volumen-Kennlinien für die einzelnen Beingelenke können experimentell durch direkte Messungen bestimmt werden. Der Aufbau zur Messung der Volumenschiebungen bei passiver Bewegung einzelner Beingelenke entspricht im Meßprinzip dem bei Parry & Brown (1959a) dargestellten Versuch. Abbildung 1 zeigt ein Schema des Aufbaus.

An der Basis des Femur abgetrennte Beine von drei juvenilen, verschieden großen Spinnen wurden jeweils an in einem mit Wasser gefüllten Silikonschlauch passenden Durchmessers befestigt. Dieser Schlauch wurde wiederum auf ein kurzes Glasrohr aufgesteckt, das über einen weiteren kurzen Silikonschlauch mit einem auf einem Teil seines Verlaufes zu einer Kapillare ausgezogenen Glasrohr verbunden war. Nach der Befestigung des Versuchsobjektes an der Meßkapillare wurde mit einer äußerst fein ausgezogenen weiteren Glaskapillare eine kleine Luftblase in die Meßkapillare eingebracht. Die Position dieser Luftblase konnte mit Hilfe einer Mikroliterspritze, deren Kanüle in den Verbindungsschlauch eingestochen wurde, justiert werden.

Bewegungen der hydraulischen Beingelenke verursachten eine Verschiebung der Flüssigkeit im System, die anhand der Bewegungen der Luftblase gemessen werden konnte. Das gesamte "Meßsystem" wurde mit Nadeln auf einer liegenden, weißen Kartonfläche fixiert. Da die Volumenschiebungen getrennt für das Femoro-Patellargelenk und das

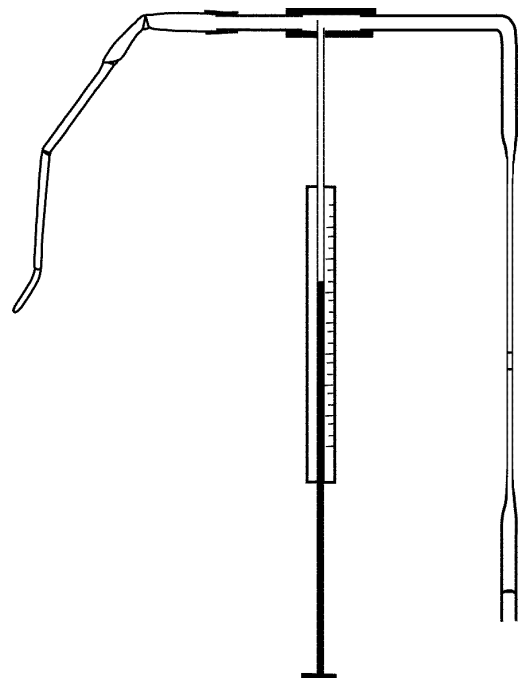


Abbildung 1. Schema des Versuchsaufbaus für die Messung der Volumenschiebung bei Gelenkbewegungen. Bewegungen der Beingelenke führen zu Verschiebungen der Luftblase in der Kapillare.

Tibio-Metatarsalgelenk gemessen werden sollten, wurde zunächst das erstere mit weiteren Nadeln so fixiert, daß keine Bewegungen erfolgen konnten. Dann wurde die Volumenverschiebung bei Bewegungen des Tibio-Metatarsalgelenks gemessen. Anschließend wurde das Tibio-Metatarsalgelenk versteift, indem ein kleiner, gerader Holzsplitter mit dünnem Zwirnsfaden sowohl an der Tibia als auch am Metatarsus befestigt wurde.

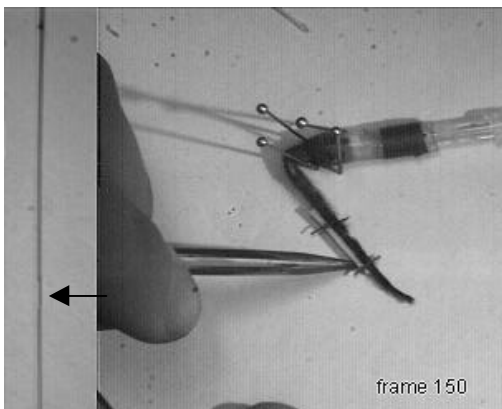
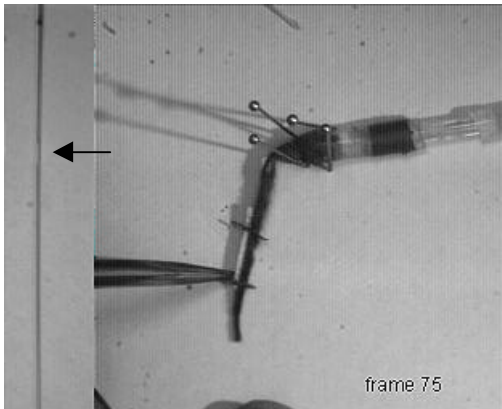
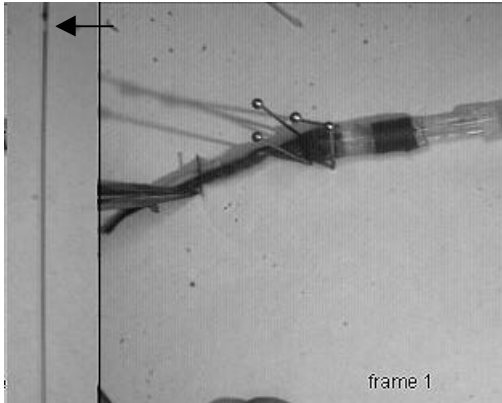


Diagramm 2. Einige Bilder aus einer Meßsequenz zur Volumenverschiebung bei Beinbewegungen. In den linken Teilen der Bilder ist die Luftblase in der Meßkapillare erkennbar (Pfeil), die durch die Gelenkbewegungen verschoben wird.

Nach Entfernung der Fixierungsnadeln konnte nun das Femoro-Patellargelenk bewegt werden.

Abbildung 2 zeigt eine Bildsequenz aus der Messung an einem Bein. Den Beugungen des Femoro-Patellargelenks entsprechen Bewegungen der Luftblase in der Meßkapillare.

Zur Dokumentierung der Messungen und zur vereinfachten Auswertung der Meßergebnisse wurde das weiter unten in Abschnitt 4.3.2 eingehender beschriebene Hochgeschwindigkeits – Videosystem genutzt. Eine Kamera wurde zur Aufnahme der Luftblase in der Kapillare verwendet, eine weitere diente der Aufnahme der passiven Beinbewegungen (Bildfrequenz: 31 Hz). Da es sich in beiden Fällen um planare Bewegungen handelte, konnte auf die aufwendige dreidimensionale Kalibrierung des Systems verzichtet werden, statt dessen wurde mit Hilfe von Millimeterpapier eine zweidimensionale Kalibrierung vorgenommen. Zur volumetrischen Kalibrierung des Kapillarrohres wurde eine Mikroliterspritze (5 µl in 0.1 µl-Schritten, Hamilton) verwendet. Der Kolben dieser Spritze wurde manuell vor- und zurückbewegt, die dabei verschobenen Volumina konnten direkt an der Spritze abgelesen werden. Die durch die Volumenverschiebung jeweils veränderte Position der Luftblase wurde synchron mit der anderen Hochgeschwindigkeits-Videokamera aufgezeichnet.

Anfänglich traten Schwierigkeiten bei der

Befestigung der Spinnenbeine im Silikonschlauch auf: Eine sehr starke Hysterese der Meßwerte deutete auf Undichtigkeiten in der Befestigung hin. Nach einigen Versuchen konnte eine bei nicht allzu großen Drucken vollkommen dichte Befestigung der Beine im Silikonschlauch folgendermaßen erreicht werden: Zunächst wurde das frisch abgetrennte Bein an seinem proximalen Ende mit Zwirnsfaden umwickelt, bis der gewünschte, an das Lumen des Schlauches angepaßte Durchmesser erreicht war. Nach Durchtränkung der Umwicklung mit handelsüblichem Sekundenkleber entstand so eine solide "Armierung" der relativ weichen Cuticula, die eine Einführung in den Silikonschlauch erleichterte. Nach der Justierung des Beines in der Öffnung des Silikonschlauches wurde auch dieser im Bereich der Verbindungsstelle fest mit Zwirn umwickelt, der dann abermals mit Sekundenkleber getränkt wurde. Bereits nach sehr kurzer Trockenzeit konnte auf diese Weise eine feste und dichte Verbindung mit dem Schlauch erreicht werden.

Der Versuch, in der geschilderten Weise auch das Winkel-Volumen-Verhalten des Trochantino-Femoralgelenkes zu untersuchen, scheiterte an der Problematik der Befestigung. Die Coxa der Tiere war zu kurz, um sie in der beschriebenen Weise in einem Silikonschlauch zu befestigen. Versuche mit anderen Befestigungsmethoden (Einkitten mit pastosem Polyesterharz und einer Reihe anderer Klebstoffe) erbrachten ebenfalls keinen Erfolg, ebenso wie der Versuch, die Befestigung am Femur vorzunehmen und das proximale Ende der Coxa abzudichten.

Bei den Experimenten zeigte sich, daß eine Hysterese auftritt, die in ihrem Ausmaß vom Durchmesser der verwendeten Meßkapillaren abhängt: Je dünner die Kapillaren, desto stärker die Hysteresen. Der Grund für dieses Verhalten ist wahrscheinlich der auftretende Staudruck bei schnellen Volumenschiebungen. Um diese Fehlerquelle zu minimieren wurde darauf geachtet, die Beingelenke möglichst langsam zu bewegen. Durch die Verwendung dicker Kapillaren hätte sich zwar eine Verringerung der Hysteresen erreichen lassen, dies wäre allerdings aufgrund der stark begrenzten Bildauflösung des Kamerasystems mit einer entsprechenden Verringerung der Meßgenauigkeit verbunden gewesen, weil nur noch kleine Veränderungen der Flüssigkeitssäule in der Kapillare aufgetreten wären. Dementsprechend wurde versucht, bei der Wahl der Meßkapillare einen günstigen Kompromiß zwischen Ablesegenauigkeit und Minimierung auftretender Staudrucke zu finden.

Die Gewinnung der Rohdaten erfolgte durch Bestimmung der Positionen der Luftblase in der Kapillare und des Spritzenstempels (bei der Kalibrierung), resp. der Luftblasenposition und der Winkel des untersuchten Beingelenkes. Dazu wurde das Analyseprogramm WINAnalyse verwendet.

4.2.2 Datenauswertung

Zur Auswertung der Primärdaten mußte zunächst die Kennlinie der Meßkapillare ermittelt werden. Hierzu wurde die Strecke zwischen den Positionen des Mikroliter-

Spritzenkolbens bei maximaler und minimaler Füllung der Spritze bestimmt. Als Resultat ergab sich ein Umrechnungsfaktor mit der Einheit $\text{ml}\cdot\text{mm}^{-1}$, anhand dessen sich aus den Positionsdaten des Spritzenstempels das Füllvolumen errechnen ließ.

Die Kennlinie der Meßkapillare ergibt sich durch Auftragen der Luftblasenpositionen in der Meßkapillare gegen das Füllvolumen der Mikroliterspritze. Um die Ungenauigkeiten und die unvermeidbaren Hysteresen auszugleichen, wurde mit Hilfe von Matlab 5.2 ein Polynom zweiten Grades an die Daten angepaßt. Die resultierende Gleichung beschreibt den Zusammenhang zwischen der

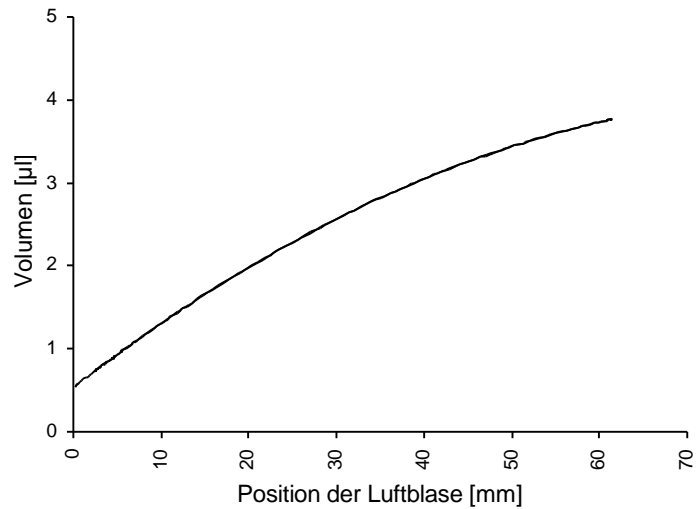


Diagramm 1. Kalibrierkurve der für die Volumenmessungen verwendeten Kapillare.

Luftblasenposition in der Meßkapillare und dem Füllvolumen. Die Kalibrierkurve für die verwendete Meßkapillare ist in Diagramm 1 gezeigt. Mit Hilfe der bei der Kalibrierung gewonnenen Gleichung wurden anschließend die Positionsdaten der Luftblasen in der Meßkapillare in die entsprechenden Volumenwerte umgerechnet.

Bei vielen Primärdaten war eine Hysterese zu beobachten, speziell bei Messungen der winkelabhängigen Volumenschiebungen des Tibio-Metatarsalgelenkes. Die genaue Beobachtung der Gelenkmembran des Femoro-Patellargelenkes lieferte die Erklärung für dieses Verhalten: Bei Streckung des Tibio-Metatarsalgelenkes führte der durch den Strömungswiderstand in der Meßkapillare bedingte Unterdruck zu einem Kollabieren der Gelenkmembran des Femoro-Patellargelenkes. Damit wurde das "Zurücksaugen" der Flüssigkeitssäule im Meßsystem gebremst. Um die Meßfehler gering zu halten, wurde daher nur die Volumenschiebung bei der Gelenkbeugung in der Auswertung berücksichtigt. Hierbei herrschte im Meßsystem ein Überdruck, so daß, wie bei der lebenden Spinne, die Gelenkmembranen voll turgeszent waren. Da die Bewegungen mit näherungsweise gleichmäßiger Geschwindigkeit vollzogen wurden und die Steigung der Winkel-Volumen-Kurve nicht druckabhängig ist (siehe Parry & Brown 1959a), kann von einer guten Meßgenauigkeit ausgegangen werden.

Bei der Auswertung ergaben sich einige methodische Schwierigkeiten. So war die Frage problematisch, welche Gelenkposition als "Nullpunkt" hinsichtlich des im Gelenkbereich befindlichen Flüssigkeitsvolumens zu definieren ist. Wenn die verschobenen Volumina in linearem Zusammenhang mit dem Gelenkwinkel stehen würden, entstünde kein Problem: Aus den gemessenen Volumenschiebungen könnte dann (unter der Annahme,

das bei einem Gelenkwinkel von 0° auch das Flüssigkeitsvolumen im Gelenk null ist) direkt ein absoluter Wert für das Gelenkvolumen bei gegebenem Winkel ermittelt werden. Aufgrund der von Parry & Brown (1959a) gezeigten Daten war aber anzunehmen, daß das Gelenkvolumen nicht linear vom Gelenkwinkel abhängig ist. Um die bei der kinematischen Untersuchung ermittelten Gelenkwinkel in jedem Fall bestimmten Gelenkvolumina zuordnen zu können, wurden die Volumen-Winkel-Kennlinien durch Interpolation für größere als die aufgrund der Gelenkanatomien möglichen Drehbereiche dargestellt: In der Auswertung wurden zunächst Polynome zweiten Grades an die Primärdatenreihen angepaßt. Anschließend wurden mit Hilfe dieser Polynome für Gelenkwinkel zwischen 40° und 180° die entsprechenden Volumenwerte in Schritten von 1° berechnet. Schließlich wurden die Volumenwerte normiert, indem jeweils von allen Volumenwerten das für den Winkel von 40° berechnete Volumen abgezogen wurde; V_j bei 40° war somit der willkürlich festgelegte "Volumen-Nullpunkt". Mit einer Streckung der Beingelenke wächst das Volumen im Inneren der Gelenke, die Volumen-Winkel-Kurve ist ansteigend. Tatsächlich unterschritten die Winkel der Femoro-Patellargelenke in keinem Fall 50° ; die minimalen Winkel des Tibio-Metatarsalgelenks waren noch größer (um 70°).

Um die für die drei Individuen gewonnenen Meßkurven miteinander vergleichbar zu machen, mußten sie auf gleiche Gelenkabhessungen normiert werden. Dies erfolgte entsprechend der Abhängigkeit der Volumina geometrisch ähnlicher Körper von der dritten Potenz ihrer linearen Dimensionen. Bei gegebenem Gelenkwinkel und bekanntem Volumen V_j eines Gelenks mit der Drehachsenlänge l_j kann für geometrisch ähnliche Gelenke mit anderer Drehachsenlänge l_x das entsprechende Volumen V_x gemäß folgender Gleichung berechnet werden:

$$V_x = V_j (l_j^3 l_x^{-3}) \quad (1)$$

Zur späteren Berechnung der Volumenverschiebungen bei Sprüngen wurden die Kurven auf eine Drehachsenlänge von 1 mm normiert. Dann wurden die drei Kurven zu einer Durchschnittskurve zusammengefaßt, indem der Mittelwert der Volumina für jeden Winkel berechnet wurde. Schließlich wurde ein Polynom zweiter Ordnung an die resultierende Kurve angepaßt, das somit das Gelenkvolumen als Funktion des Gelenkwinkels für einen Bereich von 40° bis 180° beschreibt.

Beispielhaft läßt sich das Vorgehen anhand der Volumen-Winkel-Kennlinie für das Femoro-Patellargelenk des vierten Beines darstellen:

In den Diagramm 2, 3 und 4 sind die drei Volumen-Winkel-Verläufe dargestellt, die aus der Umrechnung der Längen- und Winkelinformationen (Analyse mit WINAnalyse und Matlab 5.2) gewonnen wurden. Durch Anpassen eines Polynoms zweiten Grades an die jeweiligen Kurven lassen sich die Volumina als Funktionen der Winkel beschreiben. Nun werden die Polynome für Winkel von 40° bis 180° gelöst, und das jeweilige Volumen bei

40° gleich Null gesetzt. Diagramm 5 zeigt das Resultat: Die Winkel-Volumen-Kurven der drei Gelenke. Um zu testen, ob die Beingelenke einander geometrisch ähnlich sind, wurden nun die jeweiligen Volumenwerte der drei Gelenke gemäß Gleichung 1 auf eine Drehachsenlänge von 1 mm umgerechnet; die Ergebnisse sind in Diagramm 6 gezeigt. Schließlich wurden die Mittelwerte dieser Volumina berechnet, und die so gewonnene Volumen-Winkel-Kennlinie wiederum mit Hilfe eines Polynomes zweiten Grades beschrieben.

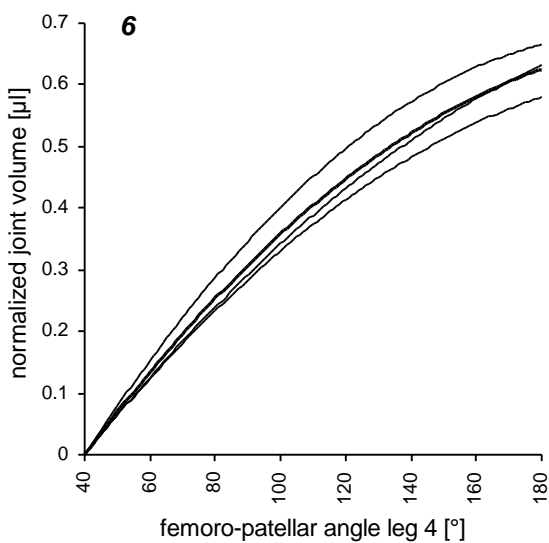
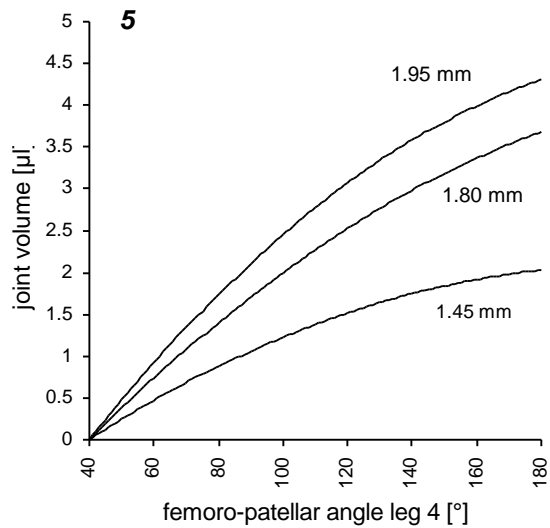
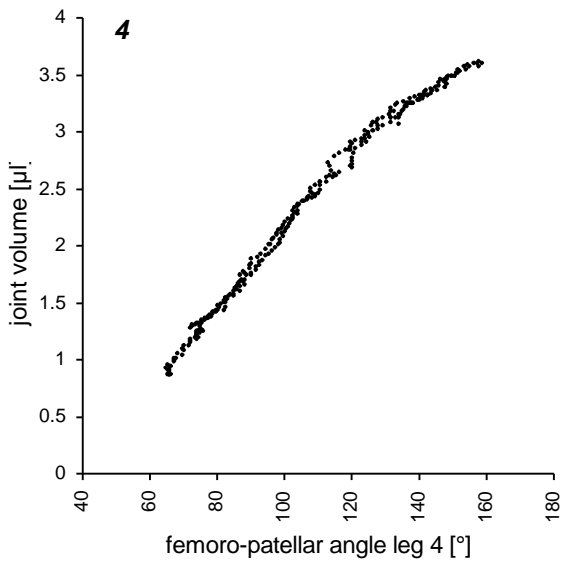
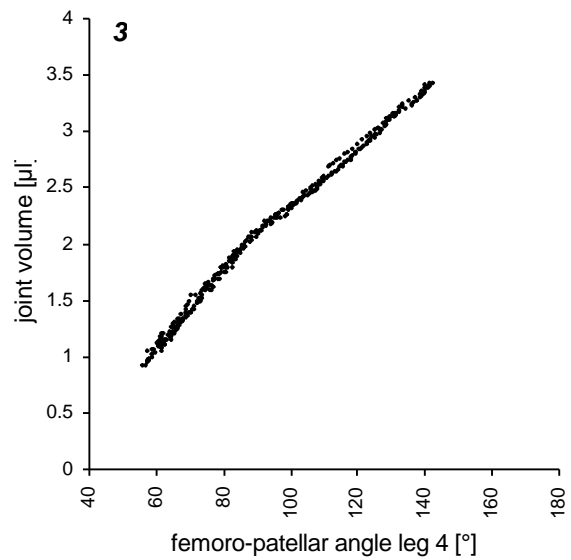
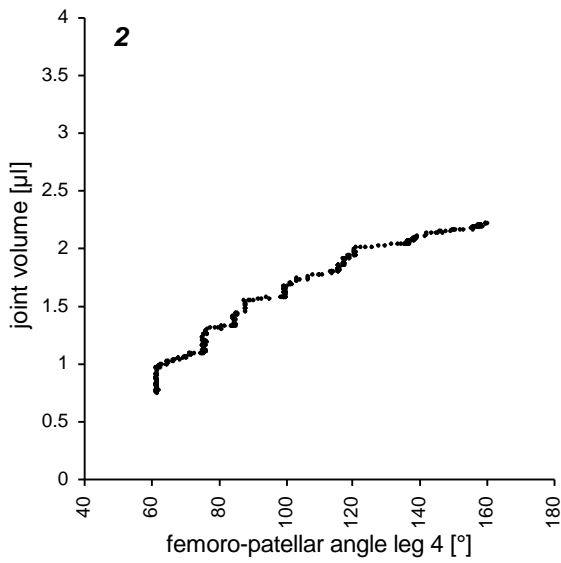


Diagramme 2, 3 und 4. Aus den Rohdaten errechnete Winkel-Volumen-Verläufe des Femoro-Patellargelenks des vierten Beines für die drei untersuchten Individuen.

Diagramm 5. Mit Hilfe von angepaßten Polynomen auf einen Bereich von 40° bis 180° umgerechnete Volumenverläufe. Das Volumen bei 40° wurde auf Null gesetzt, an den Kurven sind die jeweiligen Gelenkachsenlängen verzeichnet.

Diagramm 6. Auf eine Gelenkachsenlänge von 1 mm normierte Volumen-Winkel-Kurven für die drei Gelenke. Die fett eingezeichnete Linie zeigt den Durchschnittswert an.

4.3 Kinematische Untersuchungen

4.3.1 Versuchstiere

Die Versuche zur Kinematik des Sprungverhaltens wurden an 42 Individuen unterschiedlicher Entwicklungsstadien der südamerikanischen Jagdspinne *Cupiennius salei* (Keys.) vorgenommen, die aus den Zuchten von Dr. E. A. Seyfarth (Zoologisches Institut der Johann Wolfgang Goethe – Universität, Frankfurt am Main) und Prof. Dr. F. G. Barth (Zoologisches Institut der Universität Wien) stammten. Die Tiere wurden bei Raumtemperatur (21° - 23° C) einzeln in Plastikgefäßen gehalten und erhielten wöchentlich eine Grille entsprechender Größe sowie Wasser *ad libitum*.

Aufnahmen mit einer für die Auswertung hinreichend guten Qualität wurden für insgesamt 17 Individuen gewonnen. Tabelle 1 zeigt die sofort nach den Experimenten bestimmten Körpermassen der Versuchstiere, sowie die reduzierten Längen (also die Summe der Längen von Femur, Patella-Tibia und Metatarsus) der vierten Beine, die die Größe der Versuchstiere charakterisieren.

Masse [g]	Länge des 4. Beines [mm]
0.1115	12.2
0.1119	12.9
0.1168	16.0
0.1269	15.7
0.1304	16.3
0.1447	16.3
0.1548	17.0
0.2042	17.3
0.4357	23.4
0.8392	25.3
0.8453	24.9
0.8718	24.2
0.9803	27.1
1.1998	31.5
1.2569	33.7
2.9283	45.2
3.2483	49.5

Tabelle 1. Körpermassen und reduzierte Hinterbeinlängen der Versuchstiere, mit denen hinreichend gut auswertbare Videoaufnahmen gewonnen werden konnten.

Das Anbringen von Markierungen auf den Beinen der Spinnen hätte die kinematische Auswertung erleichtert, aber eine Betäubung der Tiere, etwa durch Kälteeinwirkung oder Begasung mit CO₂, nötig gemacht. Da die Folgen einer solchen Betäubung für das Bewegungsverhalten nicht abgeschätzt werden konnten, und auch nicht abzusehen war, wie die Sensorik der Spinnen durch das Auftragen von Farben oder Klebstoffen auf die Beine beeinflusst wird, wurde darauf verzichtet.

4.3.2 Videosystem

Die kinematischen Daten wurden mit einem rechnerbasierten Hochgeschwindigkeits-Videosystem (Mikromak CAMSYS) gewonnen. Dieses System speichert die aufgezeichneten Bilder in einer Schleife des Arbeitsspeichers, so daß auch *nach* einem interessierenden Ereignis getriggert werden kann. Die Bildsequenzen wurden als Dateien gespeichert. Die Auflösung der erhaltenen Graustufenbilder betrug 256 mal 256 Pixel, die gewählte Bildfrequenz lag bei 500 Hz. Höhere zeitliche Auflösungen wären technisch möglich. Allerdings hätten damit erhebliche Verluste in der graphischen Auflösung der Bilder in Kauf genommen werden müssen, sowie eine Reduzierung von Helligkeit und Kontrast der Bilder. Dies wiederum hätte eine wesentlich stärkere Ausleuchtung des Bildfeldes erforderlich gemacht, was sich durch die damit verbundene stärkere Strahlungswärme der Scheinwerfer negativ auf das Verhalten der Versuchstiere ausgewirkt hätte (siehe folgender Abschnitt). Der gewählte Bildausschnitt wurde jeweils der Größe der untersuchten Individuen angepaßt, wobei ein Kompromiß zwischen ausreichend detaillierter Abbildung und möglichst großem Bildfeld gefunden werden mußte.

4.3.3 Versuchsaufbau

In Vorversuchen wurde deutlich, daß die Tiere nicht oder nur schwer zum Springen bewegt werden konnten, wenn sie sich auf ausgedehnten, ebenen Oberflächen befanden. Daher wurde für die Untersuchung des Sprungverhaltens ein spezieller Aufbau konstruiert: Auf einer Basis aus Pappkarton wurde in einer Höhe von 16 cm eine waagrechte „Absprungplattform“ aus Pappe und Kunststoff angebracht, deren Ende ähnlich einem Sprungbrett vorragte, dabei allerdings nicht federte, sondern steif war. Auf der Unterseite wurde die Absprungplattform mit Fluon (Sigma Aldrich) bestrichen. Dies ist eine wäßrige Dispersion einer teflonähnlichen Substanz; die Behandlung von Oberflächen mit Fluon sollte die Haftung der Tarsen vermindern. Damit sollte verhindert werden, daß die Spinnen auf die Unterseite der Plattform flüchten. Die Breite der verwendeten Absprungplattform wurde der Beinspannweite der jeweils untersuchten Tiere angepaßt, damit sie sich beim Absprung in jedem Fall im Sichtfeld aller drei verwendeten Kameras befanden. Der Versuchsaufbau wurde mit einer senkrechten, etwa 20 cm hohen Begrenzungswand aus Pappe umgeben, die eine minimale horizontale Distanz von circa 35 cm zur Absprungplattform hatte. Zwei Kameras waren seitlich der Plattform aufgestellt, die dritte

Kamera war von oben auf den Aufbau gerichtet. Eine genaue Bestimmung der Kamerapositionen war unnötig, weil diese bei der Auswertung über die verwendete Software errechnet wurden.

Der Versuchsaufbau wurde von drei Scheinwerfern mit einer Leistung von jeweils 500 W ausgeleuchtet. Bei ersten Versuchen zeigte sich, dass insbesondere sehr junge Tiere empfindlich auf die Erwärmung durch die Scheinwerfer reagierten. Dies wird aus dem Tod von vier Jungtieren innerhalb von 24 Stunden nach längerer Wärmeexposition bei Versuchen gefolgert. In den nachfolgenden Versuchen wurde darauf geachtet, die Exposition kürzer zu halten, woraufhin keine Tiere mehr nach den Versuchen verendeten.

4.3.4 Kalibrierung des Videosystems

Für die Kalibrierung der Videosequenzen bei der Auswertung werden Aufnahmen von Körpern bekannter Geometrie benötigt. Hierfür wurden Modelle aus LEGO - Bausteinen verwendet. Diese haben den Vorteil der modularen Erweiterbarkeit bei gleichzeitig sehr konstanten Dimensionen. Die Aufnahmen des Kalibrierkörpers wurden jeweils unmittelbar vor und nach den Experimenten angefertigt. Wenn es zu Veränderungen an den Kameraeinstellungen oder zur Berührung der Stative mit möglicher Verschiebung der Kamerapositionen kam, wurden jeweils erneute Kalibrierungen vorgenommen.

4.3.5 Versuchsablauf

Die Periode der größten Aktivität von *Cupiennius salei* liegt in den ersten Stunden nach Einbruch der Dunkelheit (Seyfarth 1980). Dementsprechend wurden die Versuche vom späten Nachmittag bis zum Ende der ersten Nachthälfte vorgenommen, um zumindest grob dem Bereich der natürlichen Aktivitätsphase der Tiere zu entsprechen.

Um Videoaufnahmen des Sprungverhaltens zu gewinnen, wurden die Spinnen zunächst auf der Oberfläche der Absprungplattform platziert, indem sie durch vorsichtige Berührungen mit einem feinen Pinsel aus den Hälterungsgefäßen getrieben wurden. Dabei kam es in einigen Fällen auch zu Angriffsreaktionen, bei denen die Spinnen mitunter mehrmals in den Pinsel bisßen und diesen mit den vorderen Beinpaaren zu sich hin zogen. Meist konnten die Tiere aber dazu bewegt werden, langsam auf die Absprungplattform zu laufen. Als problematisch für den Versuchsablauf erwies sich das weitere Verhalten der Spinnen, die in den weitaus meisten Fällen unmittelbar nach dem Verlassen des Hälterungsgefäßes von der Ober- auf die Unterseite der Absprungplattform liefen. Trotz der Beschichtung mit Fluon konnten sich die Spinnen dort halten, indem sie sich mit den Krallen an den Kanten der Plattform festhielten. Durch leichte Berührungen mit dem Pinsel gelang es aber meist, die Tiere wieder auf die Oberseite der Plattform zu treiben.

Das Sprungverhalten wurde durch verschiedene Reize ausgelöst. Die rasche Annäherung großer Silhouetten, beispielsweise rasches Winken mit der Hand in Richtung der

Spinne, führte mitunter zu Sprüngen, meist aber zu sehr rascher Flucht auf die Plattformunterseite. Gleiche Effekte konnten durch kurzes Anblasen der Spinnen ausgelöst werden, wobei offenbar eine sehr rasche Gewöhnung eintrat, so daß ein Tier nach zwei- bis dreimaligem Anblasen bereits nicht mehr darauf reagierte. Besserer Erfolg ließ sich durch Berührungen mit dem Pinsel erzielen. Vorsichtiges „Ärgern“ der Spinnen durch Berührungen im vorderen Bereich des Körpers führte zum typischen Drohverhalten, bei dem die Tiere die vorderen beiden Beinpaare nach vorne und oben ausstreckten und ihren Körper in Richtung der Störung orientierten. Aus diesem Verhalten heraus konnten durch fortgesetztes vorsichtiges Reizen der Spinnen weite Sprünge von der Plattform ausgelöst werden.

Nach der Beobachtung eines Absprunges wurde das Kamerasystem durch Knopfdruck ausgelöst, so daß die dem Triggern vorausgegangenen zwei Sekunden im Arbeitsspeicher des Rechners gehalten wurden. Nach einer visuellen Einschätzung der Bildsequenz wurde entschieden, ob sie dauerhaft gespeichert werden sollte; die Speicherung erfolgte zunächst auf einer externen Festplatte. Eine erste Einschätzung der Aufnahme, die Uhrzeit und besondere Beobachtungen wurden im Versuchsprotokoll festgehalten, weiterhin die Dateinamen der entsprechenden Kalibrierungsaufnahmen. Nach jedem Versuchstag erfolgte eine Sicherung der gewonnenen Rohdaten auf CD.

Unmittelbar nach den Aufnahmen wurden die Körpermassen der untersuchten Spinnen mit einer Laborwaage (Sartorius) bestimmt.

4.3.6 Auswertung

Zur Analyse der Bewegungsdaten wurde das Softwarepaket WINAnalyze (Mikromak) genutzt. Hiermit war es möglich, die Position von Punkten, die Distanz zwischen Punkten und die Winkel zwischen Segmenten im Raum zu bestimmen. Weiterhin bietet diese Software die Möglichkeit, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen von Punkten und Winkeln direkt auszugeben. Allerdings ergaben sich hierbei Schwierigkeiten, weil die bei der manuellen Digitalisierung unvermeidlichen Positionierungs-Ungenauigkeiten zum Auftreten von Geschwindigkeits- und Beschleunigungsspitzen in den Analysedaten führten. Daher wurden diese Größen mit Hilfe der Software Matlab 5.2 berechnet, indem die Koordinaten der jeweiligen Punkte in den drei Raumrichtungen ausgewertet wurden. Die vertikale Position ergab sich direkt aus den entsprechenden Koordinaten der Punkte; die horizontale Geschwindigkeit wurde durch Auswertung der beiden horizontalen Koordinaten gewonnen. Als geeignete Methode zur Glättung der Rohdaten erwies sich die Verwendung eines gleitenden Polynoms: Hierbei wurde an jeden Datenpunkt unter Verwendung von jeweils vier weiteren Datenpunkten zu beiden Seiten ein Polynom zweiten Grades angepaßt. Dabei gehen die vier ersten und letzten Datenpunkte jedes Datensatzes verloren, gleichzeitig werden aber die Fehler, die beim Anpassen von Polynomen an die gesamte Datenreihe auftreten, weitgehend vermieden. Für jeden Datenpunkt konnte

nun die erste Ableitung des angepaßten Polynoms – also die momentane Geschwindigkeit – bestimmt werden. Die zweite Ableitung hätte entsprechend die momentane Beschleunigung ergeben. Jedoch wurde auf die Ermittlung von Beschleunigungsverläufen aus den kinematischen Daten bewußt verzichtet, da die resultierenden Kurven aufgrund der zwangsläufigen Fehler in den Primärdaten keine hinreichend verlässliche Aussage ermöglicht hätten. Statt dessen wurden Spitzenbeschleunigungen auf eine vergleichsweise "konservative" Weise abgeschätzt: Nach der Inaugenscheinnahme des jeweiligen Geschwindigkeitsverlaufs wurde ein ausgedehnteres Zeitintervall mit der größten Gesamt-Geschwindigkeitsänderung abgeschätzt und die Geschwindigkeitsdifferenz in diesem Intervall durch die entsprechende Zeitdifferenz dividiert. Einen monotonen Geschwindigkeitsanstieg vorausgesetzt³, stellt der so ermittelte Wert einen Mindestbetrag für die im betrachteten Intervall auftretende Maximalbeschleunigung dar: Sofern im untersuchten Intervall geringere Beschleunigungen auftreten würden, müßte zeitweise auch eine höhere Beschleunigung erfolgen, damit der entsprechende Durchschnittswert zustande käme.

Die aufgrund der begrenzten Kalibrierungsgenauigkeit von WINAnalyse auftretenden Fehler bei der Positionsbestimmung der gesetzten Punkte lagen weit unterhalb der Fehler, mit denen durch die Ungenauigkeiten beim Setzen der Punkte zu rechnen war. Oftmals wurden Fehlergrößen von weniger als 0.1 mm bei der Kalibrierung erreicht, weshalb auf eine gesonderte Betrachtung dieser Fehlerfaktoren hier verzichtet werden kann. Wegen der bei schnellen Bewegungen recht großen Bewegungsunschärfen ist von mit den Geschwindigkeiten der zu verfolgenden Punkte zunehmenden Fehlern bei der Digitalisierung zu rechnen. Dementsprechend wurde die Digitalisierung nur so weit vorgenommen, wie die zu untersuchenden Punkte hinreichend gut erkennbar waren. Die Punktverfolgung an den Beingelenken wurde aus diesem Grund in der Regel einige Bilder nach dem Abheben der entsprechenden Tarsen abgebrochen. Da genau bekannte "Referenzbewegungen" nicht verfügbar waren, kann der Fehler bei der Digitalisierung lediglich grob abgeschätzt werden: Für langsame Bewegungen ist ein Fehler von nicht mehr als 5% anzunehmen, bei schnellen Bewegungen gegen Ende der Beschleunigungsphasen ist von Fehlern um 10% auszugehen.

Die Beine wurden in der Analyse zu drei funktionellen Segmenten reduziert (Abb. 3): Femur, Patella-Tibia und Metatarsus. Daher mußten zur Untersuchung der Beinkinematik vier Punkte verfolgt werden, die den wichtigsten Beingelenken entsprechen: Der coxale Gelenkkomplex – der hier als funktionelles proximales Gelenk des Femur interpretiert wird –, das Femoro-Patellargelenk, das Tibio-Metatarsalgelenk und das Metatarso-Tarsalgelenk. Die Summe der Länge der funktionellen Segmente wird im weiteren als die

³ – Von dem ohne weiteres ausgegangen werden kann, da vernünftigerweise nicht anzunehmen ist, daß die Tiere innerhalb von wenigen Millisekunden – unterhalb der Analysegenauigkeit – stark abbremsen und wieder beschleunigen. Die analysierten geglätteten Datenreihen waren in allen Fällen monoton steigend.

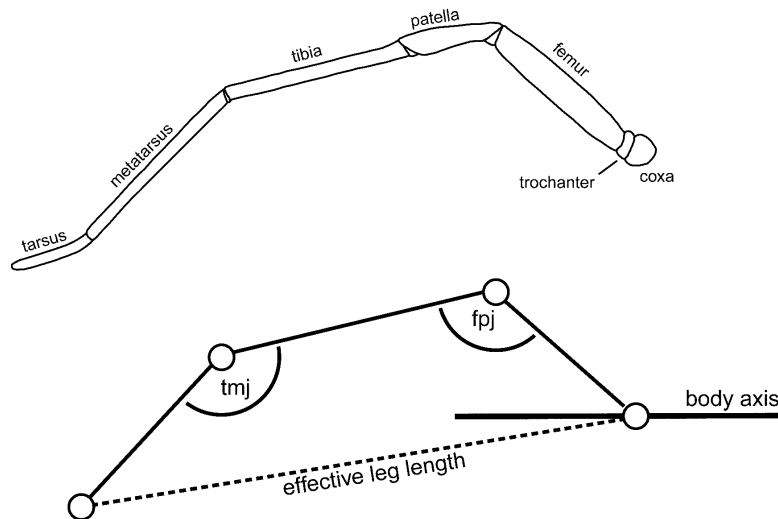


Abbildung 3. Für die Analyse wurde das Bein in drei funktionelle Segmente untergliedert. Aus der Distanz zwischen Coxa und Metatarsus-Tarsus-Gelenk ergibt sich die effektive Beinlänge.

reduzierte Beinlänge bezeichnet. Demgegenüber stellt die Distanz zwischen dem coxalen Gelenkkomplex und dem Metatarso-Tarsalgelenk ein Maß für die Beugung des jeweiligen Beines dar. Dieser Wert soll als *effektive Beinlänge* bezeichnet werden. Wenn das Bein vollständig gestreckt ist, ist die effektive gleich der reduzierten Beinlänge. Bei einer vollständigen Beugung des Beines würden sich Coxa und das Metatarso-Tarsalgelenk schließlich berühren, womit die effektive Beinlänge den Betrag Null hätte. Bei der Auswertung der Beingelenkwinkel ergaben sich technische Schwierigkeiten, die aus der Arbeit mit nur drei Kameras resultieren: Die analysierten Gelenkwinkel wurden jeweils durch die Positionen von drei Punkten bestimmt. Wenn die durch diese drei Punkte gebildete Ebene während der Bewegung genau senkrecht zur Bildebene von einer der Kameras zu liegen kam, trat regelmäßig ein "Umklappen" der Winkel auf, weil die Werte von der Software anschließend nicht mehr über die "Innenseite", sondern über die "Außenseite" der Beinsegmente berechnet wurden. Diese Fehler, die sich in den Datenreihen durch Sprünge in den Meßwerten (um den Differenzbetrag zwischen dem korrekten Gelenkwinkel und 360°) bemerkbar machten, wurden durch manuelle Korrektur der Datenreihen korrigiert. Dabei wurden die fehlerhaften Werte von 360° abgezogen, und der so erhaltene korrigierte Betrag in die Wertetabelle eingetragen. Dabei wurde die Bildsequenz zur Kontrolle verwendet.

Die Kinematik der Körperlängsachse erwies sich als äußerst schwierig analysierbar, weil keine deutlichen Strukturen zur manuellen Digitalisierung genutzt werden konnten und außerdem mitunter Bewegungen des Opisthosomas relativ zum Prosoma auftraten. Die Längsachse des Prosoma, die als Bezugssystem ideal geeignet wäre, war wegen der geringen Länge dieses Körperabschnittes nicht nutzbar, zumal auch dies die Anbringung von Markierungen nötig gemacht hätte. Um zumindest zu tendenziellen Aussagen über die Kinematik der Körperachse zu kommen, wurde das anteriore Ende des Prosoma im Bereich der Chelizeren sowie das posteriore Ende des Opisthosoma an den Spinnwar-

zen als Indikatoren für die Bahn der Körperlängsachse genutzt. Da das Opisthosoma während des Absprunges zuweilen nach oben und vorne gebogen wurde, sind die kinematischen Daten des Prosoma-Vorderendes als genauere Informationen über die Bahn des Körperschwerpunktes zu bewerten. Veränderungen in der Orientierung der Körperlängsachse konnten durch Analyse ihrer Bahn relativ zu drei festen Punkten auf der Absprungplattform ermittelt werden.

4.4 Druckabhängigkeit der Stachelaufrichtung

4.4.1 Vorversuche

Einige nicht-quantitative, manuelle Experimente an frisch toten *C. salei* lieferten erste Befunde zur Druckabhängigkeit der Stachelaufrichtung. Wenn ein einzelnes Bein vorsichtig mit einer weichen Pinzette gequetscht wurde, kam es zu einem bestimmten Zeitpunkt zu einer plötzlichen, augenscheinlich synchronen Aufrichtung der Beinstacheln. Es wurde versucht, den Druck möglichst langsam zu steigern, um eine eventuelle Reihenfolge in der Aufrichtung festzustellen, die bei nur geringen Druckunterschieden für eine differenzierte Drucksensibilität der verschiedenen Stacheln gesprochen hätte. Selbst beim Versuch, die Pinzette so langsam als möglich zuzudrücken, konnte unter diesen Versuchsbedingungen keine deutliche Reihenfolge in der Stachelaufrichtung beobachtet werden.

4.4.2 Versuchsaufbau und -ablauf

Die Messungen des Grenzdruckes der Stachelaufrichtung erfolgten an zwei Individuen unterschiedlicher Körpergröße (reduzierte Länge der Hinterbeine 42 mm und 34 mm). Die Spinnen wurden zunächst durch etwa fünfzehnminütiges Abkühlen im Kühlschrank betäubt, und anschließend durch Auftropfen von Essigsäureethylester auf den Körper getötet. Nach der Tötung wurde jeweils ein Bein pro Beinpaar mit einem Skalpell kurz unterhalb des Trochanter abgetrennt. Die Beine wurden dann mit Hilfe der weiter oben in Abschnitt 4.2.1 dargestellten Methode in einem Silikonschlauch befestigt, der wiederum auf ein Glasrohr aufgesteckt war. Mit einer Pipette wurde eine kurze Wassersäule in den Silikonschlauch gefüllt, damit bei den Druckmessungen keine Luft in die Beine gepreßt werden konnte.

Die Proben wurden über ein T-Stück mit einem Manometer (Geisinger Electronic, GDH 14 AN Digital-Manometer) und einem Kompressor verbunden. Mit Hilfe eines feinregulierenden Druckminderers wurden verschiedene Luftdrucke in das System eingebracht und das Verhalten der Beinstacheln beobachtet. Abbildung 4 zeigt eine schematische Darstellung des Versuchsaufbaus.

4.5 Berechnung der Volumenverschiebungen beim Sprung

Mit Hilfe der Informationen zu den Körpermaßen, den Volumenverschiebungen in den Beingelenken und den Bewegungen der jeweiligen Beingelenke beim Sprung kann eine Abschätzung der Volumenverschiebungen erfolgen, die während der Sprungbewegungen in den Beinen auftreten. Die Bestimmung dieser Volumenverschiebungen läßt wiederum auf die dafür notwendige Verschiebung des Carapax schließen. Folgende Annahmen sollen für die Abschätzungen getroffen werden:

Wenn alle Beine maximal gebeugt sind, ist das im Prosoma befindliche Flüssigkeitsvolumen V_{Ps} maximal – der Hub des Carapax S_{Cp} also minimal. Bei der hydraulischen Streckung von einem oder mehreren Beingelenken wird Flüssigkeit in die Beine gedrückt, indem der Carapax muskulär gegen das Sternum gezogen wird. Inwiefern Volumenarbeit auch z.B. durch die muskuläre Arbeit an den lateralen Membranen des Prosoma geleistet wird, kann hier nicht geklärt werden, gleiches gilt für eine mögliche Mitarbeit des Opisthosomas.

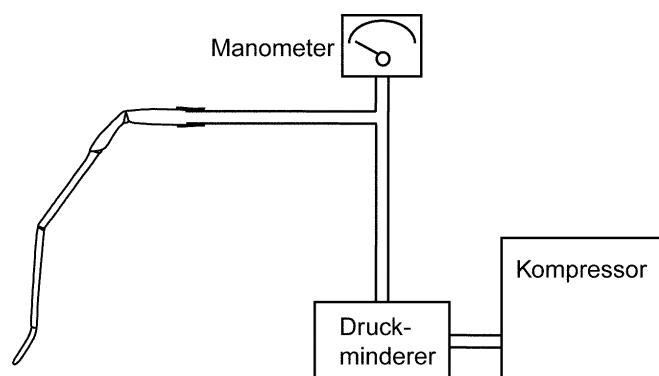
Die Volumenverschiebung aus dem Prosoma in die Beine ergibt sich aus der Summe der bei der Streckung der einzelnen Beingelenke verschobenen Volumina.

Für einzelne Beine gilt:

$$\Delta V_L = \Delta V_{FPJ_L} + \Delta V_{TMJ_L} \quad (2)$$

So daß für das Prosoma

Abbildung 4. Versuchsaufbau zur Messung der Druckabhängigkeit der Aufrichtung der Beinstacheln. Ein abgetrenntes Bein ist über einen Druckminderer mit einem Kompressor verbunden; über ein Manometer können die im System jeweils herrschenden Drucke bestimmt werden.



$$\Delta V_{Ps} = \sum_{L=1}^8 (\Delta V_{FPJ} + \Delta V_{TMJ})_L \quad (3)$$

Der Hub des Carapax hängt von seiner Fläche und von der Größe des verschobenen Haemolymphvolumens ab:

$$S_{Cp} = \frac{\Delta V_{Ps}}{A_{Cp}} \quad (4)$$

Um zu einer genaueren Abschätzung zu kommen, müßten noch die entsprechenden Winkel- und Volumendaten für das Coxo-Trochantinalgelenk berücksichtigt werden. Wie weiter oben dargestellt, konnten aber weder die Winkelverläufe beim Sprung noch die Volumen-Winkel-Kennlinien dieses Gelenks ermittelt werden. In der Diskussion der Ergebnisse wird hierauf näher eingegangen.

Im Einzelnen wurden die Verschiebungen folgendermaßen berechnet:

Zunächst waren aus den bei der kinematischen Analyse bestimmten reduzierten Beinlängen die Drehachsenlängen entsprechend den in Abschnitt 5.1.2 gezeigten Zusammenhängen für die verschiedenen Beingelenke zu ermitteln.

Dann wurden mit Hilfe der Winkelverläufe und der Winkel-Volumen-Kennlinien die Volumenverschiebungen für normierte Drehachsenlängen berechnet, und die so gewonnenen Werte gemäß Gleichung 1 auf die jeweiligen tatsächlichen Drehachsenlängen umgerechnet.

Aus den auf einen "virtuellen" Winkelbereich von 40°-180° bezogenen Volumenverläufen der Gelenke kann unter Berücksichtigung der jeweiligen Drehachsenlängen ein maximales Volumen im Prosoma berechnet werden: Wenn alle Gelenke "theoretisch maximal" gebeugt wären, also alle Gelenke einen Winkel von 40° aufwiesen, befände sich ein maximales Haemolymphvolumen im Prosoma, dessen Größe von den jeweiligen Beinabmessungen abhängt. Daß das so berechnete Maximalvolumen nicht erreicht werden kann, spielt für die hier gemachten Untersuchungen keine Rolle; zumal auch das tatsächliche (und natürlich sehr viel größere) Prosomavolumen für die Kalkulation unbedeutend ist – relevant sind lediglich die verschobenen Haemolymphanteile. Verständlicher wird dies durch eine einfache Betrachtung: Theoretisch läßt sich die Haemolymphe in zwei Anteile trennen; einen, der bei Beinstreckung verschoben wird und in seiner Größe das maximal dafür nötige Volumen darstellt, und in die "übrige" Haemolymphmenge. Bei der Untersuchung der Volumenverschiebung spielt nun lediglich der "lokomotorisch genutzte" Haemolymphanteil eine Rolle, dessen absolute Größe von den Beinabmessungen abhängt. Die übrige Haemolymphmenge ist nicht bekannt. Wenn also im Folgenden von einem "Maximalvolumen" der Haemolymphe im Prosoma die Rede ist, so bezieht sich dies auf die Menge, die für die Beinstreckung genutzt werden kann; die in Wirklichkeit viel größere, absolute Haemolymphmenge im Körper der Spinne muß nicht berücksichtigt werden.

Die Koeffizienten für die Berechnung der morphometrischen und volumetrischen Daten wurden als Formelkonstanten in ein Excel-Datenblatt eingearbeitet, so daß nach Eintrag der Länge des vierten Beines und der Winkel-Zeit-Verläufe in die Tabelle automatisch die interessierenden Werte berechnet wurden.

4.6 Vergleichende Steifigkeitsmessungen an *Perania nasuta* und anderen Taxa

4.6.1 Versuchstiere

Die Messungen wurden an drei Individuen von *Perania nasuta* vorgenommen. Die lebenden Tiere wurden von P. Schwendinger und C. Kropf in Nord-Thailand (Doi-Suthep) im Februar 1998 gesammelt. Zum Vergleich wurden untersucht: Zwei Individuen von *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Pholcidae), Bern, Februar 1999, leg. Kropf; zwei Individuen von *Dysdera erythrina* (Walckenaer, 1802) (Dysderidae) und je ein Individuum von *Zelotes subterraneus* (C. L. Koch, 1833) (Gnaphosidae) und *Pardosa "lugubris"* (Walckenaer, 1802) s. l. (Lycosidae), Jena, April 1999, leg. Karner. Die Bestimmung der Tiere wurde von Christian Kropf (Bern) vorgenommen⁴.

Unmittelbar vor den Experimenten wurden die Tiere durch die Einwirkung der Dämpfe von Essigsäureethylester getötet. Bei Vorversuchen wurde auch eine Tötung der Spinnen durch Tiefgefrieren bei -60°C versucht, dies führte jedoch zu Rissen im Exoskelett des Opisthosomas.

4.6.2 Versuchsaufbau und -ablauf

Zur Messung der Steifigkeit des Exoskelettes sind prinzipiell zwei Methoden geeignet: Entweder die Applikation einer definierten Kraft und Messung der dadurch bewirkten Deformation des Skelettes, oder die kontrollierte Verformung des Skelettes bei gleichzeitiger Messung der dafür aufgewandten Kraft.

Aufgrund der verfügbaren technischen Ausstattung wurde die zweite Meßstrategie gewählt. Der Versuchsaufbau besteht aus einer in allen drei Raumrichtungen sensitiven Miniatur-Kraftmeßplattform, die in ihrem Aufbau (bei kleinerer Dimensionierung) im wesentlichen dem von R. Blickhan entwickelten Prinzip entspricht (dargestellt bei Biewener & Full 1992). Die Verstärkung des Signals erfolgte durch einen Hottinger Baldwin DMCplus Meßverstärker, die verstärkten Signale wurden über eine Datenerfassungskarte (National Instruments) in einen Notebook-PC eingelesen und mit dem Softwarepaket CatMan 2.0 bearbeitet. Die Konstruktion der Kraftmeßplattform und die Bedienung des Meßverstärkers sowie der Software zur Datenerfassung wurde von Dr. S. Petkun, (Jena) vorgenommen.

⁴ Der taxonomische Status von *Pardosa "lugubris"* (Walckenaer) ist im Augenblick noch unklar (Kropf, pers. Mitt.).

Die Kraftmeßplattform wurde auf einem mit Schrittmotoren ausgestatteten "x-y-z-Tisch" (Isel-Automation) befestigt. Die Position einer Sonde (runde Oberfläche mit einem Durchmesser von 1 mm) konnte über einen Computer (IBM-kompatibler 30-486 PC) auf 1/100 mm genau angesteuert werden (Steuerungssoftware: isel-PRO-DIN 3.0), der Positionierungsfehler der Motoren wird mit $\pm 10\%$ eingeschätzt. Abbildung 5 zeigt den Versuchsaufbau. Die Spinnen wurden mittel handelsüblichen Sekundenklebers mit dem Sternum auf kleine Aluminium-Podeste aufgeklebt (als solche dienten umgedrehte Stiftprobenteller für die Elektronenmikroskopie); die Kontaktfläche zwischen Spinne und dem Podest war rund, bei einem Durchmesser von 1.2 mm. Anschließend wurde das Podest zentriert auf der Kraftmeßplattform positioniert, und die Sonde vorsichtig an den Carapax der Spinne angenähert, bis nur noch ein sehr kleiner Zwischenraum zwischen Sonde und Carapax erkennbar war. Die weitere Absenkung der Sonde wurde über das Signal der Kraftmeßplattform kontrolliert: Die Messung eines über dem "Grundrauschen" liegenden Signales war ein Indikator für den ersten Kontakt zwischen der Sonde und dem Prosoma der Spinne. Nach der Ermittlung dieser "Nullposition" wurden die auftretenden horizontalen Kräfte beobachtet. Waren diese klein im Verhältnis zur vertikalen Kraftkomponente ($\leq 10\%$), so war dies ein Zeichen für eine ausreichend genau vertikale Belastung des Versuchsobjekts. Bei größeren horizontalen Kräften wurde auf eine ungenaue Platzierung des Versuchstieres geschlossen und die Montage des Tieres oder aber die Positionierung des Probenhalters korrigiert.

Nun wurden durch Absenkung der Sonde in jeweils vier Versuchen schrittweise Verformungen von 0.01 bis 0.09 mm appliziert, wobei unmittelbar nach dem Absenken der Sonde das generierte Signal ausgelesen wurde, um die Einflüsse der bei kleinen Kräften erheblich ins Gewicht fallenden Temperaturdrift der Kraftmeßplattform zu minimieren. Die maximal gewählte Auslenkung wurde zunächst durch die maximale Belastbarkeit der Kraftmeßplattform limitiert. Die Messungen an *Perania* erfolgten am Beginn der Untersuchungen; der für die anderen untersuchten Taxa gewählte Verformungsbereich wurde im Sinne einer besseren Vergleichbarkeit an die für *Perania* gewählten Verformungsgrade angeglichen. In keinem der Fälle trat bei Verformungen des Prosomas eine Hysterese auf, dies deutet darauf hin, daß keine Beschädigungen an den Tieren verursacht wurden. Zur Minimierung von Austrocknungseffekten wurde die Meßdauer auf maximal eine Stunde begrenzt. Nach den Experimenten wurden die Tiere in 70-prozentigem Isopropylalkohol konserviert.



Abbildung 5. Versuchsaufbau für die Steifigkeitsmessungen.

Die aufgenommenen Meßsignale wurden als ASCII-Dateien gespeichert; nach der Berechnung der Kraftdaten (Mathematica 3.0) wurden diese unter MS-Excel 97 weiter bearbeitet.

4.6.3 Datenauswertung

Steifigkeit ist definiert als das Verhältnis zwischen der Deformation eines Körpers und der zu dieser Deformation nötigen Kraft:

$$D = \frac{F}{\Delta l} \quad (5)$$

D hat die Einheit Nm^{-1} . Mit der Verwendung der Kraftmeßplattform wurden in Form einer elektrischen Spannung Unterschiede im elektrischen Widerstand der Dehnungsmeßstreifen gemessen, die durch die Deformation der Plattform verursacht wurden. Mit der Kalibrierung der Kraftmeßplattform durch das Auflegen von Gewichten wurde dagegen ein Signal gemessen, mit dem auf die Plattform wirkende, bekannte Kräfte in Beziehung gesetzt wurden. Da die Kraftmeßplattform sich näherungsweise wie eine Feder verhält, muß also zur Bestimmung der Steifigkeiten von Versuchsobjekten zunächst die Federsteifigkeit der Plattform ermittelt werden: Durch direkte Deformation der Plattform mit Hilfe des x-y-z-Tisches wurden Signale bei bekanntem Deformationsgrad gemessen. Unter Hinzuziehung der Signale, die bei Belastung der Plattform mit Gewichten gemessen wurden, konnte die Steifigkeit D_{Pl} der Kraftmeßplattform ermittelt werden. Sie betrug 5215.71 N/m .

Bei Messungen an Spinnen wurden Systeme untersucht, die aus zwei "Federn" zusammengesetzt sind: Einerseits der Kraftmeßplattform, und andererseits dem Versuchstier. Da die Messungen unter quasi-statischen Bedingungen erfolgten, kann von einem Kräftegleichgewicht ausgegangen werden:

$$F_{res} = F_{Pl} = F_{Obj} \quad (6)$$

Die Strecke, um die das gesamte System verformt wird, ist gleich der Summe aus den Verformungen von Versuchsobjekt und Kraftmeßplattform:

$$\Delta l_{res} = \Delta l_{Pl} + \Delta l_{Obj} \quad (7)$$

Durch Einwirkung der gemessenen Kraft F verformt sich die Kraftplattform um

$$\Delta l_{Pl} = \frac{F}{D_{Pl}}, \quad (8)$$

so daß sich die Verformung des Objektes und seine Steifigkeit folgendermaßen berechnen läßt:

$$\Delta l_{Obj} = \Delta l_{res} - \frac{F}{D_{Pl}}, \text{ es folgt} \quad (9)$$

$$D_{Obj} = \frac{F}{\Delta l_{Obj}} \quad (10)$$

Somit läßt sich die jeweilige Verformung des untersuchten Objektes problemlos aus der Gesamtdeformation des Systems (also der Verschiebung des Schrittmotors) und der gemessenen Kraft berechnen – unter der hier gewährleisteten Voraussetzung eines in guter Näherung linearen Steifigkeitsverhaltens der Kraftmeßplattform innerhalb des Meßbereichs.

Fehler in der Messung resultierten aus zwei unterschiedlichen Quellen: Positionierungsfehlern des vertikal arbeitenden Schrittmotors und Fehlern bei der Kraftmessung. Wie bereits oben erörtert, wird der Positionierungsfehler des Schrittmotors mit $\pm 10\%$, i.e. ± 0.001 mm eingeschätzt. Für jeden Deformationsgrad wurden vier Messungen vorgenommen. Für die jeweiligen Meßwerte wurden das arithmetische Mittel und die Standardabweichung (SD) bestimmt. In den Kraft–Verformungs–Diagrammen wurden sowohl der Positionierungsfehler als auch die Standardabweichungen als horizontale bzw. vertikale Fehlerbalken dargestellt. In der Darstellung der Steifigkeit gegen den Verformungsgrad wurden mit dem vertikalen Fehlerbalken jeweils die maximalen und die minimalen gemessenen Kraftwerte bei der jeweiligen Verformung in der Berechnung berücksichtigt. Es ist deutlich erkennbar, daß die Größe der Fehlerbalken mit steigender Deformation der Versuchsobjekte abnahm. Dies ist zum einen auf den bei steigenden Strecken geringer werdenden Einfluß des Positionierungsfehlers des Schrittmotors zurückzuführen, vor allem aber auf das Verhalten der Kraftmeßplattform. Die geringsten gemessenen Kräfte liegen im untersten Meßbereich der Plattform, dementsprechend steigt die relative Ungenauigkeit. Außerdem spielt bei geringen Kräften der Faktor der Temperaturdrift eine verhältnismäßig größere Rolle.

Aufgrund der begrenzten minimalen Schrittweite der verwendeten Schrittmotoren konnten keine Auslenkungen appliziert werden, die geringer als 0.01 mm waren. Daher waren bei einer maximalen Auslenkung des Versuchsobjektes um 0.1 mm nur vergleichsweise wenige Datenpunkte verfügbar. Aus diesem Grund wurde keine Interpolation zwischen den Datenpunkten vorgenommen. Bei einer ausreichend dichten Datenbasis könnte durch Anpassen eines Polynomes geeigneten Grades an die Datenpunkte und anschließende Ableitung dieses Polynomes die Veränderung der Steifigkeiten mit den Auslenkungen ermittelt werden. Statt dessen wurden hier die Steifigkeiten separat für jeden Verformungsgrad berechnet (siehe oben). Bei diesem Vorgehen läßt sich zwar nicht der

wirkliche Steifigkeitsverlauf ermitteln, der wie gesagt der ersten Ableitung der Kraft-Auslenkungs-Kurve entspricht, es werden aber andererseits die Fehler vermieden, die sich bei der Interpolation über eine zu geringe Zahl von Werten zwangsläufig ergeben.

4.6.4 Morphometrische Untersuchung, Abschätzung von Volumenverschiebungen, Carapax-Hub und Verformungsarbeit

Die Längen der Drehachsen der hydraulischen Beingelenke wurden an den untersuchten Tieren mittels eines Okular-Mikrometers gemessen (entsprechend der oben in Abschnitt 4.1 dargestellten Methode). Wie bereits in Abschnitt 4.2 erörtert, sind die Volumenverschiebungen bei Beinbewegungen der dritten Potenz der linearen Dimensionen der Beine proportional. Entsprechend Gleichung 1 können daher die charakteristischen Gelenkvolumina V_j für die verschiedenen Winkelstellungen in Abhängigkeit von den Gelenkachsenlängen l_j berechnet werden. Die Differenz zwischen den Volumina bei minimalem und maximalem betrachteten Gelenkwinkel entspricht dem Haemolymphvolumen, das zur Beinstreckung aus dem Prosoma gepumpt werden muß. Als Bezugsgröße wurden nicht die Winkel-Volumen-Kennlinien von *Cupiennius salei* gewählt, weil der Größenunterschied zwischen *Cupiennius* und den hier untersuchten Taxa zu groß erschien. Statt dessen wurden die von Parry & Brown (1959a) für *Tegenaria atrica* gegebenen Daten genutzt.

Da sich die minimalen und maximalen Gelenkwinkel bei abgetöteten Spinnen nur unklar bestimmen lassen, und außerdem nicht abgesichert werden konnte, ob die entsprechenden Extremstellungen von den Tieren auch genutzt werden, erfolgt eine willkürliche Festlegung der untersuchten Winkel, indem als Minimum 45° und als Maximum 180° angenommen wird. Der für die entsprechenden Volumenverschiebungen bei Streckung aller Beine nötige Hub des Carapax läßt sich gemäß den Ausführungen in Abschnitt 5.5 berechnen.

Die Carapax-Flächen der verschiedenen Tiere wurden bestimmt, indem maßstabsgerechte Umrißzeichnungen (angefertigt von C. Kropf) gescannt wurden. Anschließend wurden für jede Zeichnung in den jeweiligen Bilddateien die innerhalb des Carapax-Umrisses gelegenen Bereiche schwarz eingefärbt und die entsprechenden Pixelzahlen bestimmt. Über den Vergleich mit einer anhand des Maßstabes gezeichneten Fläche bekannter Größe wurden (wie in Abschnitt 4.1 beschrieben) die jeweiligen Flächen berechnet.

5 Ergebnisse

5.1 Morphometrie

Prange (1977) zeigte für *Lycosa lenta*, daß bei dieser Art die verschiedenen Körperabschnitte konstante Größenverhältnisse aufweisen. Ein gleiches Ergebnis wurde durch die hier vorgenommenen Messungen an *Cupiennius salei* gewonnen: Die an *Cupiennius* bestimmten Längen skalieren isometrisch, also unter Beibehaltung konstanter Größenverhältnisse zwischen den jeweiligen gemessenen Körperteilen. Auch die Fläche des Carapax nimmt dementsprechend quadratisch mit den linearen Dimensionen der Beine zu.

5.1.1 Ähnlichkeiten der reduzierten Beinlängen

In den Diagrammen 7, 8 und 9 sind die reduzierten Beinlängen der 1., 2. und 3. Beine gegen die reduzierten Längen der 4. Beine aufgetragen. Die lineare Regression wurde mit Matlab 5.2 nach der Methode der kleinsten quadratischen Abweichung automatisiert

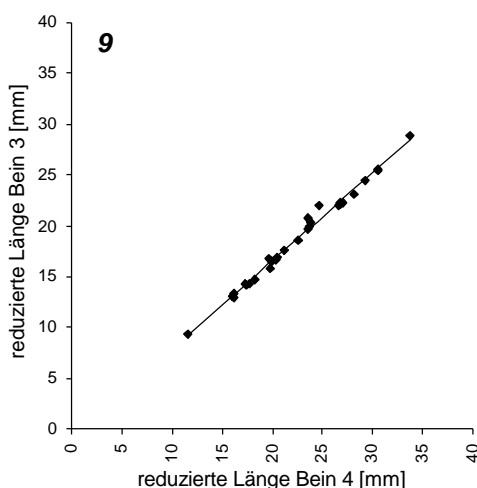
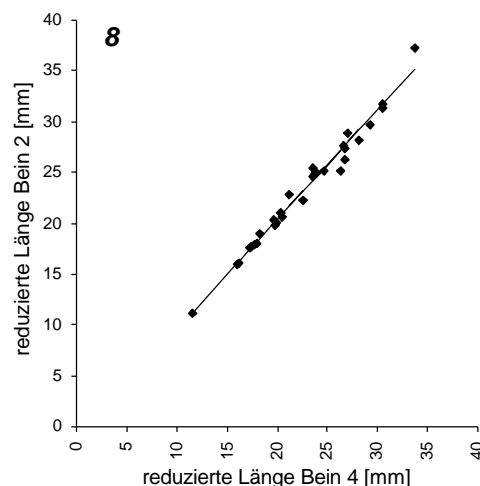
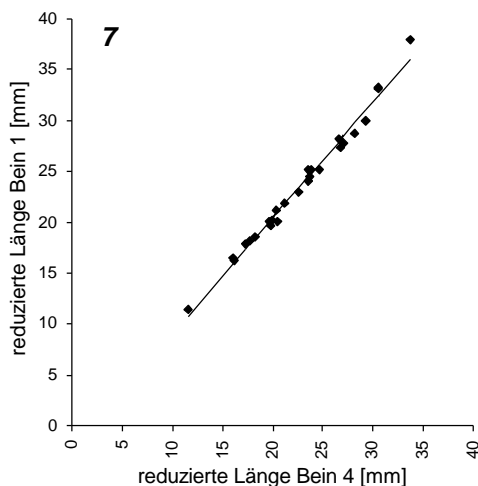


Diagramme 7, 8 und 9. Reduzierte Längen der Beine 1 bis 3, aufgetragen gegen die reduzierten Längen der 4. Beine.

errechnet.

Die Längen der 1. bis 3. Beine lassen sich aus den Längen des vierten Beines wie folgt berechnen:

$$l_{L_x} = a_x l_{L4} + b_x \quad (11)$$

Um zu überprüfen, inwieweit die reduzierten Beinlängen tatsächlich in linearen Größenverhältnissen zueinander stehen, wurde für jeden Datensatz der Quotient aus den reduzierten Längen des vierten und n-ten Beines gebildet und anschließend die Korrelation dieses Quotienten mit der reduzierten Länge des vierten Beines bestimmt. Sofern tatsächlich ein linearer Zusammenhang vorliegt, sollten die Beträge dieser Quotienten nicht mit der Länge des vierten Beines korrelieren – mit anderen Worten: das Größenverhältnis zwischen dem vierten und dem n-ten Bein sollte sich mit wachsender Länge der Beine nicht verändern.

Die Ergebnisse der Untersuchungen deuten darauf hin, daß die Längen der ersten bis dritten Beine von *Cupiennius salei* in konstanten Verhältnissen zu den Längen der vierten Beine stehen. Die Korrelationskoeffizienten r zeigen, daß positive Korrelationen bei Irrtumswahrscheinlichkeiten von weniger als 0.1% angenommen werden können (r-Test gemäß Kesel et al. 1999). Die entsprechend hohen Werte der Bestimmtheitsmaße B bedeuten, daß die Gesamtvarianzen durch die Annahme konstanter Verhältnisse der Beinlängen erklärt werden können. Die Bestimmung der Korrelationen zwischen den Längen des vierten Beines und dem Quotienten aus den reduzierten Längen des vierten und n-ten Beines ergeben, daß bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% eine signifikante Korrelation zwischen beiden Wertereihen besteht. Allerdings ist aufgrund der geringen Beträge der Bestimmtheitsmaße B anzunehmen, daß diese Korrelation nur sehr schwach ausgeprägt ist. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 gezeigt.

	N	a	b	$r : l_{L4} \text{ vs. } l_{Ln}$	$B : l_{L4} \text{ vs. } l_{Ln}$	$r : l_{L4} \text{ vs. } \frac{l_{L4}}{l_{Ln}}$	$B : l_{L4} \text{ vs. } \frac{l_{L4}}{l_{Ln}}$
L_1	26	1.138	-2.304	0.993	0.987	-0.667	0.445
L_2	30	1.079	-1.224	0.991	0.981	-0.389	0.151
L_3	29	0.868	-0.826	0.995	0.991	-0.463	0.215

Tabelle 2. Ergebnisse der Untersuchung zu den Größenverhältnissen der Laufbeine. a und b : Koeffizienten zur Berechnung der reduzierten Beinlängen aus der Länge des vierten Beines gemäß Gleichung 11. Die Beinlängen sind signifikant korreliert (Irrtumswahrscheinlichkeit 0.1%). Demgegenüber zeigen sich zwar bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% signifikante Korrelationen zwischen der Länge des vierten Beines und dem Quotienten aus dieser Länge und der des jeweils betrachteten Beines, das geringe Bestimmtheitsmaß deutet aber darauf hin, daß diese Korrelation nur sehr schwach ausgeprägt ist: Die Beinlängen stehen somit in näherungsweise konstanten Verhältnissen zueinander.

5.1.2 Berechnung der Gelenkdrehachsen-Längen aus der Länge des 4. Beines

Bei der Untersuchung der Verhältnisse zwischen den Längen der Gelenkdrehachsen und den Längen der vierten Beine wird grundsätzlich analog zur im letzten Abschnitt genutzten Methode vorgegangen. Allerdings ergeben sich aufgrund meßtechnischer Besonderheiten Probleme: Die Längenmessungen wurden mit geringerer Größe der zu messenden Objekte zunehmend ungenau, was zu einem großen Teil durch Probleme bei der Handhabung der Objekte verursacht wurde. Die sehr zarten und kleinen Exuvien waren unter dem Binokular nur sehr schwer auszurichten, so daß bei diesen Objekten wohl ein mit sinkender Größe zunehmender "Positionierungsfehler" aufgetreten ist, der sich sichtbar in der Streuung der Meßwerte niederschlägt.

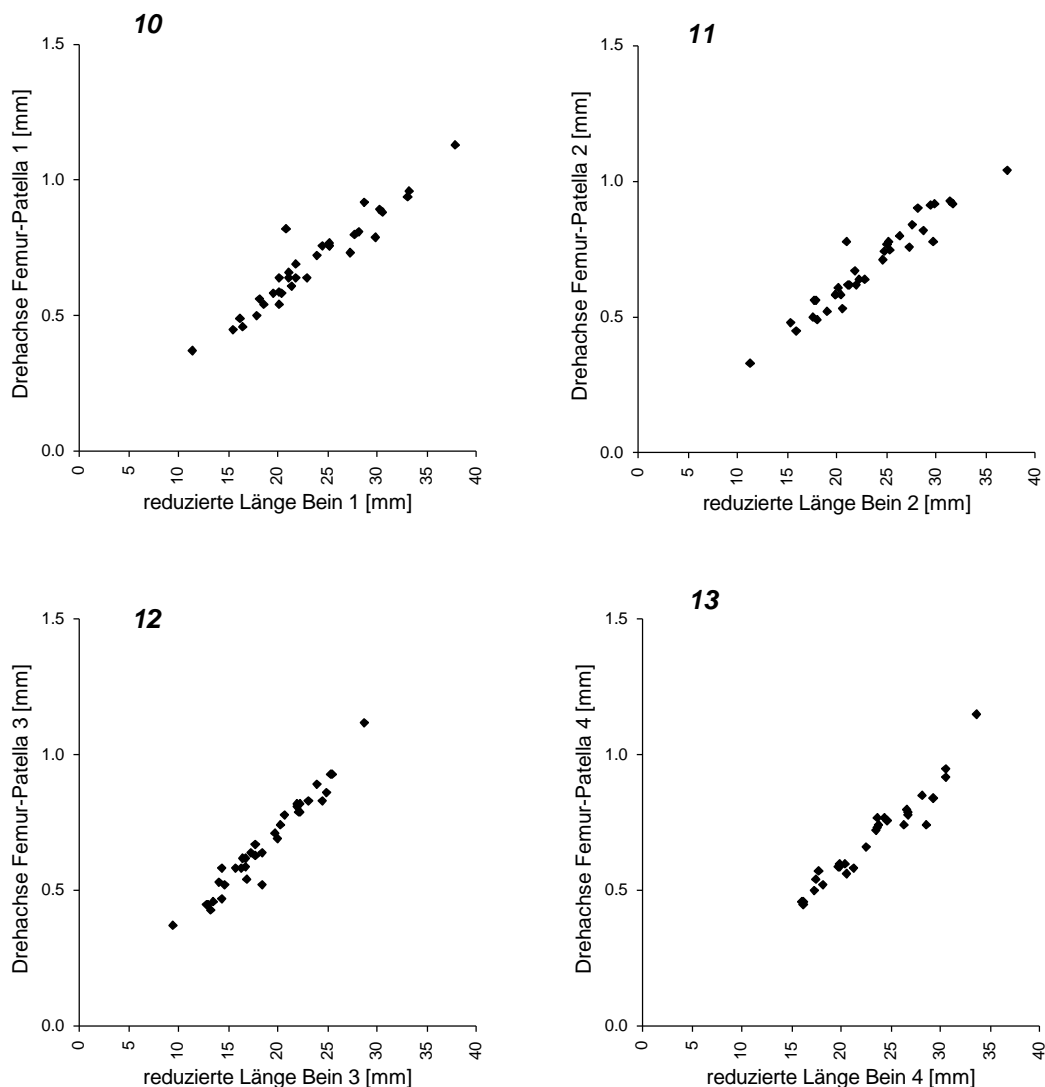


Diagramme 10, 11, 12 und 13. Drehachsenlängen der Femoro-Patellargelenke der vier Beine, aufgetragen gegen die reduzierte Länge des vierten Beines.

Anhand der gemessenen Daten zeigte sich, daß die Größenverhältnisse der Drehachsen von Femoro-Patellargelenk und Tibio-Metatarsalgelenk bei wachsenden Beinlängen weitestgehend konstant bleiben, der Korrelationskoeffizient r für die Länge des Femoro-Patellargelenks und dem Quotienten aus dieser Länge und der Länge des Tibio-Metatarsalgelenks beträgt für das erste Bein -0.12 ($N=34$), für das zweite Bein -0.39 ($N=34$), für das dritte Bein -0.13 ($N=35$) und für das vierte Bein 0.04 ($N=33$). Damit besteht nur für das dritte Bein eine bei 5%-iger Irrtumswahrscheinlichkeit signifikante Korrelation zwischen der Länge des Femoro-Patellargelenks und dem Längenverhältnis zwischen den beiden Beingelenken, diese Korrelation ist aber äußerst gering. Aus Gründen der Einfachheit wird die Drehachsenlänge des Tibio-Metatarsalgelenks aus seinem Größenverhältnis zum Femoro-Patellargelenk berechnet.

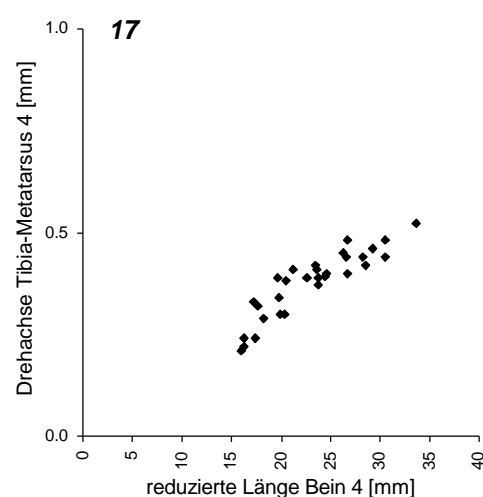
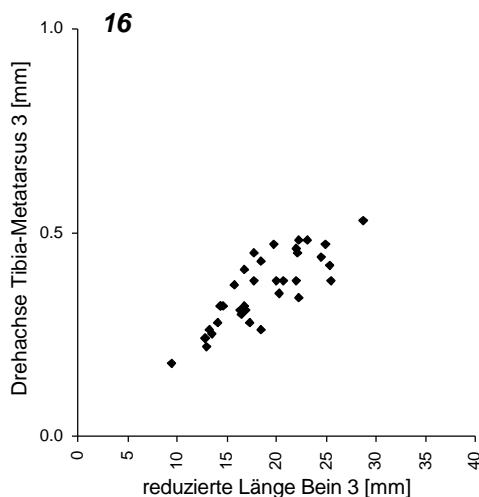
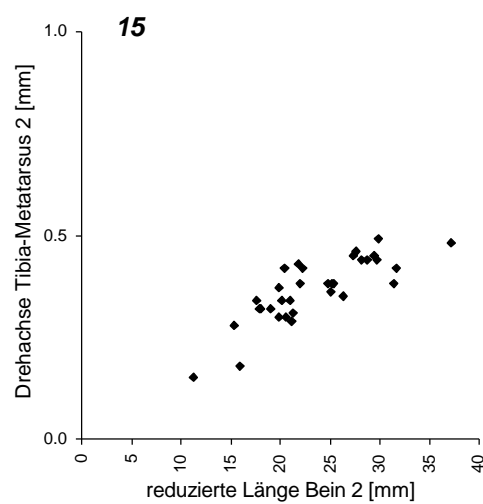
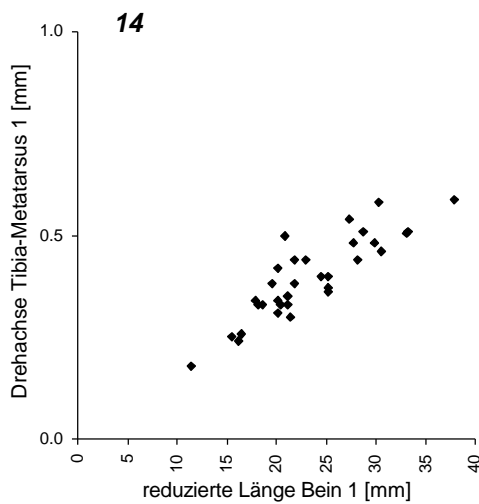


Diagramme 14, 15, 16 und 17. Drehachsenlängen der Tibio-Metatarsalgelenke der vier Beine, aufgetragen gegen die reduzierte Länge des vierten Beines

In den Diagrammen 10 bis 17 werden die Ergebnisse der Messungen gezeigt. In Tabelle 3 sind die Konstanten der linearen Gleichungen zur Berechnung der Drehachsenlängen der Femoro-Patellargelenke aus der Länge des vierten Beines (entsprechend der Form von Gleichung 11) gezeigt, weiterhin die Korrelationskoeffizienten für die Länge des vierten Beines und dem Verhältnis aus Beinlänge und Drehachsen-Durchmesser für die Femoro-Patellargelenke, und schließlich die Faktoren zur Berechnung der Drehachsenlängen der Tibio-Metatarsalgelenke aus den Längen der Femoro-Patellargelenke.

	a	b	r l_{L4} vs. $\frac{l_{L4}}{FPJ_n}$	B l_{L4} vs. $\frac{l_{L4}}{FPJ_n}$	Umrechnungsfaktor $TMJ = x \cdot FPJ$
FPJ_1	0.032	-0.0362	-0.113	0.012	0.537
FPJ_2	0.0311	-0.021	-0.168	0.028	0.573
FPJ_3	0.0326	-0.0571	-0.289	0.083	0.547
FPJ_4	0.0323	-0.056	-0.240	0.057	0.549

Tabelle 3. Ergebnisse der Untersuchung zu den Größenverhältnissen zwischen den vierten Beinen und den Längen der Gelenkdrehachsen. *a* und *b*: Koeffizienten zur Berechnung der Drehachsenlängen der Femoro-Patellargelenke aus der Länge des vierten Beines entsprechend Gleichung 11. Die Korrelationskoeffizienten bilden ein Maß für den Zusammenhang zwischen Beinlänge und dem Quotienten aus Beinlänge und jeweiliger Gelenkachsen-Länge dar. Es besteht kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Länge des vierten Beines und dem Verhältnis dieser Länge und der Drehachsenlängen der Femoro-Patellargelenke (Irrtumswahrscheinlichkeit < 0.1%).

5.1.3 Berechnung der Carapax-Fläche aus der Länge des 4. Beines

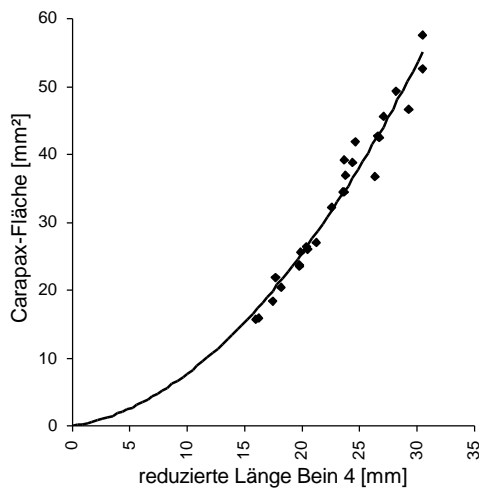
Bei geometrisch ähnlichen Körpern skaliert die Größe der Oberfläche mit dem Quadrat der linearen Dimensionen. Dementsprechend ist für *C. saiei* damit zu rechnen, daß der Betrag der Carapaxfläche (in mm²) mit dem Betrag der Beinlänge (in mm) quadratisch ansteigt.

Die Carapaxfläche läßt sich als Funktion der Länge des 4. Beines in Form einer quadratischen Gleichung berechnen:

$$A_{Cp} = al_{L4}^2 + bl_{L4} + c \quad (12)$$

Bei der Anpassung des Polynoms an die gemessenen Daten wurde als fester Punkt die Carapaxfläche von 0 mm² bei einer Beinlänge von 0 mm hinzugenommen, die Konstante *c* entfällt. Zwischen der Länge des 4. Beines und dem Verhältnis aus Beinlänge und Carapaxfläche besteht eine starke Korrelation (signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von < 0.1%), die die Annahme der geometrischen Ähnlichkeit stützt.

Die Meßergebnisse und die Ausgleichskurve sind in Diagramm 18 dargestellt, Tabelle 4 zeigt die Konstanten des Polynoms und den Korrelationskoeffizienten.



a	b	r: l_4 vs. $\frac{l_{L4}}{A_{Cp}}$
0.0508	0.2556	-0.915

Diagramm 18. Fläche des Carapax, aufgetragen gegen die reduzierte Länge des 4. Beines (N=27). Tabelle 4. Koeffizienten der quadratischen Gleichung zur Berechnung der Carapaxfläche aus der Länge des 4. Beines. Der Korrelationskoeffizient zeigt, daß die Beinlänge und der Quotient aus Beinlänge und Carapaxfläche signifikant korrelieren (Irrtumswahrscheinlichkeit <0.1%).

5.2 Volumen-Winkel-Kennlinien der Beingelenke

In den Diagrammen 19 bis 26 sind die Volumen-Winkel-Kennlinien der verschiedenen Beingelenke dargestellt. In Tabelle 5 werden die für die Gelenke gefundenen Koeffizienten der Polynome aufgelistet, mit deren Hilfe sich die Gelenkvolumina bei den jeweiligen Gelenkwinkeln berechnen lassen.

Koeffizient	FPJ1	TMJ1	FPJ2	TMJ2	FPJ3	TMJ3	FPJ4	TMJ4
a	$-1.78 \cdot 10^{-5}$	$-4.44 \cdot 10^{-5}$	$-2.82 \cdot 10^{-5}$	$-4.70 \cdot 10^{-5}$	$-2.29 \cdot 10^{-5}$	$-2.27 \cdot 10^{-5}$	$-1.88 \cdot 10^{-5}$	$-3.95 \cdot 10^{-5}$
b	$8.75 \cdot 10^{-3}$	$1.66 \cdot 10^{-2}$	$1.24 \cdot 10^{-2}$	$1.85 \cdot 10^{-2}$	$9.00 \cdot 10^{-3}$	$1.28 \cdot 10^{-2}$	$8.60 \cdot 10^{-3}$	$1.88 \cdot 10^{-2}$
c	$-3.21 \cdot 10^{-1}$	$-5.94 \cdot 10^{-1}$	$-4.52 \cdot 10^{-1}$	$-6.64 \cdot 10^{-1}$	$-3.23 \cdot 10^{-1}$	$-4.74 \cdot 10^{-1}$	$-3.14 \cdot 10^{-1}$	$-6.90 \cdot 10^{-1}$

Tabelle 5. Koeffizienten der Polynome zur Beschreibung der Winkel-Volumen-Abhängigkeit der Beingelenke von *Cupiennius salei*. Die entsprechenden Gleichungen haben die Form $V_j = a\Theta^2 + b\Theta + c$. Das Gelenkvolumen bei einem Gelenkwinkel von 40° wurde gleich Null gesetzt.

Die Ergebnisse der Messungen zeigen, daß auch die gemessenen Volumenverschiebungen in den Beingelenken von *Cupiennius salei* entsprechend der geometrischen Ähnlichkeit der Beinabmessungen skalieren. Anhand der Kennlinien wird deutlich, daß die jeweiligen Beingelenke verschiedene Winkel-Volumen-Verläufe zeigen, also bei gleicher Länge der Drehachse unterschiedliche aktive Querschnittsflächen aufweisen.

Wie oben dargestellt wurde, gelang es aufgrund experimenteller Schwierigkeiten nicht, auch die Volumen-Winkel-Kennlinien der Trochantero-Femoralgelenke zu bestimmen. Eine Abschätzung der Bedeutung von Volumenverschiebungen im Trochantero-Femoralgelenk – im Verhältnis zu denjenigen in den anderen Beingelenken – erfolgt in der Diskussion der Ergebnisse (Abschnitt 6.2).

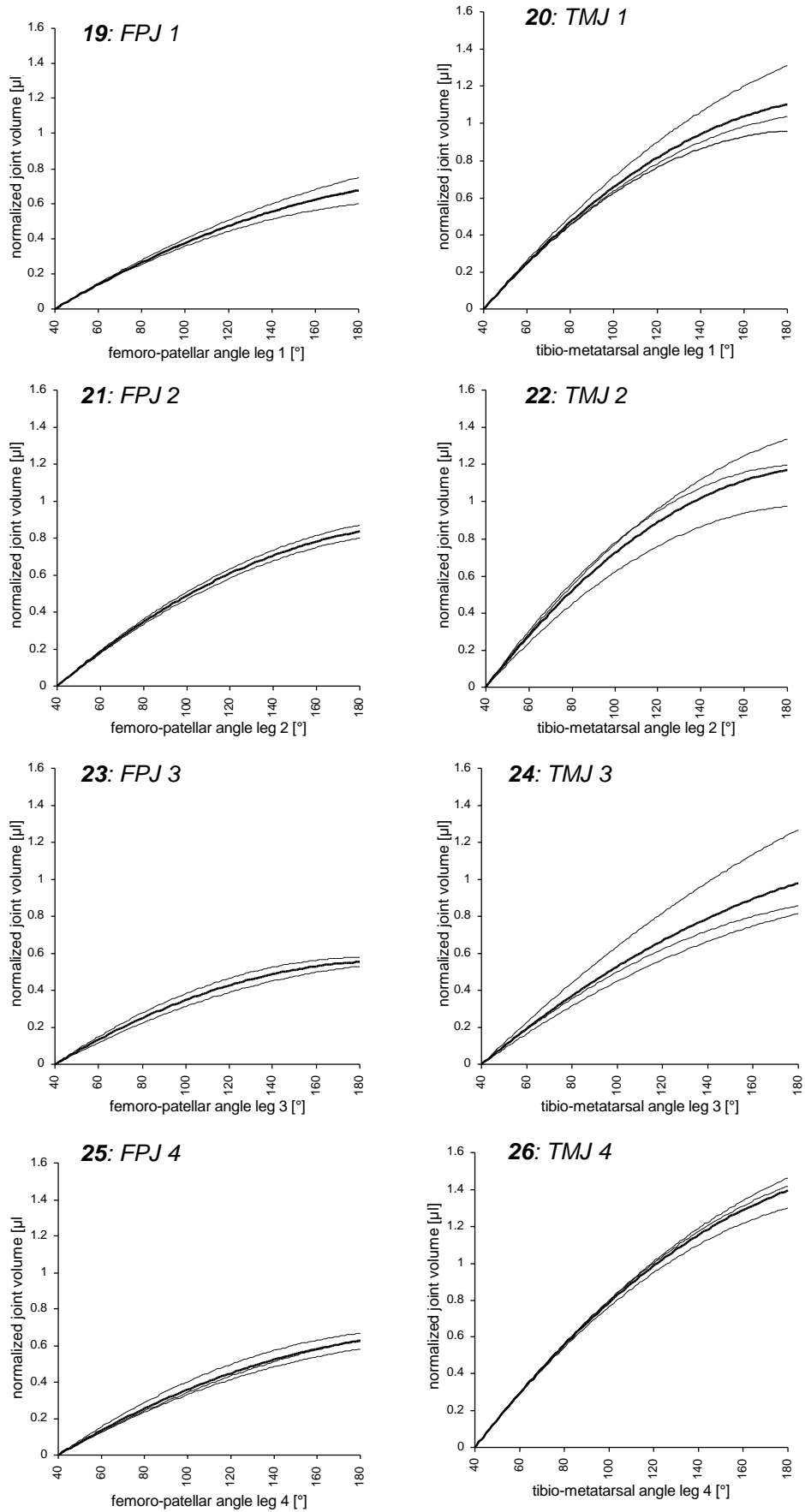


Diagramme 19 bis 26. Volumen-Winkel-Kennlinien der Beingelenke. Die dünnen Linien stellen jeweils die auf eine Drehachsenlänge von 1 mm normierten Volumenverläufe dar, die dicken Linien die entsprechenden Mittelwerte.

5.3 Kinematik des Sprunges von *Cupiennius salei*

Da bei den Messungen kein Triggern des Kamerasystems hinsichtlich einer bestimmten Stärke des Stimulus erfolgen konnte (– weil kein standardisierbarer Stimulus genutzt wurde), ergab sich bei der Auswertung das Problem der Zeitachsen-Anpassung in der Darstellung der Meßergebnisse. Um die Verläufe der effektiven Beinlängen und der Gelenkwinkel bei den unterschiedlichen ausgewerteten Sprungsequenzen vergleichbar zu machen, wurden deshalb die Zeitpunkte der ersten sichtbaren Bewegungen des Körpers in Sprungrichtung auf einen Zeitpunkt von $t = 20$ ms normiert. Für die Darstellung der Bewegungen der Körperachse und der Beingelenke wurde dagegen der Zeitpunkt des Bodenkontakt-Verlustes als Bezugsgröße gewählt.

5.3.1 Beobachtungen bei den Versuchen, Sprungtypen

Im Verlauf der Experimente stellte sich heraus, daß das gezielte Hervorrufen von Sprungverhalten bei den Tieren sehr schwierig ist. Die meisten erfolgreichen Versuche wurden mit juvenilen Tieren gemacht, subadulte oder adulte Tiere konnten dagegen nur äußerst selten zum Springen gebracht werden; die größeren Tiere zeigten vor allem schnelle Startbewegungen.

In schätzungsweise 90% der Versuche reagierten die Versuchstiere auf die verschiedenen applizierten Störungen mit schnellem Ausweichen auf die Unterseite der Absprungplattform oder mit Flucht auf die Basiskonstruktion der Plattform, an deren Wänden die Tiere dann herunterliefen. Der Versuch, die Haftung der Tarsen an der Plattformunterseite durch Auftrag von Fluon zu verhindern, scheiterte. Offensichtlich konnten selbst kleinste Rauigkeiten von den Tieren als Halt genutzt werden. Sofern die Spinnen nicht mit Ausweichbewegungen reagierten, nahmen sie sehr häufig eine charakteristische Drohhaltung mit erhobenen ersten und zweiten Beinen ein. Wenn die Spinnen auf die Störungen mit Fluchtsprüngen reagierten, konnten zwei grundsätzlich unterschiedliche Bewegungstypen beobachtet werden:

Typ 1: Unvorbereitete Sprünge

Dieser Typ von Sprungbewegungen trat meist als Reaktion auf plötzliche und intensive Störungsreize auf, z. B. bei starken Luftbewegungen, oder wenn große Silhouetten sich sehr rasch näherten. In diesen Fällen sprangen die Tiere aus ihrer jeweiligen Haltung ab, ohne erkennbare Vorbereitungsbewegungen zu zeigen. Die Sprungrichtung im Verhältnis zur Ausrichtung des Körpers war äußerst variabel, sie hing augenscheinlich nur von der Richtung ab, aus der der Reiz wirkte – die Spinnen sprangen in die jeweils entgegengesetzte Richtung. In vielen Fällen änderten die Spinnen noch während der Beschleunigungsphase⁵ die horizontale Orientierung der Körperachse (Abb. 6). Es konnten

⁵ Als Beschleunigungsphase soll der Zeitraum vom Beginn der Körperbewegung in Sprungrichtung bis zum Verlust des Bodenkontaktes des letzten Beines – oder des jeweils betrachteten Beines – verstanden werden.

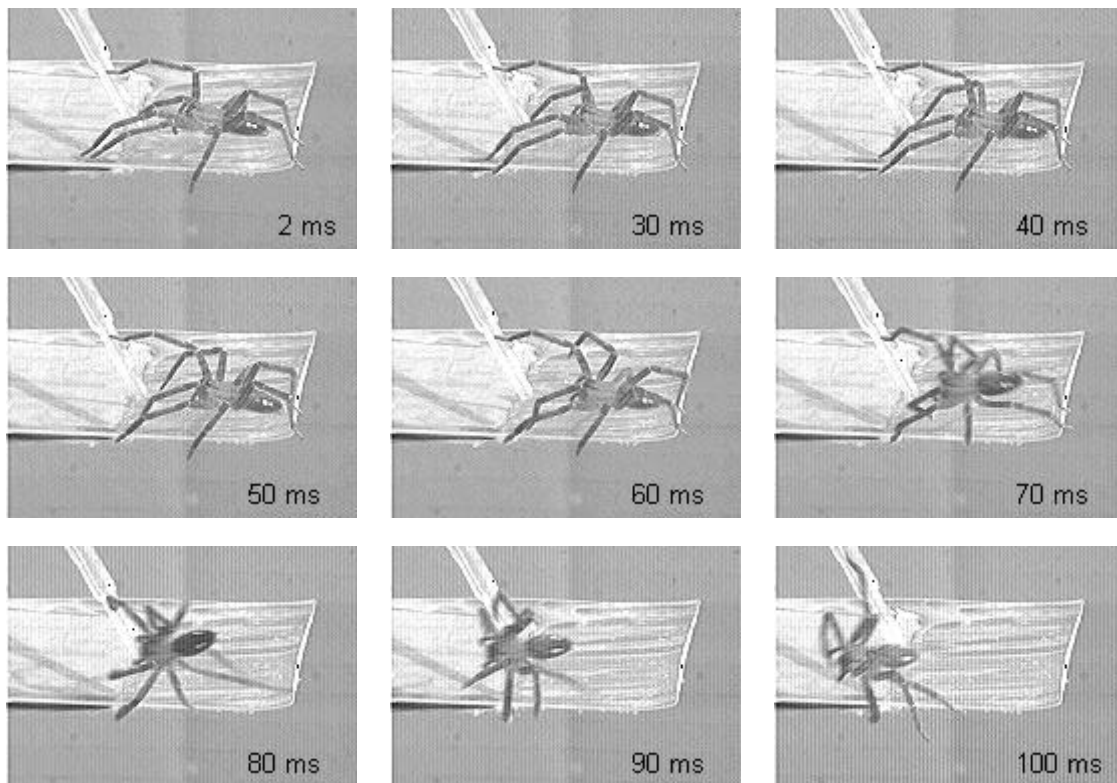


Abbildung 6. Unvorbereiteter Sprung mit Änderung der Körperausrichtung

Rückwärtssalti (Abb. 7 und 8 zeigen Beispiele) und Seitwärtssprünge (Abb. 9) beobachtet werden. Schließlich sprangen die Spinnen mitunter auch von der Unterseite der Sprungplattform ab.

Nach dem Platzieren der Spinnen auf der Sprungplattform war zu beobachten, daß die Tiere nach einigen Sekunden einen Sicherheitsfaden am Untergrund befestigten. Immer wenn die Tiere eine mehr oder weniger große Distanz zurückgelegt hatten, aber auch als Reaktion auf verschiedenste Störungen, wurde die Befestigung des Fadens am jeweiligen Ort wiederholt. Bei unvorbereiteten Sprüngen war die Reaktion auf die Störungen sehr schnell, dementsprechend erfolgte hier keine neuerliche Befestigung des Sicherheitsfadens vor dem Absprung, so daß die Tiere nach dem Absprung mit der Stelle, an der die jeweils letzte Befestigung erfolgt war, mechanisch verbunden blieben. Je nach der Entfernung von der Befestigungsstelle und der Länge des Fadens konnten die Spinnen ihre Flugbahn beeinflussen, indem am Sicherheitsfaden – offenbar durch Regulation der Geschwindigkeit der Seidenproduktion – gebremst wurde. Vor allem scheint hierdurch eine Stabilisierung der Körperorientierung erreicht werden zu können.

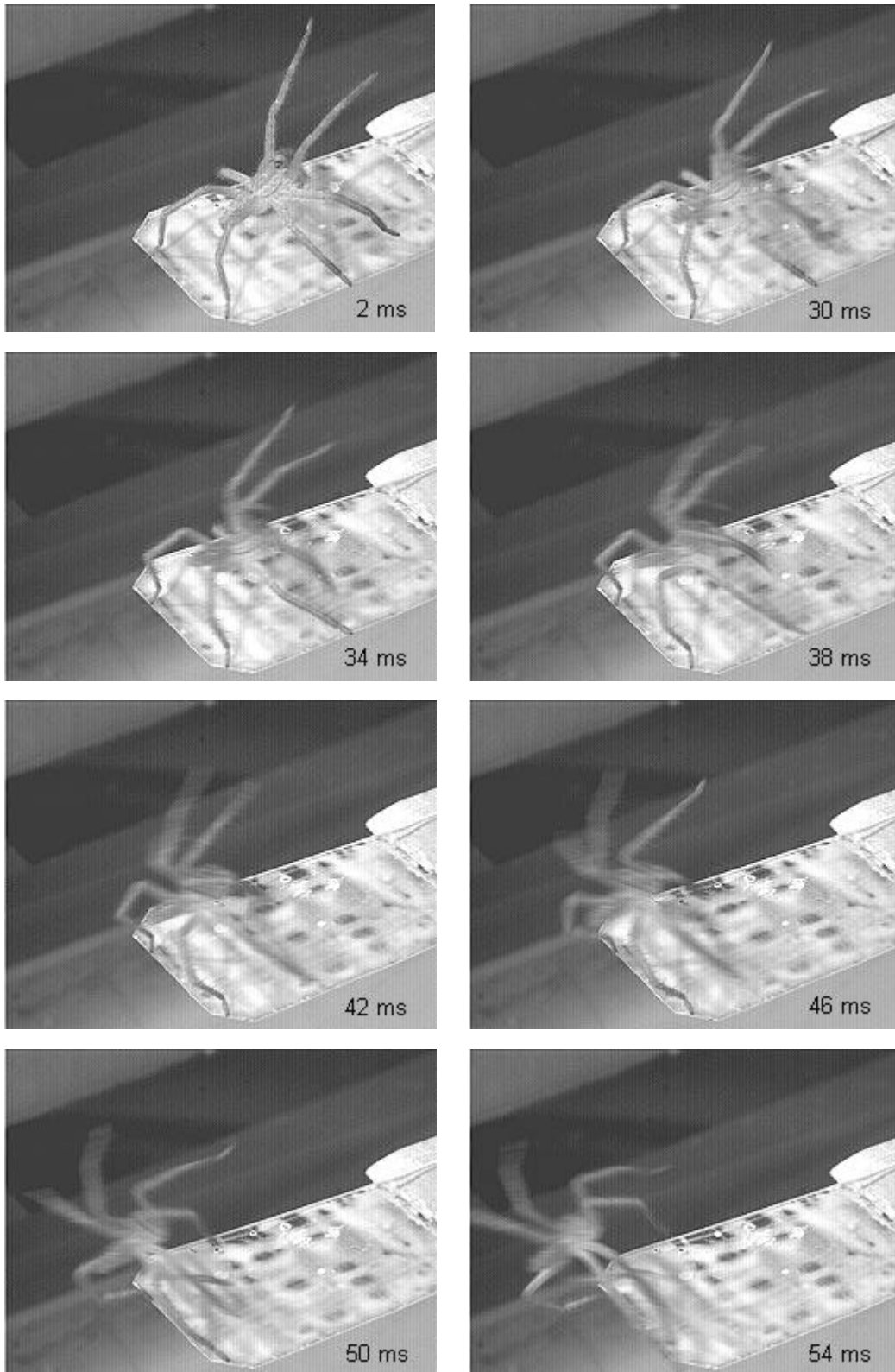


Abbildung 7. Unvorbereiteter Sprung, ausgelöst durch schnelle Handbewegung vor der Spinne. Vor dem Sprung nahm das Tier die typische Drohhaltung mit erhobenen Vorberbeinen ein.

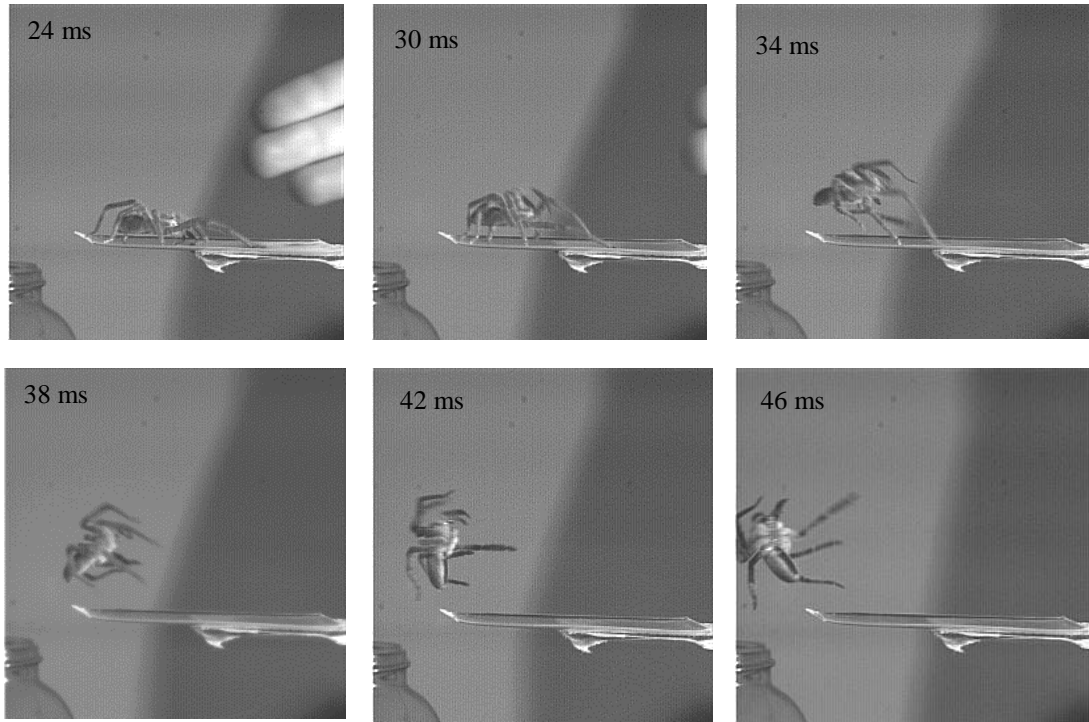


Abbildung 8. Unvorbereiteter Sprung: Rückwärtssalto, ausgelöst durch Händeklatschen.

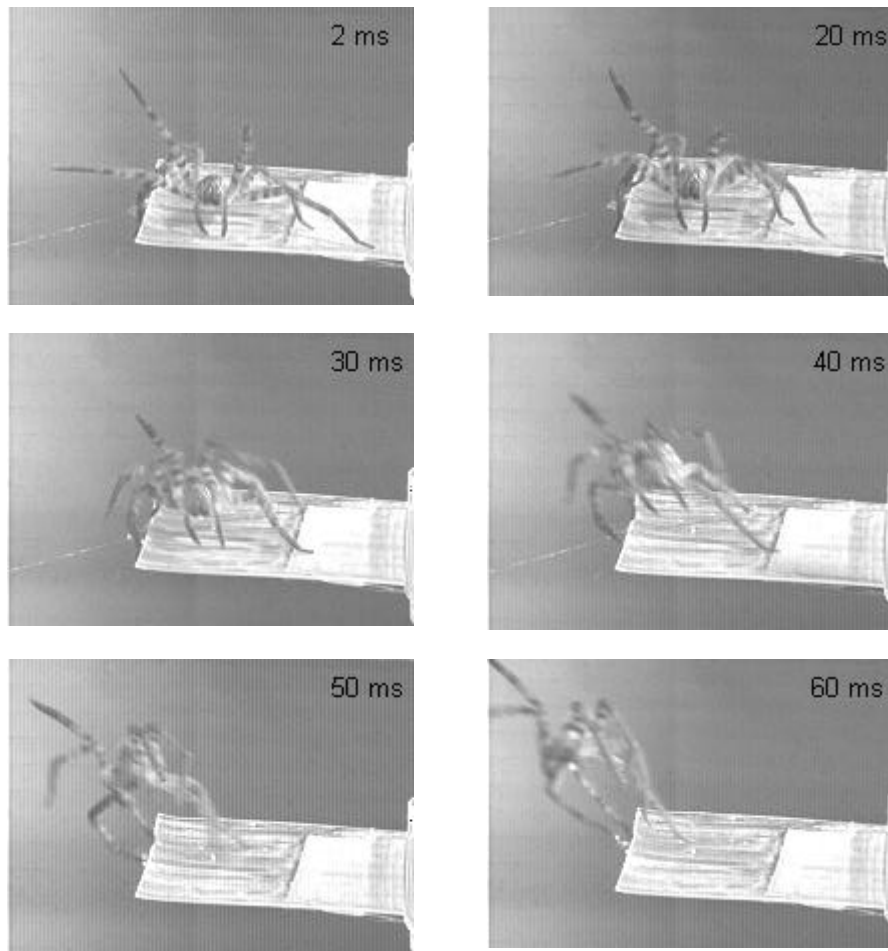


Abbildung 9. Unvorbereiteter Seitwärtssprung

In einem Fall konnte die Spinne ihre Sprungbewegung auch fast gänzlich stoppen, sie hing nach dem Abbremsen mittels ihres Sicherheitsfadens an der Sprungplattform und ließ sich von dort aus auf den Boden herab.

Mitunter konnte nicht scharf zwischen unvorbereiteten Sprüngen und schnellen Starts unterschieden werden; in einigen Fällen starteten die Spinnen auf der Plattform, um nach zwei Schritten ohne sichtbare Veränderung der Schrittfolge vom Rand aus abzuspringen. In anderen Fällen hatte es den Anschein, als würden die Tiere nach einer schnellen Startbewegung einfach vom Rand der Plattform herabfallen. Besonders bei größeren Tieren verwischten sich die Unterschiede zwischen Starts und unvorbereiteten Sprüngen weitgehend. Unvorbereitete Sprünge konnten bei Spinnen mit Körpermassen von 0.11 g bis 3.25 g aufgezeichnet werden.

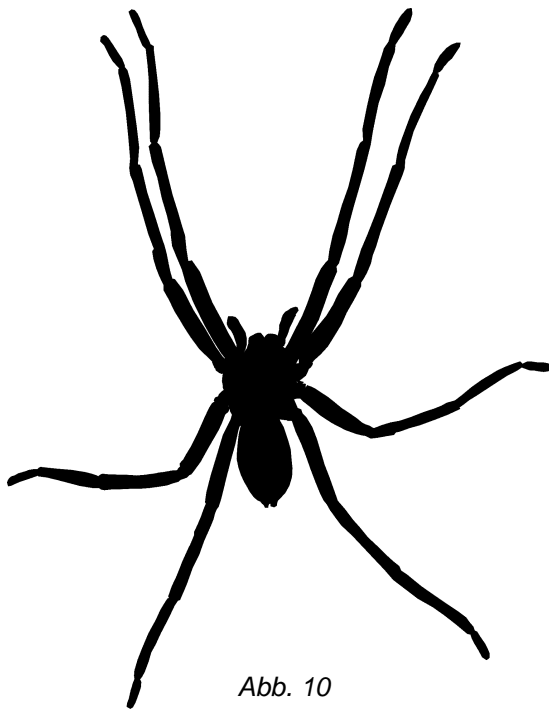


Abb. 10

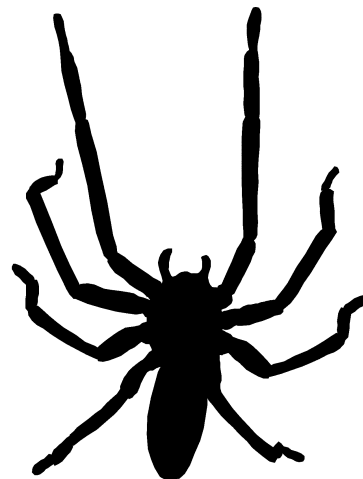


Abb. 11

Abb. 10 und 11. Beinstellung von *Cupiennius salei* in Ruhestellung (10) und unmittelbar vor einem vorbereiteten Sprung (11). Vor dem Sprung werden die Vorderbeine angehoben, die übrigen Beinpaare werden vom Untergrund abgehoben und in gebeugter Stellung wieder aufgesetzt.

Typ 2: Vorbereitete Sprünge

Bei vorbereiteten Sprüngen zeigen die Tiere ein stereotyped Verhalten mit einer klaren Sequenz von Bewegungen. Vor den Beginn der Beschleunigungsphase befestigen die Tiere zunächst den Sicherheitsfaden am Untergrund. Anschließend werden die Beine in einer charakteristischen Stellung orientiert, die an die für Salticiden und andere Taxa gefundenen Beinstellungen vor Sprungbewegungen erinnert (Ehlers 1939, Parry & Brown 1959b). In den Abbildungen 10 und 11 sind die charakteristischen Beinstellungen

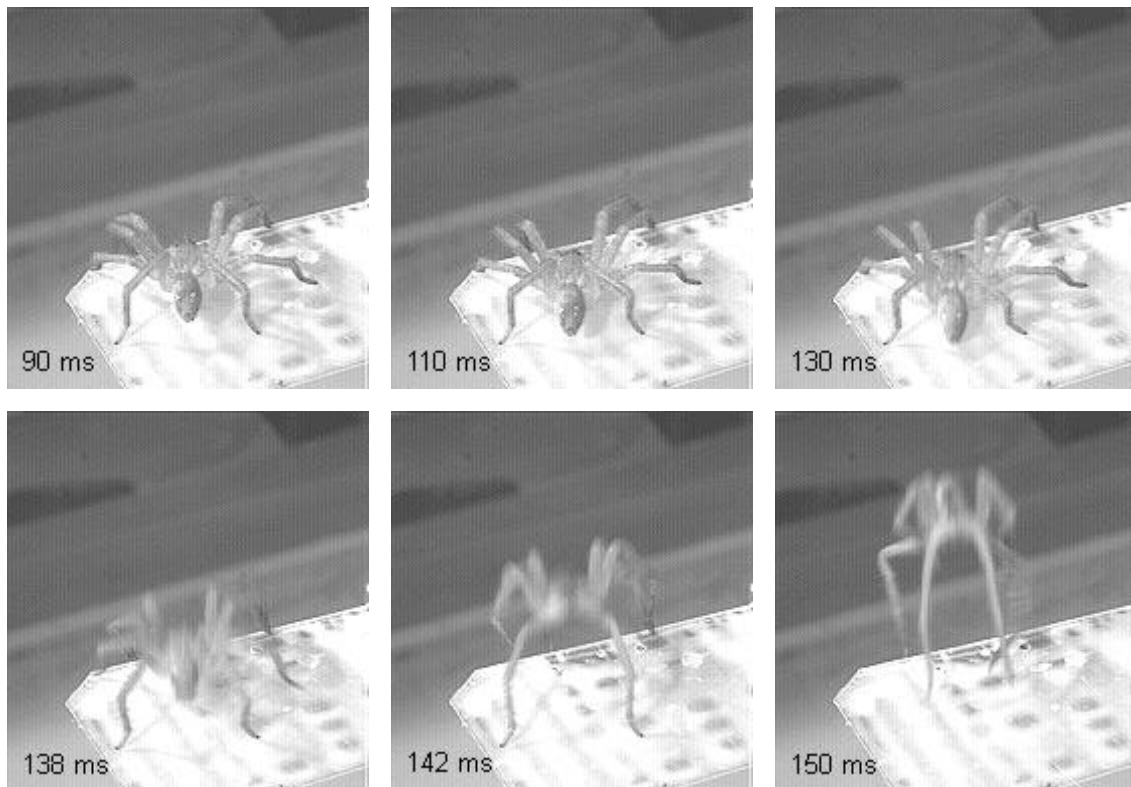


Abbildung 12. Vorbereiteter Sprung. Vor dem Beginn der Beschleunigungsphase werden die Hinterbeine gebeugt, so daß sich die Körperachse nach hinten neigt und abgesenkt wird. Unmittelbar danach beginnt der eigentliche Sprung.

von *Cupiennius salei* in der normalen Ruhelage und unmittelbar vor Beginn der Beschleunigungsphase bei einem vorbereiteten Sprung gezeigt. In Ruhelage sind die Beine fast vollständig gestreckt, die beiden vorderen Beinpaare liegen parallel ausgerichtet dem Untergrund fast völlig an. Die Hinterbeine sind leicht ausgestellt nach hinten gerichtet; die Orientierung des dritten Beinpaars variiert, meist sind die dritten Beine mehr oder minder laterad ausgerichtet. Die Beinpositionierung unmittelbar vor vorbereiteten Sprüngen unterscheidet sich hiervon sehr stark: Sofern die Spinne nicht bereits die vorderen beiden Beinpaare in Drohhaltung erhoben hatte, werden die Vorderbeine nun vom Boden abgehoben und in fast vollständig gestreckter Haltung fühlertartig nach vorn und oben gerichtet. Alle anderen Beine sind stark gebeugt; die zweiten und dritten Beine schräg nach vorn, die vierten Beine schräg nach hinten gerichtet. Speziell die Positionierung des zweiten und vierten Beinpaars war bei den Experimenten oftmals gut zu beobachten: Vor dem Sprung – unmittelbar nach, manchmal auch kurz vor der Befestigung des Sicherheitsfadens – werden die Beine nacheinander vom Boden abgehoben, gebeugt, und in "Sprungstellung" wieder auf den Untergrund aufgesetzt. Falls die zweiten Beine zunächst in Drohhaltung erhoben waren, wurden sie vor dem Sprung in gebeugter Stellung aufgesetzt. In einigen Fällen erfolgte die Beinpositionierung nur 100 – 200 ms vor dem Beginn der Beschleunigungsphase. Nach der Beinpositionierung konnte eine Ausholbewegung beobachtet werden: Die dritten und vierten Beine werden langsam gebeugt (hauptsächlich im Tibio-Metatarsalgelenk), so daß die Körperachse sich absenkt

und nach hinten neigt. Diese Ausholbewegung dauert etwa 20 ms, mitunter auch länger (in Abbildung 12 ist die Absenkung des Opisthosomas deutlich erkennbar). Anschließend beginnt die Beschleunigungsphase, während der die eigentliche Sprungbewegung ausgeführt wird. Die Kontaktphasen der einzelnen Beine enden in einer charakteristischen

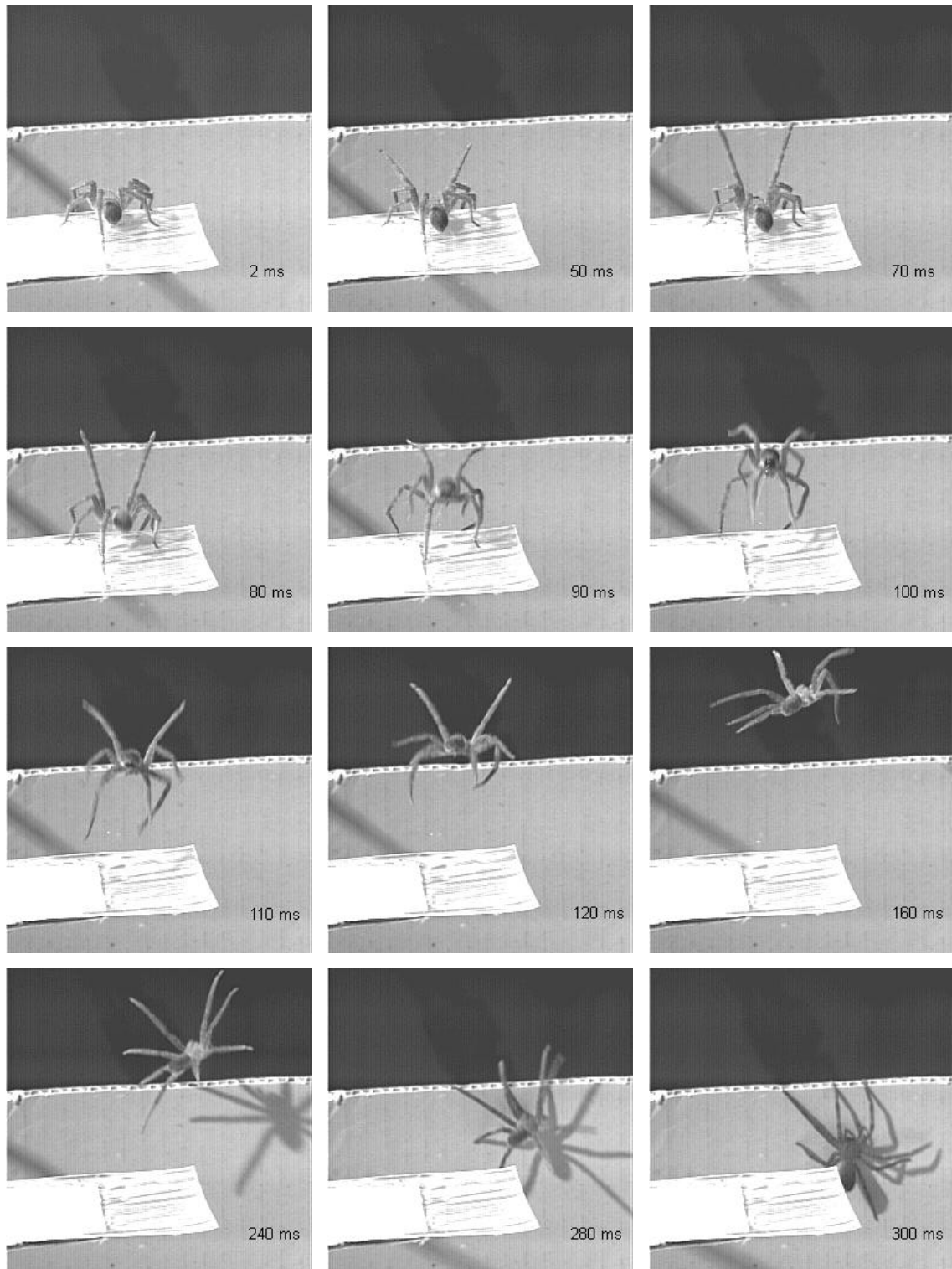
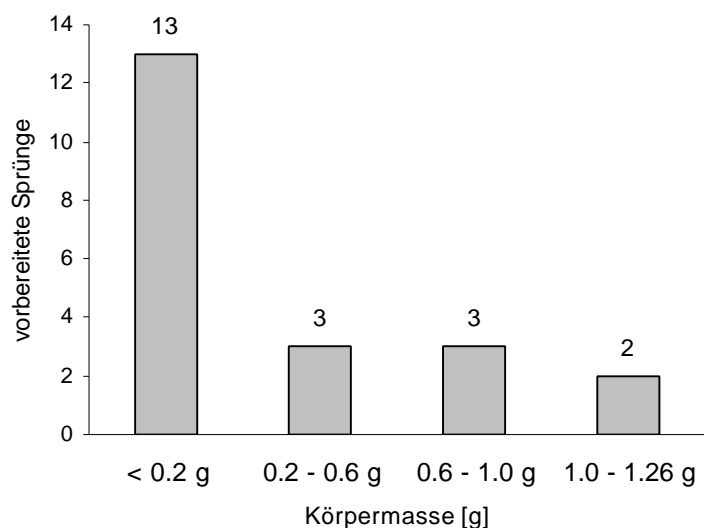


Abbildung 13. Vorbereiteter Sprung bis zur Begrenzung des Versuchsaufbaus. Die zurückgelegte Distanz beträgt etwa 43 cm, dies entspricht der ungefähr 35-fachen Körperlänge des Tieres.

Reihenfolge; die Bewegungen der contralateralen Beine verlaufen weitgehend parallel. Kurz nach dem Absprung werden die Beine vielfach dorsad ausgestreckt, so daß die Spinne während der Flugphase an einen Federball erinnert. Die mit vorbereiteten Sprüngen zurückgelegten Distanzen sind bemerkenswert groß. In zwei Fällen konnte die vollständige Flugbahn mit jeweils einer Kamera aufgenommen werden, weil die Spinnen in einer günstigen Richtung absprangen. Mit beiden Sprüngen erreichten die Spinnen die aus einer Pappwand bestehende Begrenzung des Versuchsaufbaus. Die geringste Distanz zwischen der Begrenzung und der Sprungplattform betrug 35 cm. Abbildung 13 zeigt eine der beiden Sequenzen. Die Spinne hatte eine Körperlänge von etwa 12 mm und sprang leicht schräg in Richtung der Begrenzungswand, deren Distanz zur Sprungplattform in Sprungrichtung etwa 43 cm betrug. Daraus resultiert eine mit dem Sprung zurückgelegte relative Distanz von etwa 35-facher Körperlänge der Spinne. Nach Erreichen der Begrenzung landeten die Spinnen in beiden Fällen kontrolliert, indem sie im Augenblick des Kontaktes zwischen Sternum und der Begrenzungswand die Beine nach ventral bogen. Möglicherweise spielt hierbei auch die Massenträgheit der Beine eine Rolle, weil durch den Substratkontakt der Körper stark abgebremst wird, so daß die Beine passiv an das Substrat angenähert werden könnten. Bei den Experimenten zur Sprungkinematik konnten insgesamt 21 Aufnahmen von vorbereiteten Sprüngen gewonnen werden. Die erfolgreichen Versuche sind sehr unregelmäßig über die Bandbreite der Körpermassen der untersuchten Tiere verteilt. Die meisten vorbereiteten Sprünge wurden bei Tieren mit Körpermassen von weniger als 0.2 g beobachtet, dagegen wurden keine solchen Sprünge bei Spinnen mit einer Körpermasse von mehr als 1.26 g beobachtet. Diagramm 27 zeigt die Verteilung der beobachteten Sprünge auf die Körpermassen der Versuchstiere. Diese Verteilung beruht nicht auf der Größenverteilung der verwendeten Versuchstiere; es waren Individuen mit verschiedensten Körpermassen ver-

Diagramm 27. Verteilung der beobachteten vorbereiteten Sprünge auf die Körpermassen der Versuchstiere. Für Spinnen mit Körpermassen von über 1.26 g konnten keine vorbereiteten Sprünge beobachtet werden.



füßbar, Versuche mit größeren Tieren verliefen aber, wie bereits dargestellt, zumeist er-

folglos. Insgesamt waren 14 der Aufnahmen vorbereiteter Sprünge von hinreichender Qualität für die nähere Auswertung und kinematische Analyse.

In einigen Fällen konnte beobachtet werden daß *C. salei* auch während "normaler Lokomotion" springt, ohne daß gezielte Störungen erfolgten⁶. Besonders bei der Überwindung größerer Hindernisse scheinen Sprünge genutzt zu werden. So konnte beobachtet werden, wie die Tiere in einer Sequenz von unmittelbar aufeinander folgenden vorbereiteten Sprüngen den Versuchsaufbau verließen, noch bevor mit dem gezielten Stören der Tiere begonnen wurde. Auf diese Weise legten die Tiere in sehr kurzer Zeit beträchtliche Distanzen zurück. Es war nicht möglich, Videoaufnahmen dieses Verhaltens zu gewinnen. Versuche in dieser Richtung schlugen fehl, weil sich wiederholte Sprünge nicht gezielt durch Reizung der Spinnen in Experimentalsituationen hervorrufen ließen.

5.3.2 Aufrichtung der Beinstacheln

Die Stacheln auf Femur und Tibia der Beine richteten sich bei insgesamt 36 der beobachteten Sprünge erkennbar auf. In den übrigen Fällen war durch die geringe Bildqualität keine Aufrichtung erkennbar. Die Stachelaufrichtung erfolgte – soweit erkennbar – synchron auf allen Segmenten aller Beine, auch auf den vorderen Beinpaaren, die vielfach während der Absprunghase keinen Bodenkontakt hatten. Die Stachelaufrichtung dauerte von der ersten erkennbaren Bewegung bis zum Ende der Aufrichtungsbewegung durchschnittlich 4.62 ms (± 0.94 SD, N = 26, Zeitaufösung der Beobachtung 2 ms). Die Flugphase des letzten Beines mit Bodenkontakt begann bei vorbereiteten Sprüngen 22 bis 38 ms (Mittelwert: 28.71 ms ± 5.68 SD, N = 14), bei unvorbereiteten Sprüngen 16 bis

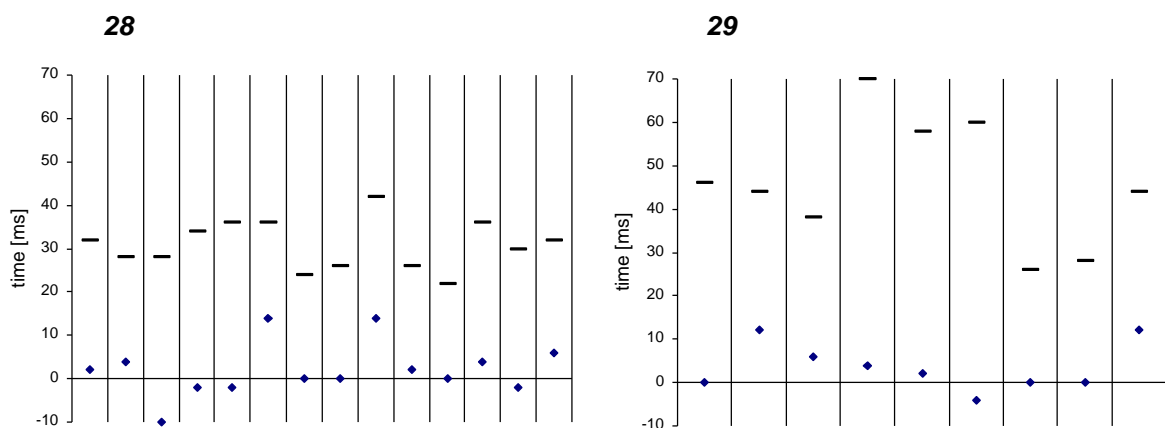


Diagramme 28 und 29. Aufrichtung der Beinstacheln und Zeitpunkt des Absprunges bei vorbereiteten (28) und unvorbereiteten Sprüngen (29). Der Zeitpunkt des Absprunges ist als Querstrich dargestellt, der Zeitpunkt der Stachelaufrichtung als Raute. $t = 0$ entspricht dem Beginn der Körperbewegung in Sprungrichtung.

⁶ Allerdings stellen die Situationen, in denen die Tiere beobachtet wurden, prinzipiell stets gestörte Situationen dar, so daß nicht von vollkommen unbeeinflusstem Verhalten ausgegangen werden sollte.

62 ms (Mittelwert: 35.8 ms \pm 16.59 SD, N = 10) nach der vollständigen Stachelaufrichtung. Bei beiden Sprungtypen ist, wie aus den Diagrammen 28 und 29 ersichtlich, praktisch keine zeitliche Kopplung von Stachelaufrichtung und dem Auftreten der ersten Körperbewegungen in Absprungrichtung auszumachen. Bei vorbereiteten Sprüngen erfolgte die Stachelaufrichtung zwischen 10 ms vor und 14 ms nach den ersten Körperbewegungen in Absprungrichtung; durchschnittlich wurden die Stacheln 2.14 ms nach den ersten Körperbewegungen aufgerichtet (\pm 6.30 SD, N = 14). Bei unvorbereiteten Sprüngen erfolgte die Stachelaufrichtung zwischen 4 ms vor und 12 ms nach den ersten Körperbewegungen (Mittelwert: 3.56 ms \pm 5.55 SD, N = 9).

Aufgrund des eingeschränkten Bildfeldes der Videokameras und der Bewegungsunschärfen konnte nicht ermittelt werden, wie lange die Stacheln nach dem Absprung aufgerichtet blieben. Soweit bei den Versuchen beobachtet werden konnte, waren nach der Landung der Tiere die Stacheln nicht aufgerichtet, das Anlegen der Stacheln muß also bereits in der Flugphase oder innerhalb weniger Sekunden nach der Landung erfolgen.

5.3.3 Kinematik der Körperlängsachse: Orientierung, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen

Bei vorbereiteten Sprüngen bewegt sich die Körperlängsachse der Spinnen in einem stereotypen, charakteristischen Muster, während bei unvorbereiteten Sprüngen aufgrund der dort erheblichen Variabilität in den Sprungrichtungen keine solchen Muster festzu-

	Max. Geschwindigkeit [ms ⁻¹]	Mittelwert \pm S.D. [ms ⁻¹]	N
Prosoma, horizontal	0.65 – 1.25	1.02 \pm 0.18	12
Prosoma, vertikal	0.07 – 0.82	0.34 \pm 0.22	12
Opisthosoma, horizontal	0.71 – 1.47	1.11 \pm 0.23	13
Opisthosoma, vertikal	0.44 – 1.24	0.87 \pm 0.25	13
	Max. Beschleunigung [ms ⁻²]	Mittelwert \pm S.D. [ms ⁻²]	N
Prosoma, horizontal	20.5 – 68.4	40.8 \pm 13.7	13
Prosoma, vertikal	0.74 – 33.7	19.2 \pm 9.5	13
Opisthosoma, horizontal	29.4 – 106.2	59.3 \pm 23.7	13
Opisthosoma, vertikal	3.7 – 97.9	62.3 \pm 18.9	13

Tabelle 6. Maximale Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des anterioren Endes des Prosoma und der Spitze des Opisthosoma während vorbereiteter Sprünge von *Cupiennius salei*.

stellen waren. Daher soll hier auf die Analyse der Körperbewegungen bei vorbereiteten Sprüngen fokussiert werden; es werden nur einige Anmerkungen zu unvorbereiteten Sprüngen gemacht.

Bei vorbereiteten Sprüngen erfolgt während der Beschleunigungsphase eine Vorwärtsrotation der Körperlängsachse. Nach dem Ende der Beschleunigungsphase stoppt die Vorwärtsrotation; in den meisten Fällen erfolgt anschließend eine Rückwärtsrotation der Körperachse (siehe Abbildung 13). Die maximalen Geschwindigkeiten und Beschleunigungen während vorbereiteter Sprünge variierten erheblich, sie sind in Tabelle 6 dargestellt. Die maximale vertikale Geschwindigkeit des Prosoma erreichte bis zu 0.82 ms^{-1} , die horizontale Geschwindigkeit betrug maximal 1.25 ms^{-1} . Die Spitze des Opisthosoma erreichte größere Maximalgeschwindigkeiten: in vertikaler Richtung bis 1.24 ms^{-1} , in horizontaler Richtung bis zu 1.47 ms^{-1} . Die Berechnung der Beschleunigungen erbrachte folgende Resultate: Prosoma, maximale vertikale Beschleunigung 33.7 ms^{-2} ; maximale horizontale Beschleunigung 68.4 ms^{-2} ; Opisthosoma, maximale vertikale Beschleunigung 97.9 ms^{-2} , maximale horizontale Beschleunigung 106.2 ms^{-2} . In den Diagrammen 30 bis 33 werden die Geschwindigkeitsverläufe der entsprechenden Körper-

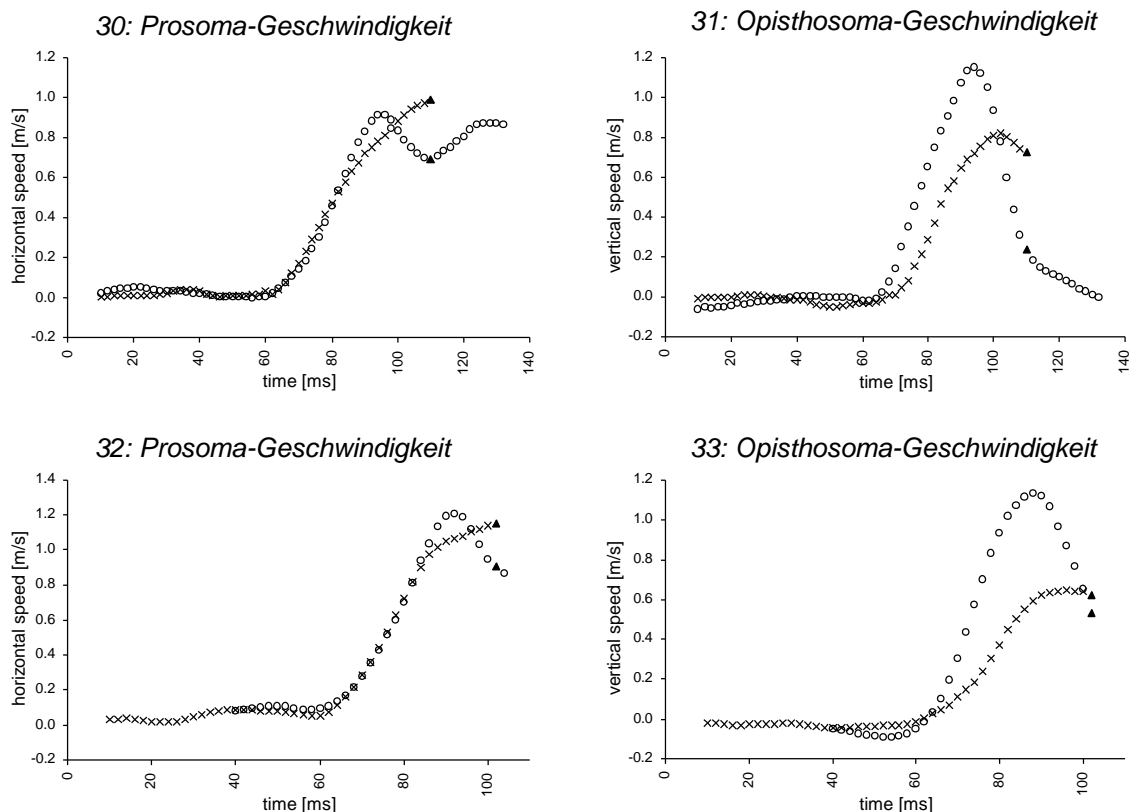


Diagramme 30, 31, 32 und 33. Horizontale und vertikale Geschwindigkeiten von Prosoma (x) und Opisthosoma (o) während zwei vorbereiteten Sprüngen. Der Zeitpunkt des Abhebens des letzten Beines ist jeweils mit einem Dreieck in der Datenreihe angezeigt.

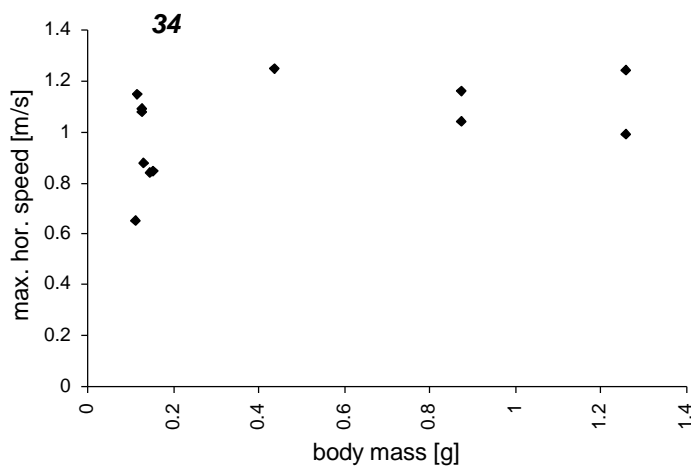


Diagramm 34. Maximale horizontale Geschwindigkeiten des Prosoma bei vorbereiteten Sprüngen, aufgetragen gegen die Körpermassen der Spinnen.

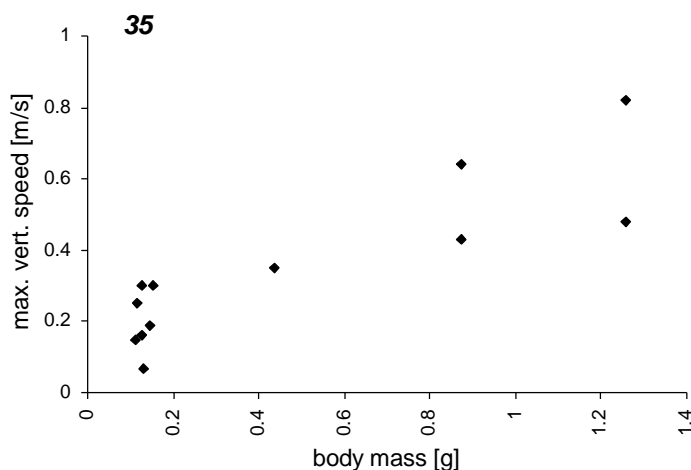


Diagramm 35. Maximale vertikale Geschwindigkeiten des Prosoma bei vorbereiteten Sprüngen, aufgetragen gegen die Körpermassen.

teile während zwei charakteristischer Sprünge gezeigt.

In den Diagrammen 34 und 35 werden die maximalen Startgeschwindigkeiten des Prosomas gegen die jeweiligen Körpermassen aufgetragen. Die die maximale horizontale Geschwindigkeit des Körpers korreliert nicht signifikant mit der Körpermasse (Korrelationskoeffizient 0.44, Irrtumswahrscheinlichkeit 5%). Eine signifikante Korrelation besteht zwischen der maximalen vertikalen Geschwindigkeit und der Körpermasse (Korrelationskoeffizient 0.87, signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von < 0.1%).

Die Orientierung der Körperlängsachse kann durch ihren jeweiligen Winkel relativ zur Horizontalen charakterisiert werden. In Diagramm 36 werden die Winkelverläufe für einige vorbereitete Sprünge gezeigt, dabei stehen positive

Werte für eine Vorwärtsrotation der Körperachse, d.h. für einen größeren Abstand zwischen Opisthosoma und Untergrund als zwischen Prosoma und Untergrund. Zum Ende der Beschleunigungsphase verlangsamt sich die auftretende Vorwärtsrotation, um sich zeitgleich mit dem Verlust des Bodenkontaktes umzukehren. Dies deutet darauf hin, daß auch nach der Beschleunigungsphase noch Kräfte auf den Körper wirken.

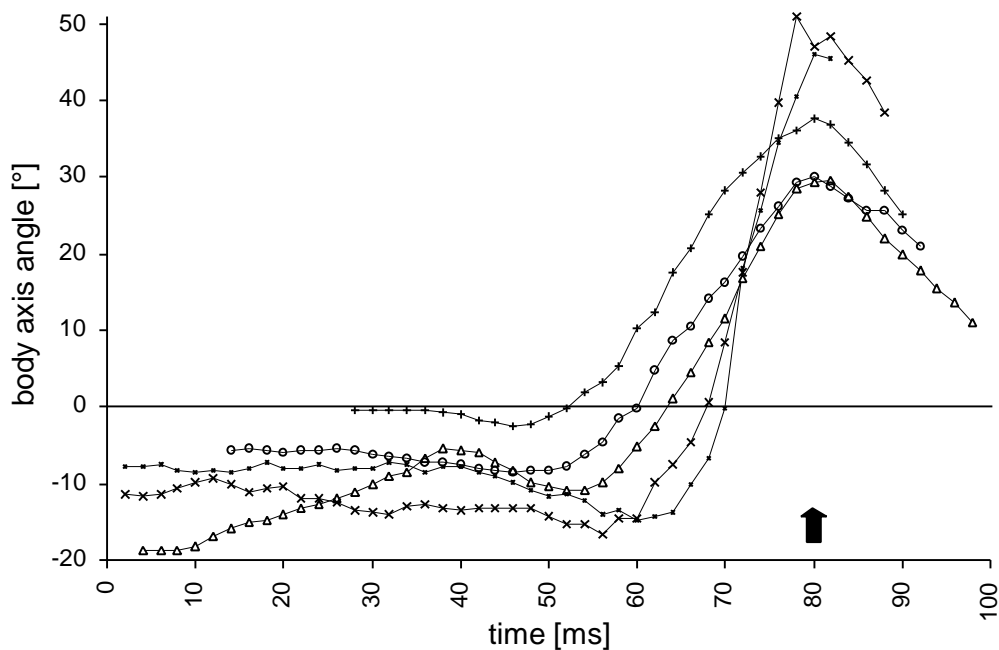


Diagramm 36. Winkel zwischen Körperlängsachse und Untergrund im Verlauf vorbereiteter Sprünge. Die Datenreihen wurden so angeordnet, daß der Zeitpunkt des Abhebens des letzten Beines bei 80 ms liegt (durch einen Pfeil markiert). Positive Werte zeigen eine Vorwärtsrotation der Körperachse an. Auffällig ist die Umkehrung der Rotationsrichtung sofort nach Verlust des Bodenkontaktes.

Wie weiter oben bereits gezeigt wurde, ist die Kinematik der unvorbereiteten Sprünge von *Cupiennius salei* äußerst variabel. Die gemessenen maximalen vertikalen und horizontalen Geschwindigkeiten des Prosoma waren im Durchschnitt etwas geringer als bei vorbereiteten Sprüngen, allerdings lagen die Extremwerte dicht bei den für vorbereitete Sprünge gefundenen Werten. Die maximale vertikale Geschwindigkeit des Prosoma reichte von 0.14 bis 0.69 ms^{-1} (Mittelwert: $0.31 \text{ ms}^{-1} \pm 0.20 \text{ SD}$, $N = 6$), die maximale horizontale Geschwindigkeit von 0.68 bis 1.26 ms^{-1} (Mittelwert: $0.96 \text{ ms}^{-1} \pm 0.22 \text{ SD}$, $N = 7$). Auch die maximalen Beschleunigungen erreichten Werte nahe den für vorbereitete Sprünge gefundenen: maximale vertikale Beschleunigung $8.19 - 53.7 \text{ ms}^{-2}$ (Mittelwert: $24.9 \text{ ms}^{-2} \pm 17.6 \text{ SD}$, $N = 6$); maximale horizontale Beschleunigung $34.13 - 55.1 \text{ ms}^{-2}$ (Mittelwert: $41.26 \text{ ms}^{-2} \pm 7.47 \text{ SD}$, $N = 7$). Die Sprungleistungen scheinen somit nicht vom jeweiligen Sprungtyp abhängig zu sein.

5.3.4 Dauer der Kontaktphasen

Die Beschleunigungsphase dauerte bei vorbereiteten Sprüngen zwischen 22 und 42 ms (Mittelwert: $30.86 \text{ ms} \pm 5.59 \text{ SD}$, $N = 14$). Die Dauer zeigt dabei keine signifikante Korrelation mit der Körpermasse (Diagramm 37 zeigt die Dauer der Beschleunigungsphasen gegen die Körpermassen aufgetragen). Bei unvorbereiteten Sprüngen war dagegen eine

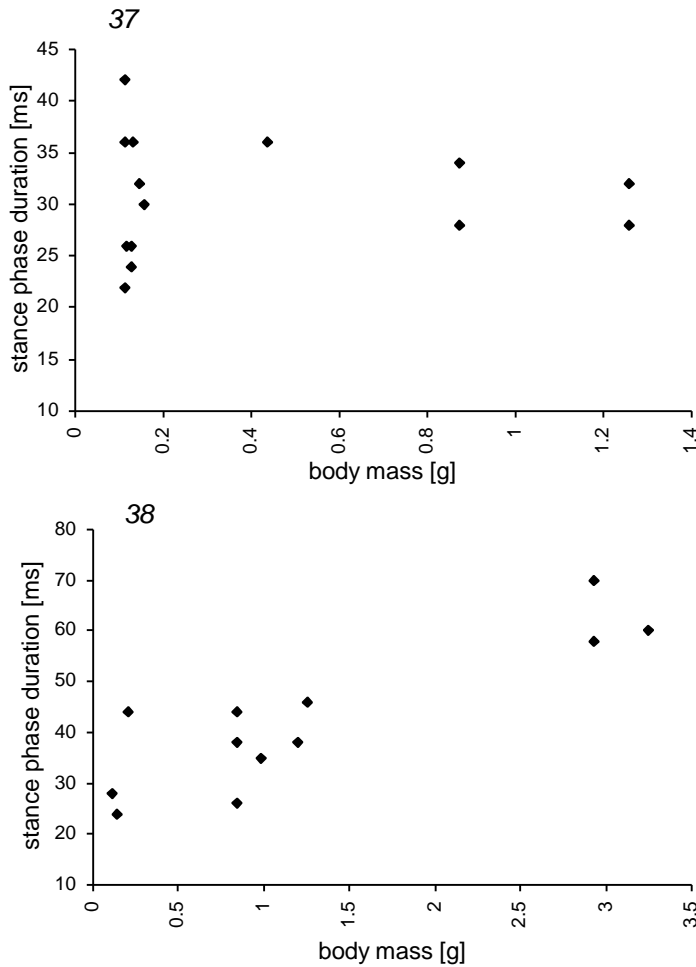


Diagramme 37 und 38. Dauer der Beschleunigungsphasen von vorbereiteten (37) und unvorbereiteten (38) Sprüngen, aufgetragen gegen die Körpermassen.

deutliche Korrelation zwischen Körpermasse und Dauer der Beschleunigungsphase festzustellen, der Korrelationskoeffizient beträgt 0.87; die Korrelation ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von < 0.1 % signifikant. Die Beschleunigungsphase dauerte bei unvorbereiteten Sprüngen 24 bis 70 ms (Mittelwert: 42.6 ms \pm 14.3 SD, N = 12), die Daten sind in Diagramm 38 dargestellt.

Die Kontaktphasenmuster der einzelnen Beinpaare waren bei vorbereiteten Sprüngen relativ einförmig. Diagramm 39 zeigt die relative Kontaktphasendauer der jeweiligen Beine für neun vorbereitete Sprünge. Die Beine heben in einer charakteristischen Sequenz vom Untergrund ab: Die dritten Beine sind die ersten, die nach Beginn der Sprungbewe-

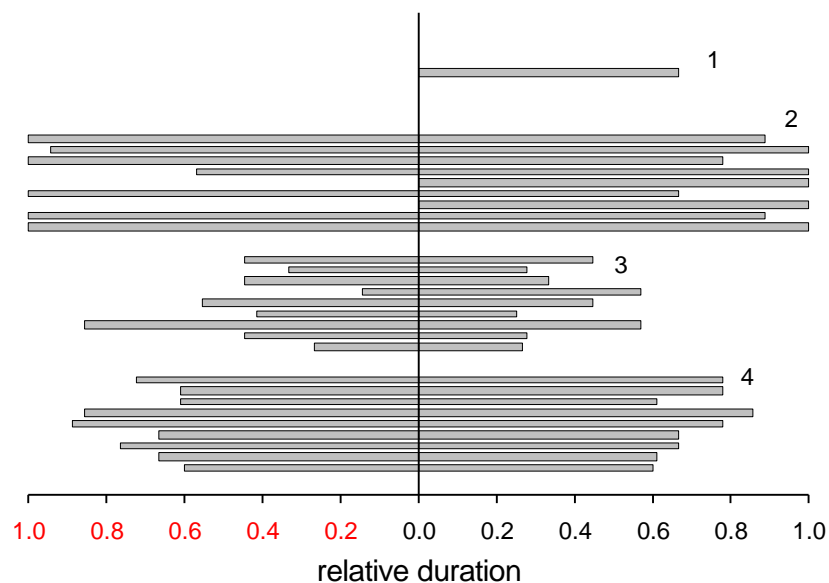


Diagramm 39. Relative Dauer der Kontaktphasen für die verschiedenen Beine. Die längste Kontaktphase ist dabei gleich 1 gesetzt. Die Balken links und rechts der Mittellinie stehen für die linken und rechten Beine, die Zahlen rechts neben den Balkengruppen entsprechen dem jeweiligen Bein (1 = erstes Bein usw.).

gung den Bodenkontakt verlieren. Wird die Dauer der gesamten Beschleunigungsphase – von der ersten Sprungbewegung bis zum Abheben des letzten Beines – gleich 100% gesetzt, so heben die dritten Beine nach 8 bis 60% der Beschleunigungsphase ab, durchschnittlich nach 37% der Dauer ($\pm 15\%$ SD, $N = 21$). Anschließend heben die vierten Beine ab, nach 60 – 89% der Beschleunigungsphase (Mittelwert: $69\% \pm 9\%$ SD, $N = 22$). Zuletzt verlieren die zweiten Beine den Kontakt zum Untergrund; dies erfolgt nach 57 – 100% der gesamten Beschleunigungsphase (Mittelwert: $93\% \pm 13\%$ SD, $N = 19$)⁷. Im Vergleich zwischen den Beinpaaren halten die zweiten Beine im Durchschnitt 2.5 mal länger Bodenkontakt als die dritten Beine (± 0.68 SD, $N = 18$).

In unvorbereiteten Sprüngen konnte kein stereotypes Muster der Kontaktphasendauern festgestellt werden. Die Diagramme 40, 41 und 42 zeigen die zeitlichen Muster der Kontaktphasen für verschiedene unvorbereitete Sprünge.

Diagramm 40 stellt die relativen Dauern der Kontaktphasen für einen "Vorwärts-Seitwärts-Sprung" dar. Die Spinne sprang in eine Richtung etwa 45° rechts von der Ausrichtung der Körperlängsachse ab. Die meisten Beine der linken Körperseite verloren entsprechend früh den Bodenkontakt, während sowohl das linke Vorderbein als auch die Beine 2, 3 und 4 der rechten Körperseite wesentlich länger Bodenkontakt hielten. Das rechte Vorderbein war fühlertartig nach oben ausgestreckt. Da die Spinne sich von den Fußpunkten der hinteren linken Beine wegbewegte, wurden diese während der Beschleunigungsphase vergleichsweise frühzeitig stark gestreckt und verloren auch früh den Bodenkontakt. Das zweite linke Bein wurde noch vor Beginn der Beschleunigungsphase vom Boden abgehoben.

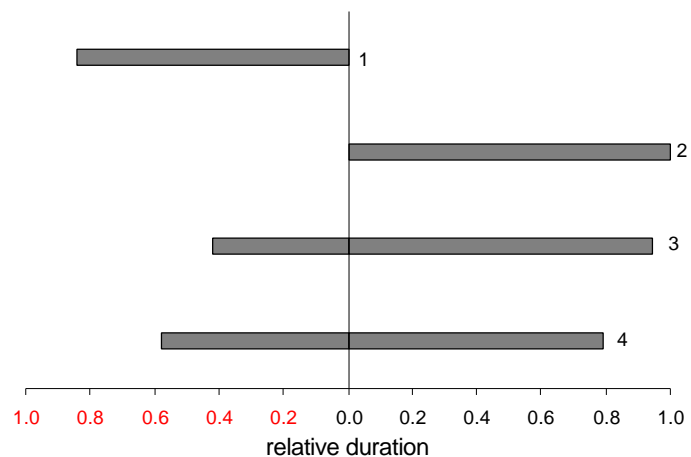


Diagramm 40. Relative Kontaktphasendauern bei einem unvorbereiteten "Vorwärts-Seitwärts-Sprung".

⁷ Das zweite Beinpaar hält üblicherweise den längsten Substratkontakt. Dennoch sind die Durchschnittswerte der relativen Kontaktphasendauer geringer, weil contralaterale Beine oftmals nicht gleichzeitig vom Boden abhoben, aber in der Statistik separat berücksichtigt wurden.

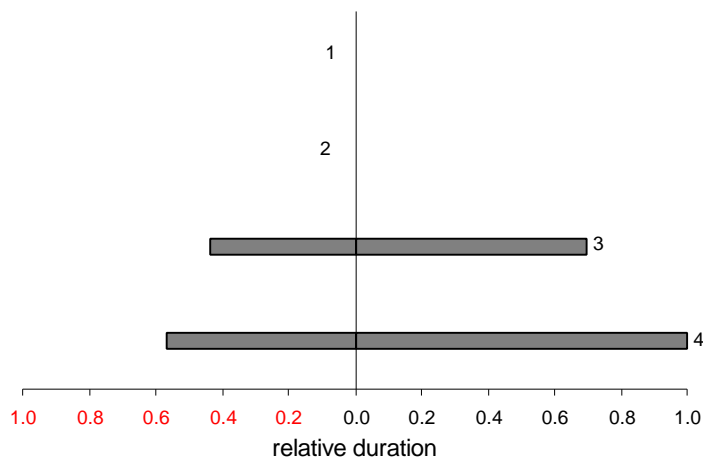


Diagramm 41. Relative Kontaktphasendauern bei einem unvorbereiteten Seitwärtssprung.

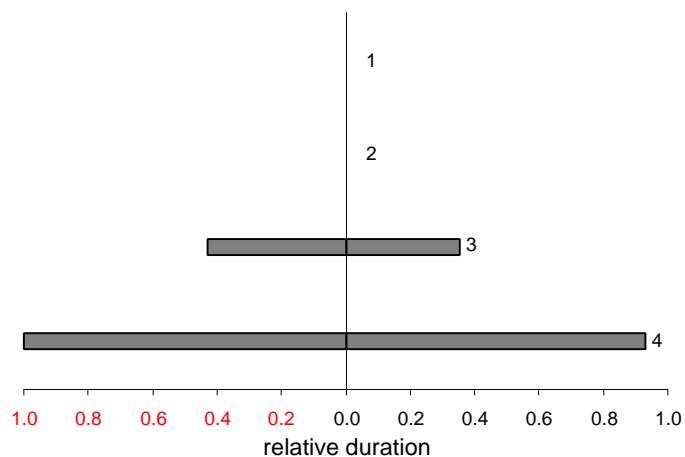


Diagramm 42. Relative Kontaktphasendauern bei einem unvorbereiteten Rückwärtssalto.

Die für einen Seitwärtssprung ermittelten Kontaktphasendauern sind in Diagramm 41 dargestellt. Charakteristische Phasen der entsprechenden Videosequenz sind in Abbildung 9 dargestellt. Die ersten und zweiten Beine wurden noch vor Beginn der Beschleunigungsphase vom Boden abgehoben, weil die Spinne wohl aufgrund der experimentell verursachten Reize Drohhaltung eingenommen hat. Die Spinne springt in Richtung ihrer rechten Körperseite. Wie aufgrund der Sprungrichtung zu erwarten, sind die relativen Kontaktphasen der rechten Beine deutlich länger als die der linken Beine.

Diagramm 42 stellt die relativen Kontaktphasendauern für den in Abbildung 7 gezeigten Rückwärtssalto dar. Auch vor diesem Sprung nahm die Spinne die charakteristische Drohhaltung ein, die ersten und

zweiten Beine hatten zu Beginn der Beschleunigungsphase keinen Bodenkontakt. Die Kontaktphasen der dritten Beine endeten nach etwa der Hälfte der Kontaktphasendauer der vierten Beine, die den Substratkontakt zuletzt verloren. Bei diesem Sprung zeigten die Beinbewegungen einen Grad an Parallelität, wie er auch für vorbereitete Sprünge charakteristisch ist.

Insgesamt zeigt die Variabilität im Sprungverhalten von *Cupiennius salei* deutlich, daß die Tiere ihren Lokomotionsapparat zur Erzeugung einer großen Bandbreite von Bewegungen nutzen können. Dabei variieren die Funktionen der verschiedenen Beine offenbar entsprechend der jeweiligen Absprungrichtung.

5.3.5 Effektive Beinlängen, Kinematik der Beingelenke

Die Kinematik des Körpers und die Kontaktphasen der Beine zeigten bei vorbereiteten Sprüngen deutliche Muster, wogegen die Beinbewegungen bei unvorbereiteten Sprüngen je nach der Sprungrichtung stark variierten. Daher sollen die folgenden Analysen auf vorbereitete Sprünge fokussiert werden.

Trotz des relativ stereotypen Grundmusters bei vorbereiteten Sprüngen ist der Grad an Variabilität, der bei der detaillierteren Analyse der Beinkinematiken festgestellt werden konnte, bemerkenswert. Dementsprechend konnte kein einziger vorbereiteter Sprung aufgenommen werden, bei dem sich *alle* Beine in der hier als typisch zu beschreibenden Weise verhalten. Die Kinematik der Beine scheint durch die jeweiligen Ausgangspositionen und durch die Bewegungen der anderen Beine beeinflusst zu werden, sicherlich auch durch die mehr oder minder intensive Fluchtreaktion.

Die Vorderbeine hatten bei fast allen vorbereiteten Sprüngen vor Beginn der Beschleunigungsphase keinen Bodenkontakt. Auch während der Beschleunigungsphase wurden die Vorderbeine ausgestreckt gehalten. In einigen Fällen wurden die Vorderbeine allerdings während der stärksten Beschleunigungen im Femoro-Patellargelenk leicht gebeugt.

Das dritte Beinpaar ist das erste, das während der Beschleunigungsphase den Bodenkontakt verliert. Während ihrer kurzen Kontaktphase konnte meist eine leichte Verringerung der effektiven Länge der dritten Beine beobachtet werden. Falls das dritte Beinpaar

substantiell zur Erzeugung propulsiver Kräfte beim Absprung beiträgt, werden diese Kräfte somit wahrscheinlich durch Rotation der Beine produziert, nicht aber durch Streckung der weiter distal gelegenen Beingelenke. In zahlreichen Fällen wurden die dritten Beine bereits vor dem Beginn der Beschleunigungsphase vom Boden abgehoben, so daß hier mit Sicherheit nicht von einem Beitrag zur Sprungbewegung ausgegangen werden kann. Diagramm 43 zeigt die Verläufe der normierten effektiven Längen der dritten Beine während typischer vorbereiteter Sprünge.

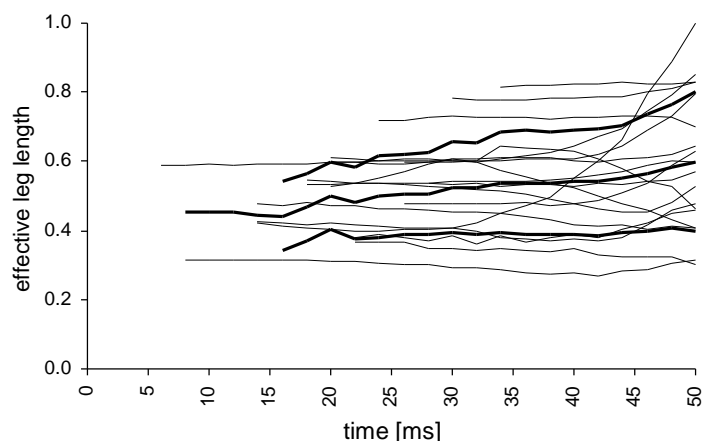


Diagramm 43. Normierte effektive Längen des dritten Beines während vorbereiteter Sprünge. Der Wert 1 bedeutet vollständige Streckung des Beines (effektive gleich reduzierter Beinlänge). Der Durchschnittswert sowie die Durchschnittswerte plus/minus Standardabweichung sind fett dargestellt. Der Zeitpunkt des Absprunghes ist auf $t=50$ ms normiert.

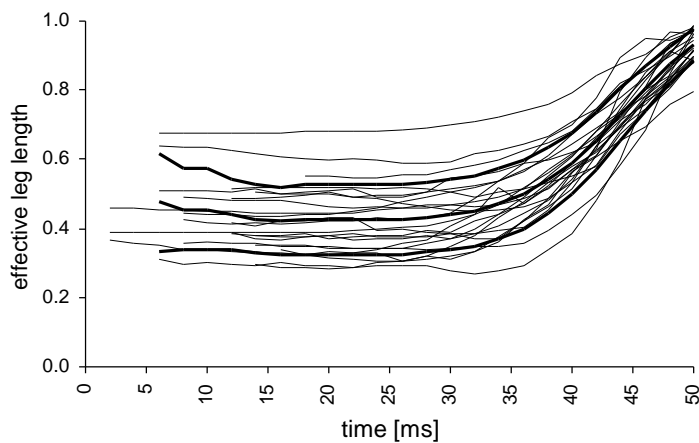


Diagramm 44. Effektive Länge des vierten Beines während vorbereiteter Sprünge.

Mit der beginnenden Beschleunigung des Körpers in Sprungrichtung begann auch die effektive Länge der Hinterbeine zu wachsen (Diagramm 44). Dies erfolgte durchschnittlich 20 ms vor dem Ende der Hinterbein-Streckung. Der Winkel der Femoro-Patellargelenke betrug am Beginn der Kontaktphase durchschnittlich etwa 90° (Diagramm 45). Die beginnende Streckung des Femoro-Patellargelenks war die Ursache

für die Vergrößerung der effektiven Beinlänge, da der Winkel des Tibio-Metatarsalgelenks zwischen 25 und 14 ms vor dem Ende der Beschleunigungsphase nicht anstieg (er betrug im Durchschnitt etwa 104° , siehe Diagramm 46). Es konnte im Gegenteil beobachtet werden, daß sich der Winkel des Tibio-Metatarsalgelenks im Verlauf von 25 ms vor dem Beginn der Beschleunigungsphase deutlich – um durchschnittlich 7.7° – verringerte, während sich der Winkel des Femoro-Patellargelenkes in diesem Zeitraum leicht vergrößerte. Das Tibio-Metatarsalgelenk begann seine Extension durchschnittlich erst 12 ms vor dem Ende der Kontaktphase. Zu diesem Zeitpunkt war der Winkel des Femoro-Patellargelenkes bereits um fast 10° angewachsen. Während ihrer Kontaktphase wurden die Hinterbeine fast voll-

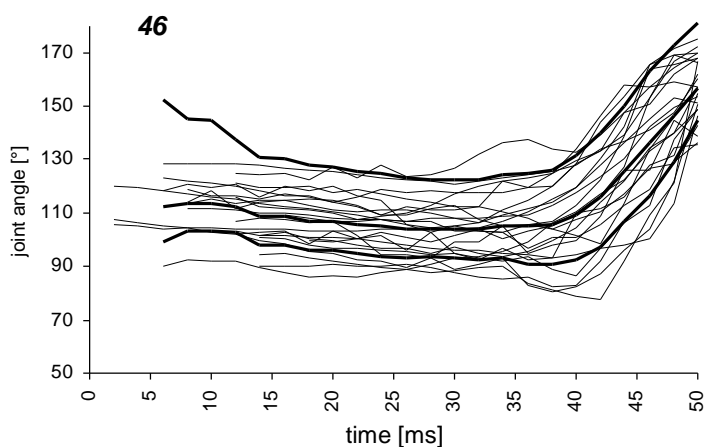
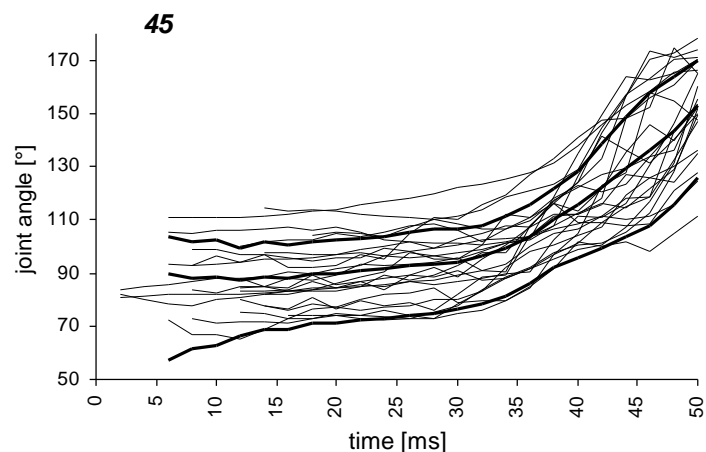


Diagramm 45 und 46. Winkel des Femoro-Patellargelenks (45) und des Tibio-Metatarsalgelenks (46) der vierten Beine während vorbereiteter Sprünge.

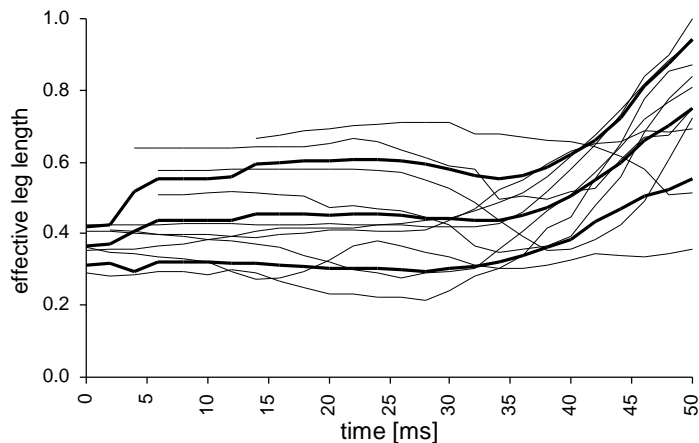


Diagramm 47. Effektive Länge des zweiten Beines während vorbereiteter Sprünge.

ständig gestreckt; ihre normierte effektive Länge erreichte zum Zeitpunkt des Abhebens $0.931 (\pm 0.046 \text{ SD}, N = 23)$. Der Winkel des Femoro-Patellargelenks betrug zu diesem Zeitpunkt durchschnittlich $152.7^\circ (\pm 17.0^\circ \text{ SD}, N = 23)$, der des Tibio-Metatarsalgelenks im Durchschnitt $156.6^\circ (\pm 24.6^\circ \text{ SD}, N = 23)$.

Die Kontaktphase der zweiten Beine endete ebenfalls in der Regel nach einer starken Beinstreckung.

Allerdings trat hier in einigen Fällen auch eine Beugung der Beingelenke, also eine Verkleinerung der effektiven Beinlänge auf (Diagramm 47). Da die Körperlängsachse während der Beschleunigungsphase zunehmend nach vorn geneigt wurde, variierten die Bewegungen der zweiten Beine relativ stark in Abhängigkeit von der jeweiligen Position der Fußpunkte: Die Bewegungen am Beginn der Kontaktphase reichten von einer leichten Flexion der zweiten Beine – bei anteriorer Position der Fußpunkte – bis zu einer reinen Extension bei weiter posterior gelegenen Fußpunkten. Nach den ersten Bewegungen wurden die Beingelenke aber in der Regel gestreckt, bis das Bein in mehr oder weniger stark gestreckter Stellung den Bodenkontakt verlor. Allerdings war der Grad der Beinstreckung des zweiten Beinpaars geringer als der des dritten Beinpaars: Die normierte effektive

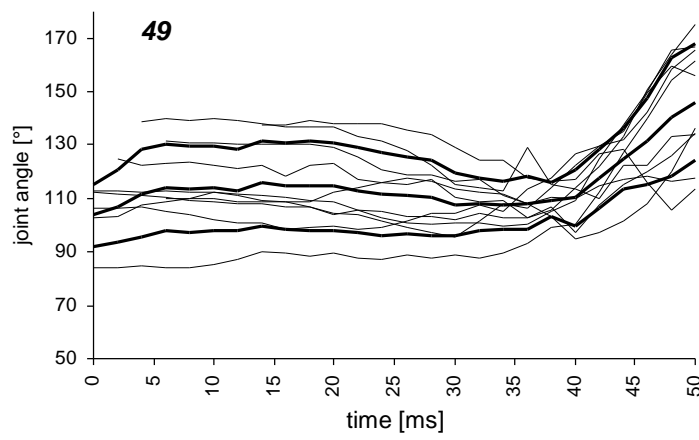
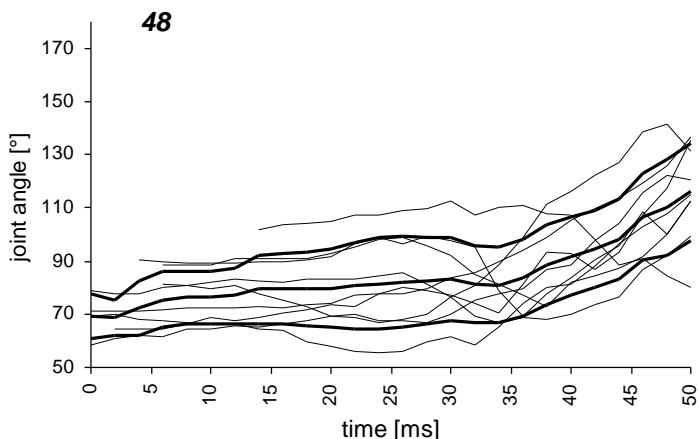


Diagramm 48 und 49. Winkel des Femoro-Patellargelenks (48) und des Tibio-Metatarsalgelenks (49) der zweiten Beine während vorbereiteter Sprünge.

Beinlänge betrug zum Zeitpunkt des Abhebens durchschnittlich $0.75 (\pm 0.19 \text{ SD}, N = 10)$, der Winkel des Femoro-Patellargelenks lag im Mittel bei $115.90^\circ (\pm 18.2^\circ \text{ SD}, N = 9)$ (Diagramm 48) und der Winkel des Tibio-Metatarsalgelenks bei $146^\circ (\pm 21.7^\circ \text{ SD}, N = 10)$ (Diagramm 49).

Parry & Brown (1959b) beobachteten bei *Sitticus* eine nahezu parallel zur Körperlängsachse ausgerichtete Stellung des vierten Beinpaars. Bei *Cupiennius salei* wurden die vierten Beine nicht parallel zur Sagittalebene des Körpers plaziert, so daß der Winkel zwischen den Tibiae dieser Beine ungleich Null war. Unmittelbar vor dem Beginn der Beschleunigungsphase lag dieser Ausstellwinkel im Durchschnitt bei $87.8^\circ (\pm 17.9^\circ \text{ SD}, N = 12)$, er verringerte sich bis zum Zeitpunkt des Abhebens des letzten Hinterbeines auf $30.4^\circ (\pm 9.5^\circ \text{ SD}, N = 12)$. Diagramm 50 zeigt die Verläufe des Winkels zwischen den

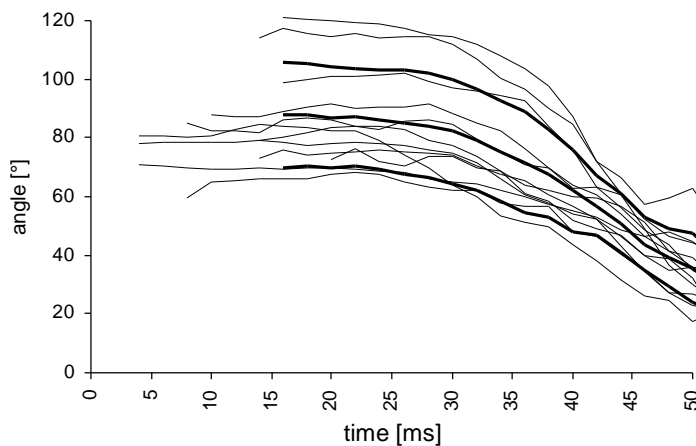


Diagramm 50. Winkel zwischen den funktionellen Patello-Tibialsegmenten der Hinterbeine während vorbereiteter Sprünge.

Hinterbeinen für eine Reihe vorbereiteter Sprünge.

Wie schon aufgrund der Kinematik des Körpers zu erwarten ist, zeigt sich bei unvorbereiteten Sprüngen eine wesentlich größere Variabilität der Bein- und Beingeelenk-Kinematik als bei vorbereiteten Sprüngen. Die Beine vollzogen je nach der jeweiligen Sprungrichtung eine große Bandbreite von Bewegungen: Diejenigen Beine, die in Rich-

tung auf die Störung hin orientiert waren, wurden während der Kontaktphase gestreckt, sofern ihre Ausgangsstellung nicht schon eine weitgehend gestreckte war. In diesem Fall erfolgte mitunter eine rasche Beugung des Beines bei vom Untergrund abgehobenem Tarsus, ein erneutes Aufsetzen des Tarsus, und dann eine Extension. Die von der Störungsrichtung abgewandt orientierten Beine (die also in Sprungrichtung lagen) vollzogen in der Regel eine Flexion, oder aber sie wurden zunächst gebeugt um dann gegen Ende der Beschleunigungsphase gestreckt zu werden.

Die große Variabilität der beobachteten Sprünge schließt nicht aus, daß es auch hier durchaus stark fixierte Bewegungsmuster geben kann, die aber aufgrund der vielen Bewegungsmöglichkeiten und des großen Aufwandes für die Datenauswertung an dieser Stelle nicht eingehender untersucht werden können. Eine entsprechende Studie würde die experimentelle Gewinnung und die – äußerst zeit- und ressourcenaufwendige – ki-

nematische Analyse einer sehr viel größeren Zahl von Hochgeschwindigkeits-Videosequenzen erfordern, als mit der vorliegenden Arbeit erfaßt werden konnten.

5.4 Druckabhängigkeit der Aufrichtung der Beinstacheln

Bei den Versuchen konnte festgestellt werden, das sich die Beinstacheln der untersuchten Individuen keineswegs bei Erreichen eines bestimmten Grenzdruckes synchron aufrichteten. Die Aufrichtung erfolgte vielmehr über einen weiten Druckbereich, wobei sich verschiedene Stacheln bei verschiedenen Drucken differenziert aufrichteten; nicht entlang der Länge des Beines, sondern verteilt über die Beinsegmente. Eine Regelmäßigkeit konnte lediglich in der dorso-ventralen Verteilung beobachtet werden: Die lateral gelegenen Stacheln richten sich erst bei deutlich höheren Drucken auf als die ventral gelegenen. Tabelle 7 gibt einen Überblick über die gemessenen Werte. Bei verschiedenen Versuchen an jeweils einem Bein konnten auch bei Beobachtungen einzelner Borsten keine genaueren Werte ermittelt werden als die angegebenen, da die Aufrichtung nicht plötzlich, sondern über einen Bereich von etwa 30 kPa hinweg allmählich erfolgte. Bei beiden untersuchten Tieren zeigte sich eine identische Druckabhängigkeit der Stachelaufrichtung, so daß auf die Tötung weiterer Tiere zur Druckmessung verzichtet wurde.

	1. Bein	2. Bein	3. Bein	4. Bein
laterale Stacheln	≈ 50	55 - 60	60 - 65	60 - 65
ventrale Stacheln	≈ 35	45 - 55	50 - 60	≈ 55

*Tabelle 7. Druckabhängigkeit der Stachelaufrichtung, untersucht an zwei Individuen von *Cupiennius salei*. Die Werte entsprechen den Drucken in kPa, bei denen eine vollständige Aufrichtung der Beinstacheln erreicht war.*

5.5 Volumenverschiebungen und Volumenarbeit beim Sprung

Wenn die Erzeugung des Haemolymphdruckes im Prosoma erfolgt (wie u.a. von Blickhan & Barth 1985, Ellis 1944, Parry & Brown 1959a und Shultz 1991 angenommen wurde), und dort durch eine Bewegung des Carapax relativ zum Sternum bewirkt wird, so kommt der Flächengröße des Carapax eine zentrale Bedeutung für die erreichbare Volumenverschiebung zu. Es soll hier angenommen werden, daß der Carapax translatorisch bewegt wird, daß also die Volumenverschiebung nicht auch durch Deformation des Carapax bewirkt ist. In diesem Fall hängt das verschobene Flüssigkeitsvolumen bei gegebener Verschiebungsstrecke linear von der zweidimensionalen Fläche des Carapax in Verschiebungsrichtung ab, die Krümmung der Carapaxoberfläche und damit deren tatsächliche Oberflächengröße spielt keine Rolle. Dies kann anhand Abbildung 14 illustriert werden. Für das verschobene Flüssigkeitsvolumen ergibt sich damit die folgende Abhängigkeit von der Carapaxfläche und der Verschiebungsstrecke:

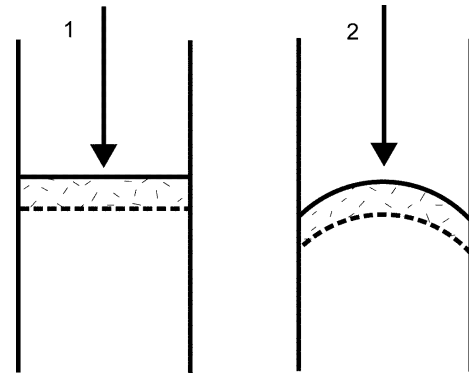


Abbildung 14. Bei der Bewegung von Pumpenstempeln hängt das verschobene Volumen nur von der Fläche des Stempels in Bewegungsrichtung ab; die beiden verschobenen Volumina sind bei gleicher Verschiebung der Stempel gleich groß

$$\Delta V_{Ps} = A_{Cp} \cdot \Delta S_{Cp} \quad (13)$$

Es kann somit die Strecke bestimmt werden, um die der Carapax verschoben werden muß, wenn ein bestimmtes Flüssigkeitsvolumen in die Beine gepumpt werden soll.

Es wurden die Volumenverschiebungen für die in Abschnitt 5.3.5 gezeigten Durchschnittswerte der Winkelverläufe während vorbereiteter Sprünge berechnet. Weiterhin wurde die Volumenverschiebung für beispielhaft ausgewählte Einzelsprünge untersucht. Das "theoretisch maximale" in die Beine verschobene Haemolymphvolumen⁸ hängt von der Größe der Tiere ab. In Diagramm 51 wird dieses Maximalvolumen in Abhängigkeit von der Länge der Hinterbeine dargestellt. Die Strecke S_{Cp} , um die der Carapax gegen das Sternum verschoben werden muß, damit es zu einer entsprechenden Volumenverschiebung kommen kann, ist in Diagramm 52 gegen die Hinterbeinlänge aufgetragen.

⁸ Also das Volumen, das bei einer Bewegung der Beingelenke von 40° zu 180° verschoben werden müßte. Die minimalen beobachteten Gelenkwinkel waren stets deutlich größer als 40°; für real mögliche Bewegungen sind daher geringere maximale Volumenverschiebungen und Carapaxhübe anzunehmen.

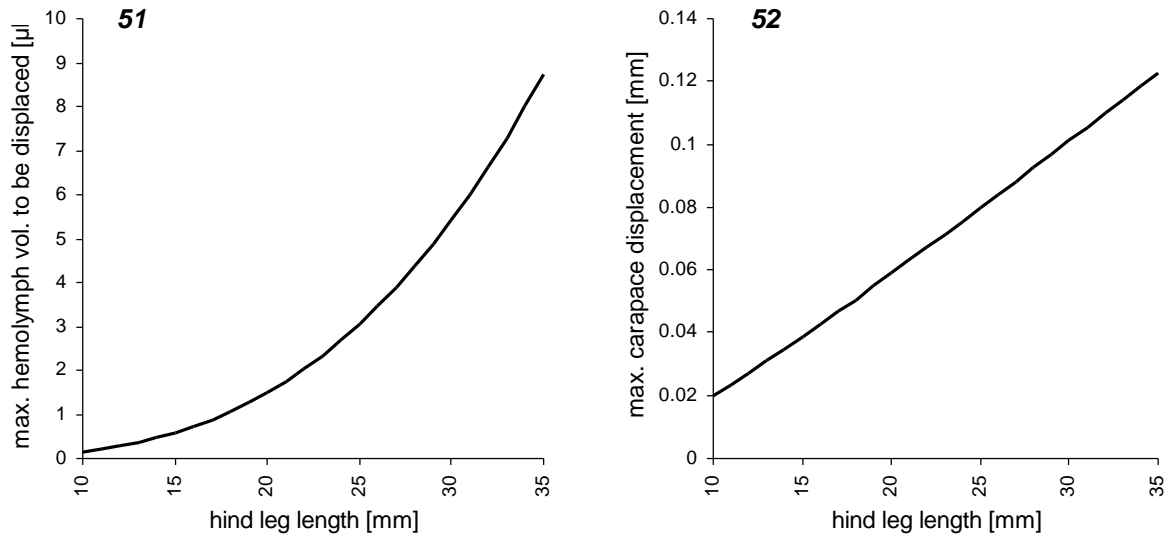


Diagramme 51 und 52. Maximales verschobenes Haemolymphvolumen bzw. maximale Carapaxverschiebung bei "theoretisch maximaler" Bein Streckung, aufgetragen gegen die reduzierte Länge des vierten Beines.

Die Diagramme 53 bis 56 zeigen die Volumen-Zeit-Verläufe für die zweiten und vierten Beine, die sich aus den durchschnittlichen Gelenkwinkel-Verläufen bei vorbereiteten Sprüngen (siehe Abschnitt 5.3.5) ergeben. Die Volumina sind jeweils auf eine Hinterbeinlänge von 33 mm bezogen, die Berechnung der Gelenkachsen-Längen erfolgt gemäß der in Abschnitt 5.1.2 gezeigten Zusammenhänge. Aufgrund der geometrischen Ähnlichkeit der Beinabmessungen skalieren die Beträge der verschobenen Volumina entsprechend der in Diagramm 51 gezeigten Zusammenhänge mit der dritten Potenz der Hinterbeinlänge; bei größeren Tieren würden entsprechend größere Volumina verschoben. An den Beträgen der Volumenverschiebungen in den Gelenken wird deutlich, daß die Gesamt-Volumenverschiebung im jeweiligen Bein nur in sehr geringem Umfang von den Bewegungen des Tibio-Metatarsalgelenks beeinflusst wird; die Volumenverschiebungen resultieren fast ausschließlich aus den Bewegungen des Femoro-Patellargelenks. Da die Bewegungen der dritten Beine während ihrer kurzen Kontaktphase sehr heterogen waren, wurde auf eine entsprechende Analyse verzichtet. Die mittlere effektive Beinlänge blieb weitgehend konstant, so daß für das dritte Beinpaar nur geringfügige Volumenverschiebungen zu veranschlagen sind⁹. Auch für das erste Beinpaar soll keine Analyse des mittleren Volumenverlaufes erfolgen, da die Vorderbeine bei vorbereiteten Sprüngen fast niemals Bodenkontakt hatten und ihre Stellung während der Beschleunigungsphase weitgehend beibehalten.

⁹ Die effektive Beinlänge könnte natürlich auch bei starken Bewegungen des Femoro-Patellargelenks und des Tibio-Metatarsalgelenks konstant bleiben, wenn eines der Gelenke gebeugt und das andere gleichzeitig entsprechend gestreckt würde. Die Betrachtung der Videosequenzen zeigte aber, daß solche Bewegungen beim dritten Beinpaar nicht auftraten.

Da die sich Zeit-Volumen-Verläufe für die zweiten und vierten Beine auf die jeweiligen Kontaktphasen beziehen, muß zur Berechnung der Volumenverschiebungen im Prosoma der zeitliche Verlauf der Beinbewegungen berücksichtigt werden: Die Kontaktphase der vierten Beine endet im Mittel 21 ms früher als die der zweiten Beine, die Kurven müssen also entsprechend gegeneinander verschoben werden. Aus den Videosequenzen ist erkennbar, daß die vierten Beine nach dem Ende ihrer Kontaktphase weitgehend gestreckt bleiben. Somit kann davon ausgegangen werden, daß die Gelenkvolumina in den vierten Beinen vom Ende ihrer Kontaktphase bis zum Ende der Kontaktphase der zweiten Beine praktisch konstant bleiben. Auf das "theoretisch maximale" Volumen im Prosoma bezogen ergeben sich damit der in Diagramm 57 dargestellte Volumenverlauf (wiederum für eine Hinterbeinlänge von 33 mm) und die in Diagramm 58 gezeigte Verschiebung des Carapax.

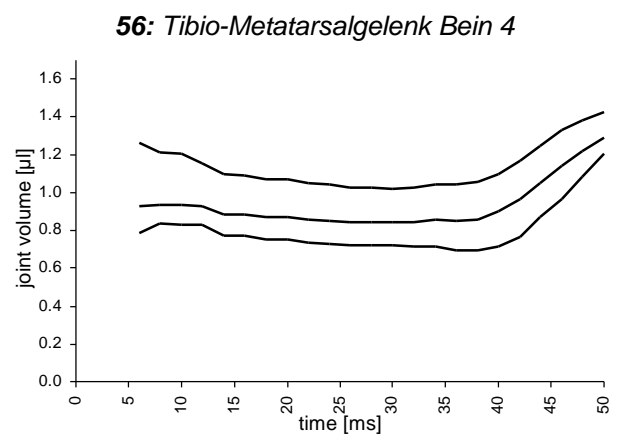
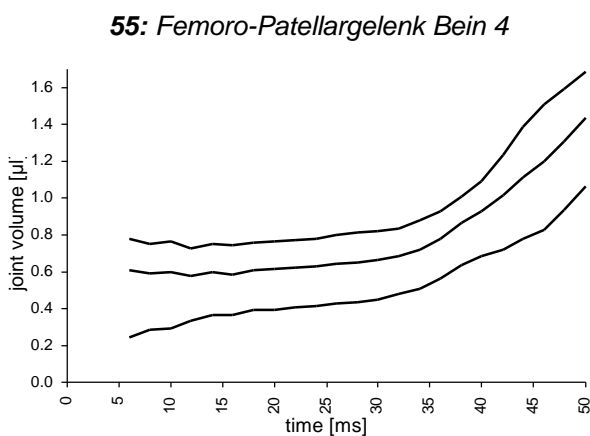
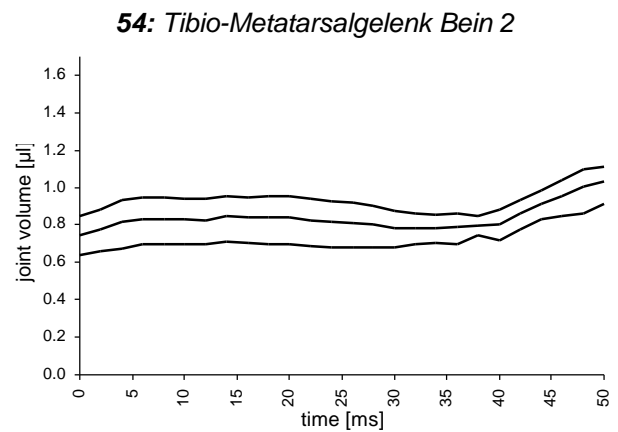
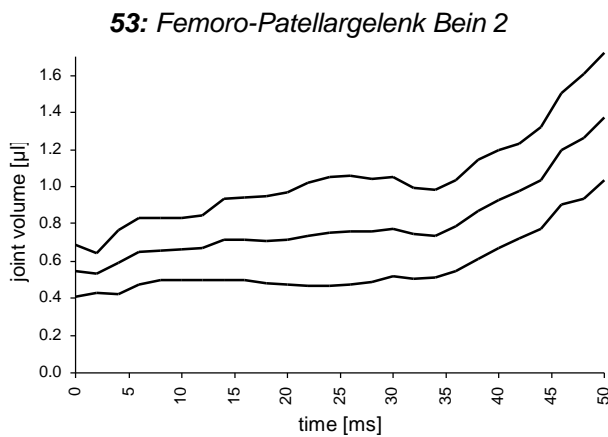


Diagramme 53 und 54. Zeit-Volumen-Verlauf des Femoro-Patellargelenks (53) und des Tibio-Metatarsalgelenks (54) von Bein 2 während vorbereiteter Sprünge (Mittelwert, obere und untere Standardabweichung), für eine Hinterbeinlänge von 33 mm.

Diagramme 55 und 56. Dasselbe für das vierte Bein.

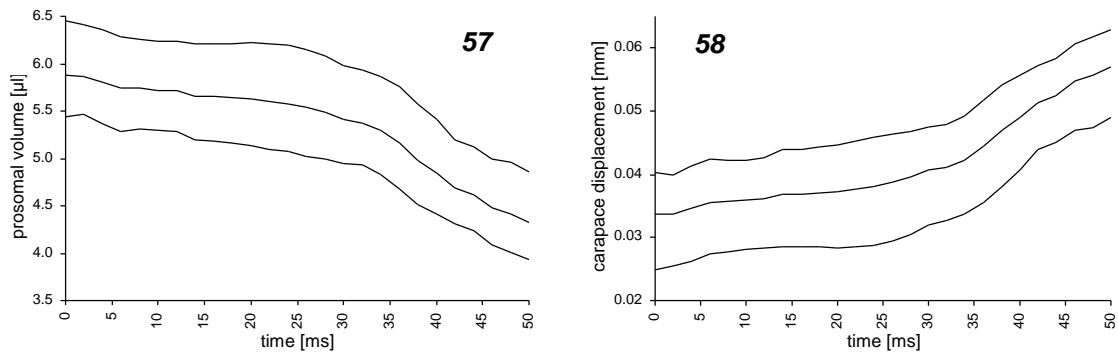
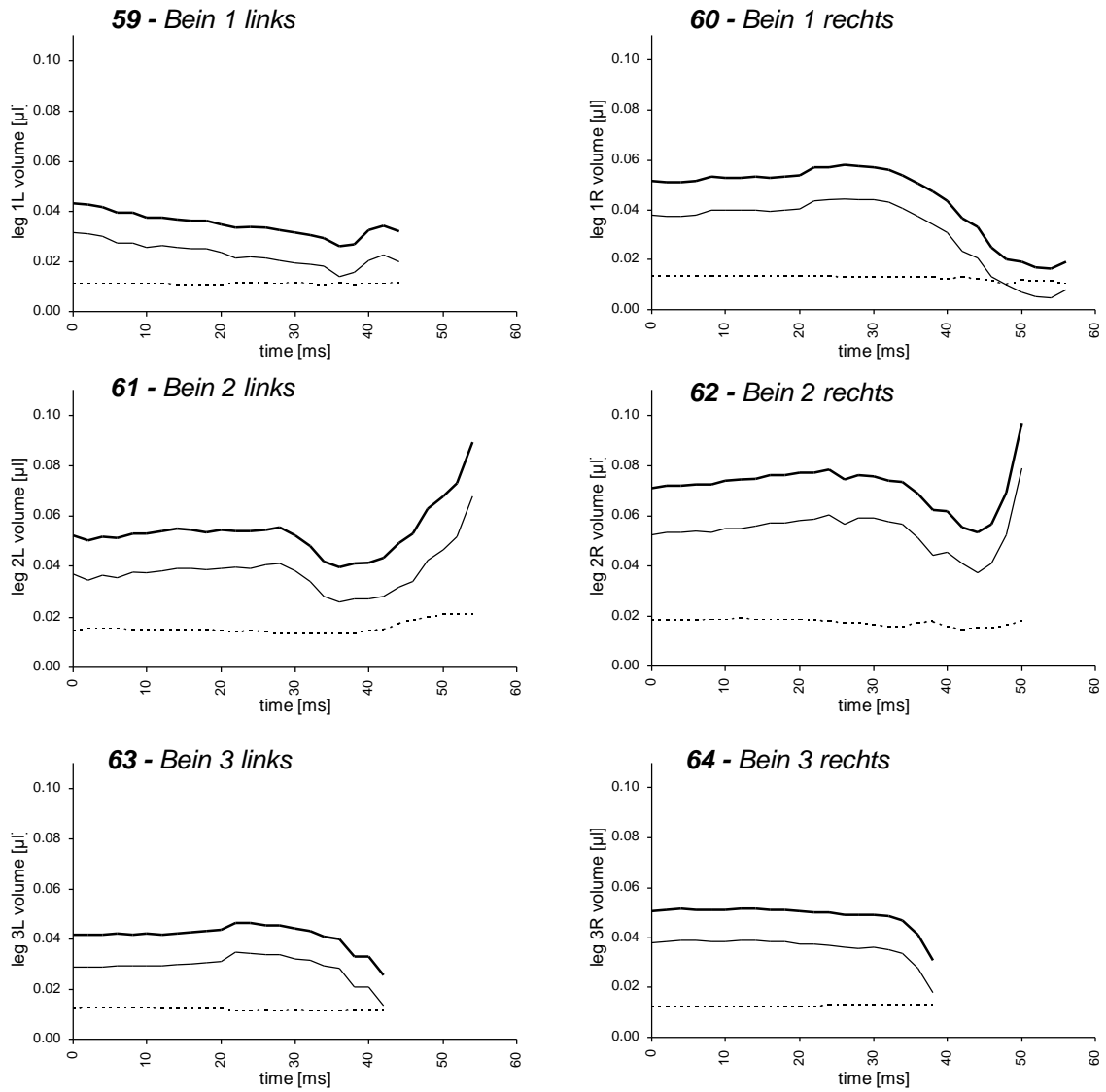


Diagramme 57 und 58. Prosoma-Volumen (57) und Carapaxverschiebung (58) während vorbereiteter Sprünge (Mittelwert, obere und untere Standardabweichung), für eine Hinterbeinlänge von 33 mm. Die Volumenverschiebungen in den ersten und dritten Beinen wurden wegen der nur geringfügigen Bewegungen dieser Beinpaare bei der Berechnung vernachlässigt.

Neben der Betrachtung des Verhaltens der bei vorbereiteten Sprüngen hauptsächlich beteiligten Beine wurden auch detaillierte Analysen einiger Sprungsequenzen vorgenommen. Zu diesem Zweck wurden die Winkelverläufe der distalen Gelenke jeweils aller Beine in der in Abschnitt 4.3.6 beschriebenen Weise untersucht. Aus den dabei ermittelten reduzierten Längen der vierten Beine lassen sich die morphometrischen Größen ableiten, so daß mit den Winkelverläufen auch die Volumenverläufe für alle Gelenke und somit alle Beine und den gesamten Vorderkörper berechenbar sind. Um den Umfang der Darstellung zu begrenzen, soll darauf verzichtet werden, die Winkelverläufe aller sechzehn Beingelenke für alle betrachteten Sequenzen zu zeigen, zumal die Kurven naturgemäß den Volumen-Zeit-Verläufen entsprechen. Beispielfhaft werden in den Diagrammen 59 bis 66 die Volumenverläufe der acht Beine während der Kontaktphase eines vorbereiteten Sprunges gezeigt. Die Kinematik der Beingelenke konnte – vor allem wegen der starken Bewegungsunschärfen – nicht für alle Beine über die gesamte Dauer der des Sprunges analysiert werden. Daher wird, wie bereits oben dargestellt, davon ausgegangen, daß die Gelenkwinkel nach dem Ende der jeweiligen Kontaktphasen konstant bleiben, zumindest für den kurzen Zeitraum bis zum Abheben des letzten Beines. Wie aus den Diagrammen erkennbar, werden die Volumenverschiebungen, die bei der Streckung der zweiten und vierten Beine auftreten, in diesem speziellen Fall durch die Beugung der ersten und dritten Beine teilweise kompensiert. Die resultierende Netto-Volumenverschiebung ist deshalb vergleichsweise geringfügig; sie liegt in der Größenordnung von etwa 0.1 µl. Dementsprechend ist auch der Hub des Carapax nur gering, er beträgt bei der gegebenen Fläche $A_{Cp} = 16.57 \text{ mm}^2$ maximal nur ungefähr 0.005 mm (siehe Diagramme 67 und 68). Diagramme 69 bis 74 zeigen die prosomalen Volumenverschiebungen und Carapaxbewegungen für einige weitere vorbereitete Sprünge. Entsprechend der variablen Beinkinematik bei unvorbereiteten Sprüngen sind auch die Volumenverschiebungen weniger stereotyp. In den Diagrammen 75 bis 84 sind als ex-

tremes Beispiel die Volumenverläufe und die Carapaxverschiebung für den in Abbildung 9 dargestellten Seitwärtssprung gezeigt.



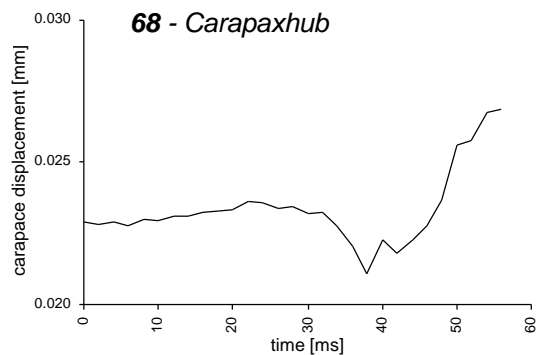
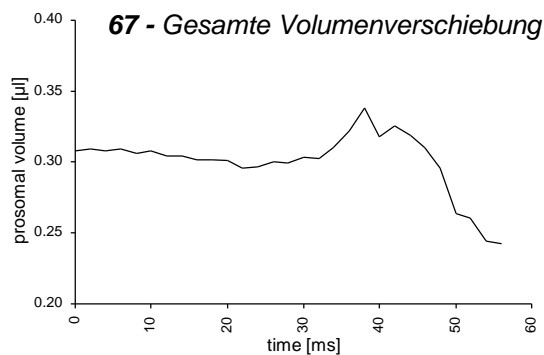
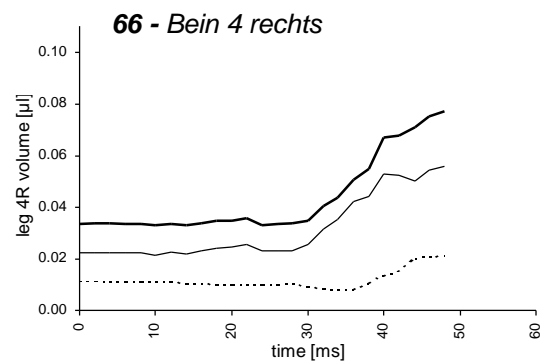
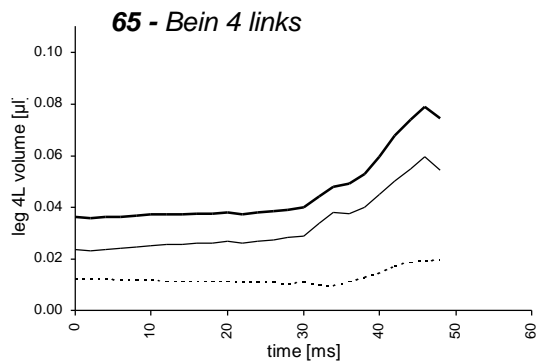


Diagramme 59 bis 66. Volumenverschiebungen in den Beinen während eines typischen vorbereiteten Sprunges. Die breite Linie zeigt die gesamte Volumenverschiebung im jeweiligen Bein an, die dünne Linie die Volumenverschiebung im Femoro-Patellargelenk und die gepunktete Linie die Volumenverschiebung im Tibio-Metatarsalgelenk. Der geringe Anteil des Tibio-Metatarsalgelenks resultiert aus der geringeren Querschnittsfläche. Reduzierte Hinterbeinlänge: 15.7 mm.

Diagramme 67 und 68. Volumenverschiebung im Prosoma und Hub des Carapax während des Sprunges.

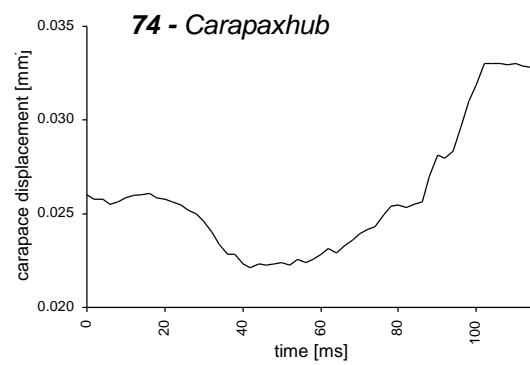
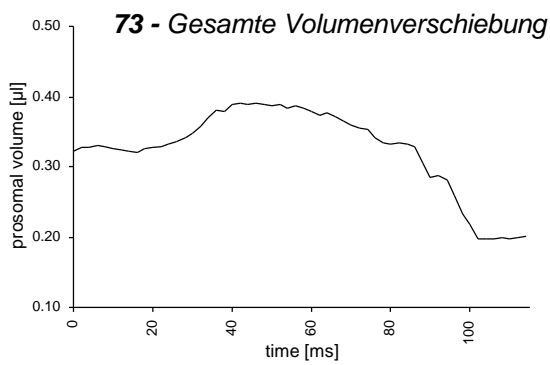
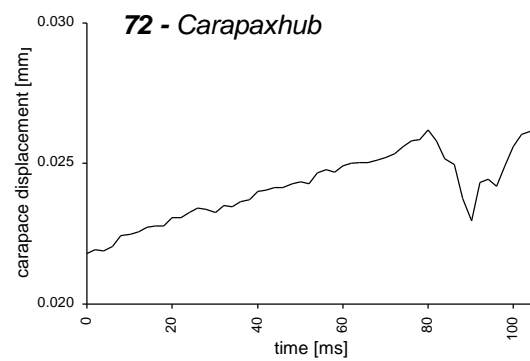
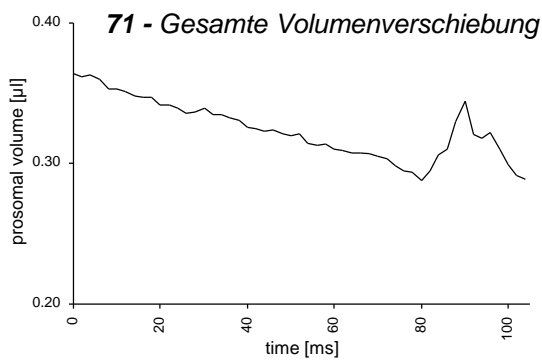
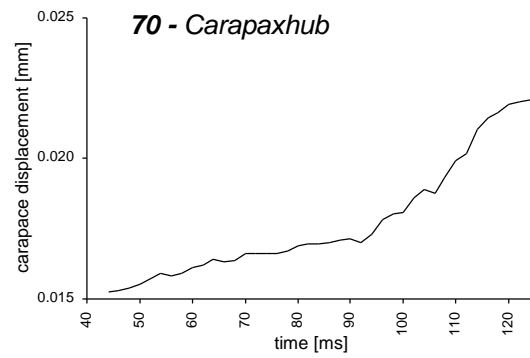
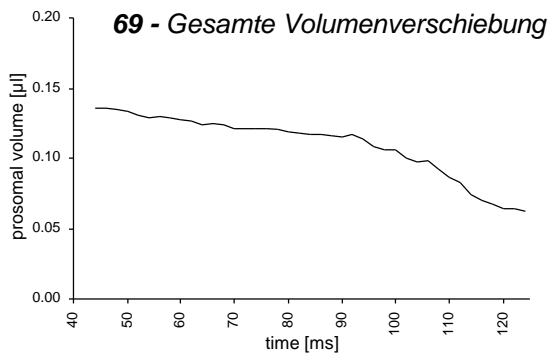


Diagramme 69 bis 74. Abgeschätzte Volumenverschiebungen im Prosoma und Hübe des Carapax während drei weiterer vorbereiteter Sprünge. Reduzierte Hinterbeinlängen: 69/70 – 12.2 mm; 71/72 – 16.1 mm; 73/74 – 16.3 mm.

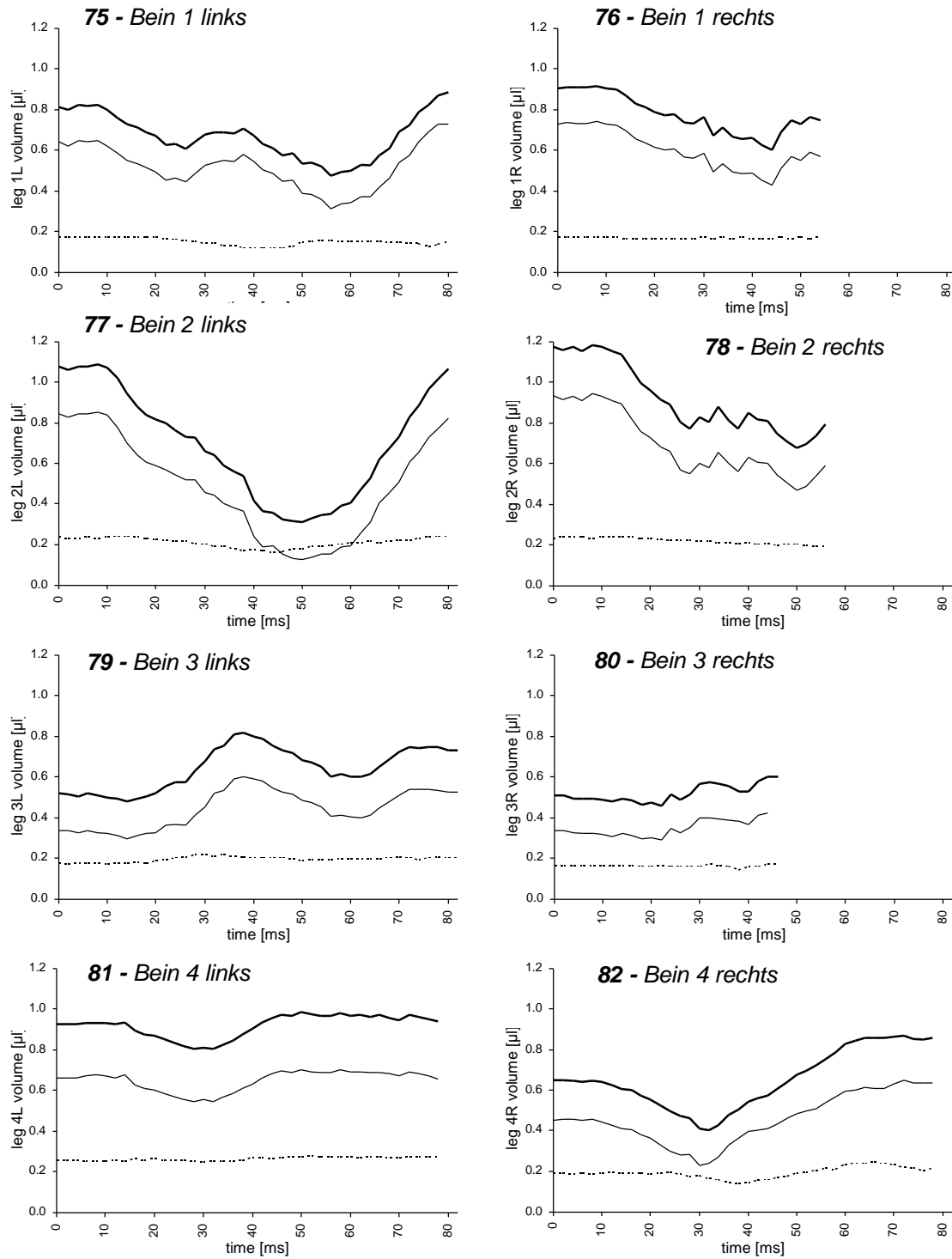


Diagramme 75 bis 82. Volumen-Zeit-Verläufe der verschiedenen Beine während des in Abbildung 9 gezeigten Sprunges. Reduzierte Hinterbeinlänge: 34.2 mm.

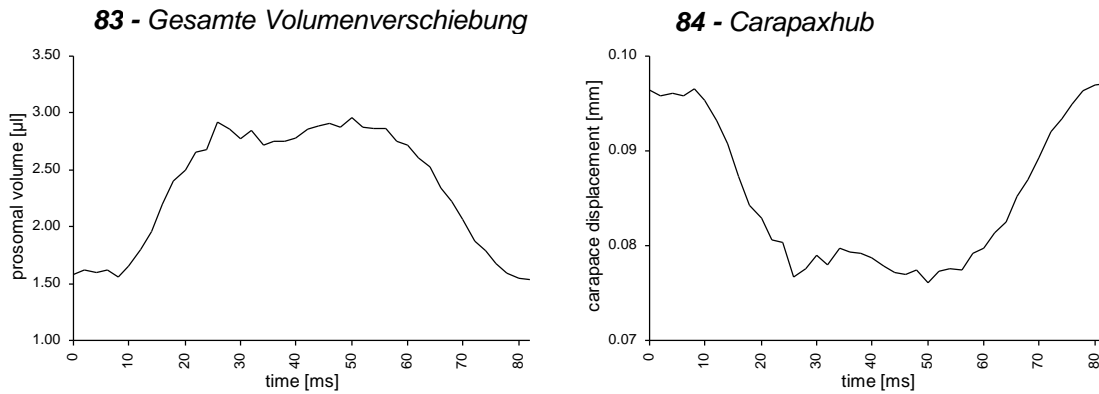


Diagramme 83 und 84. Volumenverschiebung im Prosoma und Hub des Carapax während des in Abbildung 9 gezeigten Sprunges. Reduzierte Hinterbeinlänge: 34.2 mm.

5.6 Prosomale Steifigkeit von *Perania nasuta*, Vergleich mit anderen Taxa

Durch Verformung des Prosoma konnten bei allen untersuchten Tieren, außer bei den drei Individuen von *Perania nasuta*, Streckungsbewegungen der hydraulischen Beingelenke ausgelöst werden. Bei *Perania* führten auch die stärksten Verformungen (um bis zu 5 % der Höhe des Prosoma) nicht zu erkennbaren Bewegungen der Beingelenke.



Abbildung 19. Druck auf das Opisthosoma von *Perania nasuta* ruft gut definierte Beinbewegungen hervor.

Bei einigen ergänzenden Versuchen wurden auch Verformungen des Opisthosoma an *Perania* und an *Pholcus* untersucht. Hierbei wurden bei allen Tieren Bein Streckungsbewegungen beobachtet. Diese waren bei *Perania* am deutlichsten ausgeprägt; mit raschen Bewegungen der Sonde nach oben und unten (1 Hz, Amplitude 0.01mm) konnten zeitgleiche Bewegungen der Beingelenke induziert werden (Abbildung 19). Bei *Pholcus* waren diese Bewegungen deutlich schlechter definiert. Es wurde nicht versucht, eine quantitative Auswertung der Steifigkeiten des Opisthosomas oder der bei den Verformungen ausgelösten Beinbewegungen vorzunehmen, da der Versuchsaufbau hierfür ungeeignet war. Insbesondere die nur kleinen Kontaktflächen zwischen dem Opisthosoma und der Sonde sowie dem Podest bewirkten starke lokale Verformungen des Integuments bei *Pholcus*. Die opisthosomalen Sklerite von *Perania* dagegen schienen sich bei den Experimenten nicht nennenswert zu verformen; dennoch wurde auch hier eine

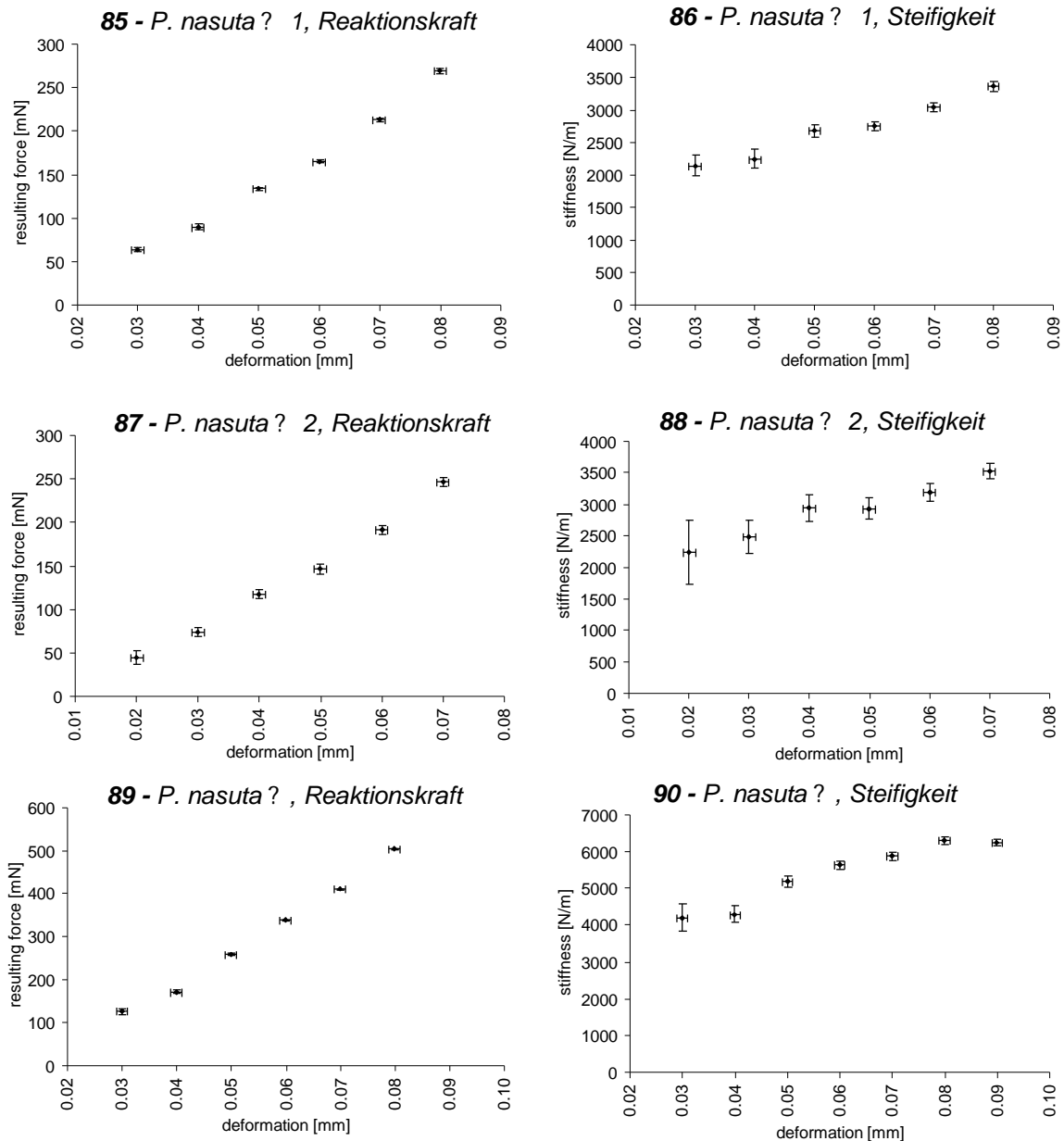


Diagramme 85 bis 90. Reaktionskräfte und prosomale Steifigkeiten der drei untersuchten Individuen von *Perania nasuta*. Die horizontalen Fehlerbalken zeigen die Positionierungsfehler, die vertikalen Fehlerbalken die Standardabweichungen der gemessenen Kräfte und der berechneten Steifigkeiten.

Hysterese der Kraftsignale beobachtet, die wohl auf eine viskoelastische Verformung des Opisthosomas zurückzuführen ist.

Durch die Verformungen des Prosoma wurde in keinem Fall ein Bruch des Exoskeletts verursacht. Dies konnte durch die Hysteresefreiheit der Kraftmessungen sichergestellt werden; durch mikroskopische Untersuchung der Versuchstiere nach den Versuchen erfolgte eine weitere Überprüfung.

In den Diagrammen 85 bis 88 sind für die beiden untersuchten Weibchen von *P. nasuta* die resultierenden Kräfte bzw. Steifigkeiten gegen die Verformungsgrade aufgetragen. Die Diagramme 89 und 90 zeigen die entsprechenden Daten für das untersuchte männ-

liche Tier. Das prosomale Exoskelett ist bei allen drei Tieren sehr steif; die Steifigkeiten erreichen je nach Verformungsgrad Werte von mehr als 3500 N/m bei den Weibchen und von über 6200 N/m bei dem untersuchten Männchen. Bei allen drei Tieren steigt die gemessene Steifigkeit mit dem Verformungsgrad an.

Unter den anderen untersuchten Tieren war die prosomale Steifigkeit bei den beiden Individuen von *D. erythrina* am höchsten, sie erreichte Werte von über 1200 N/m bzw. 1900 N/m; damit aber immer noch weniger als die Hälfte der für *P. nasuta* ermittelten Steifigkeiten. Die für die anderen untersuchten Spinnen gemessenen Steifigkeitswerte liegen eine Größenordnung niedriger: *Ph. phalangioides* 1: 131 N/m, *Ph. ph.* 2: 116 N/m, *Z. subterraneus*: 79 N/m, *Pardosa lugubris*: 72 N/m. Die entsprechenden Daten sind in den Diagrammen 91 bis 102 dargestellt.

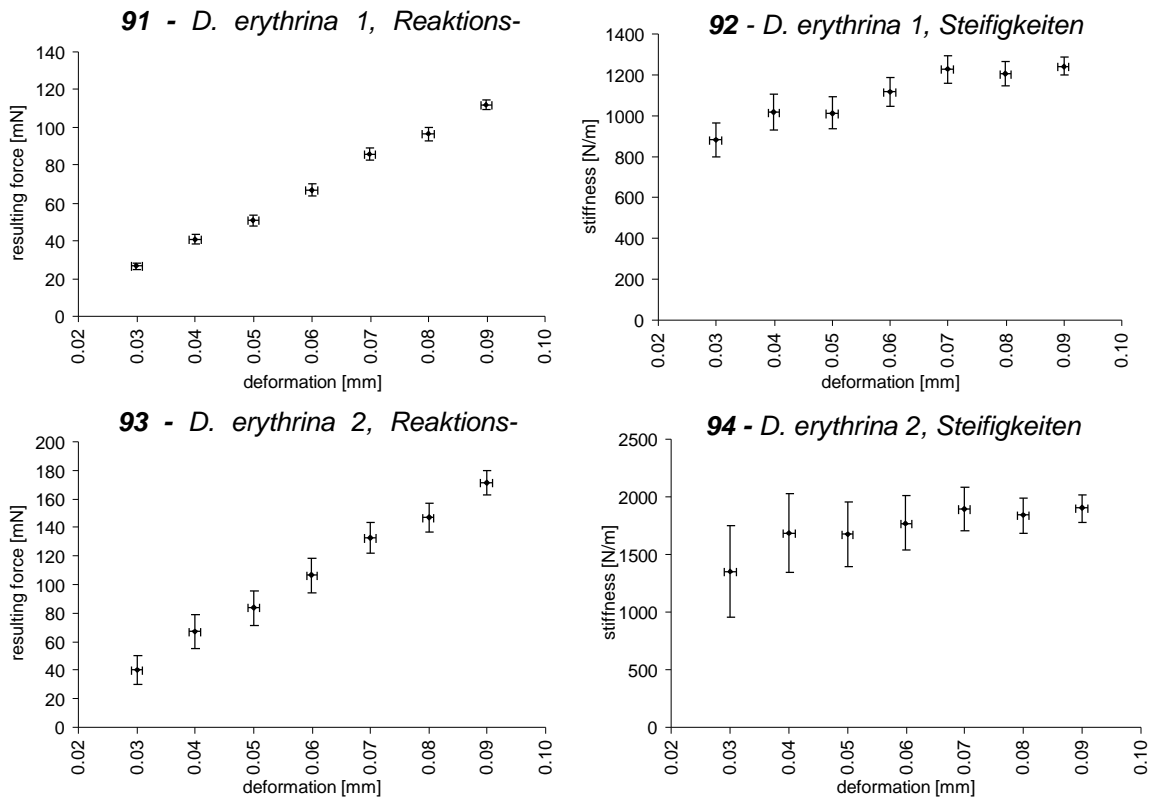


Diagramme 91 bis 94. Reaktionskräfte und Steifigkeiten bei Deformationen der Prosomata von *Dysdera erythrina*.

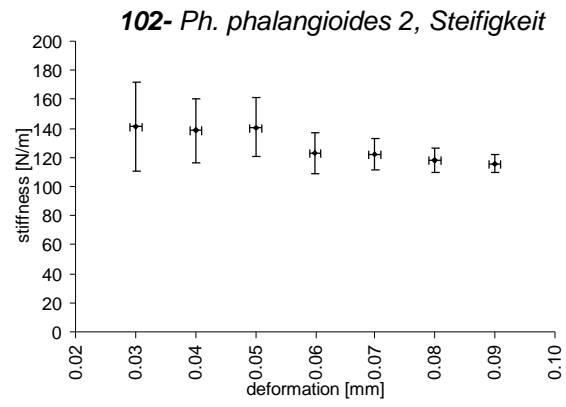
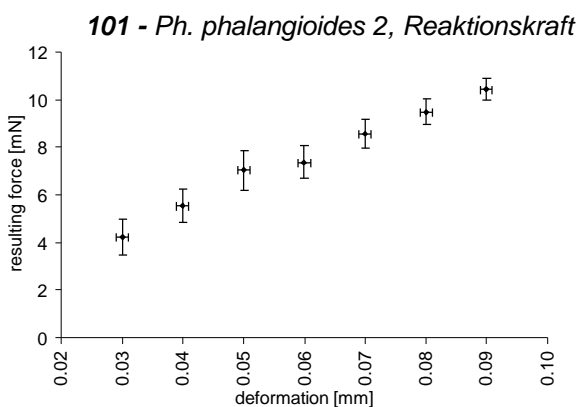
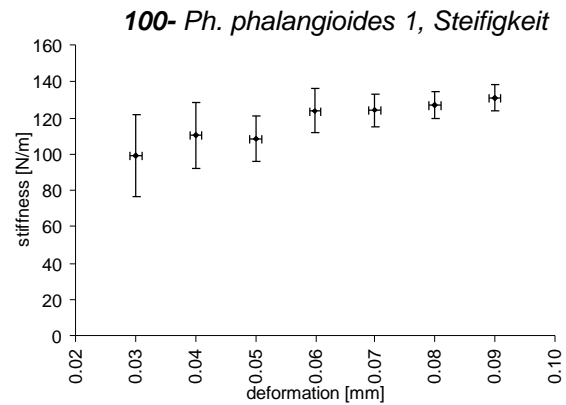
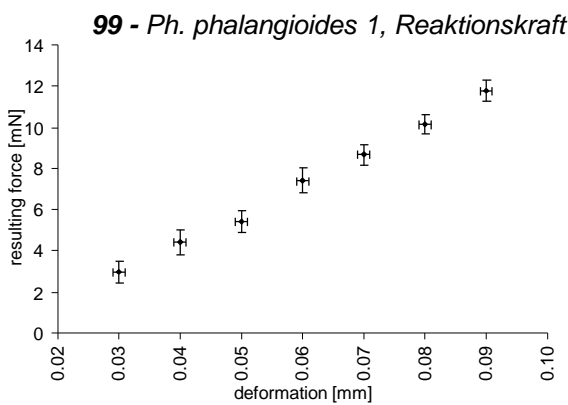
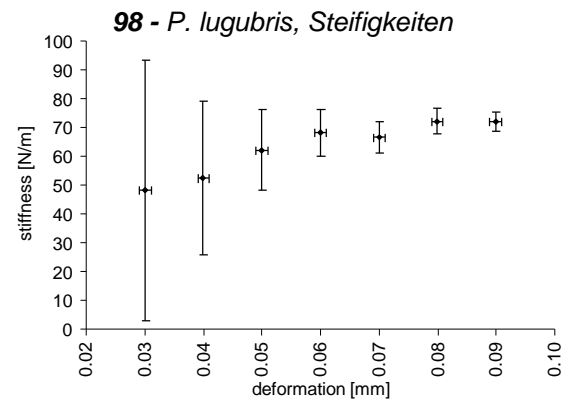
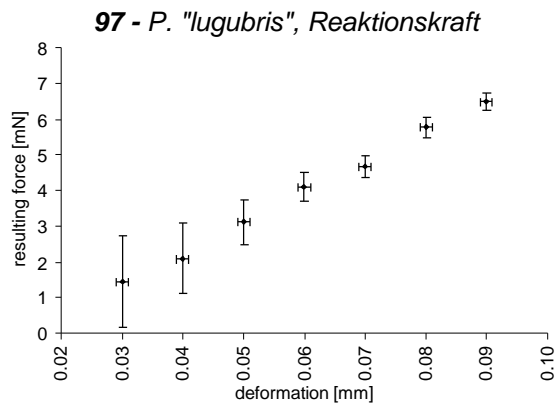
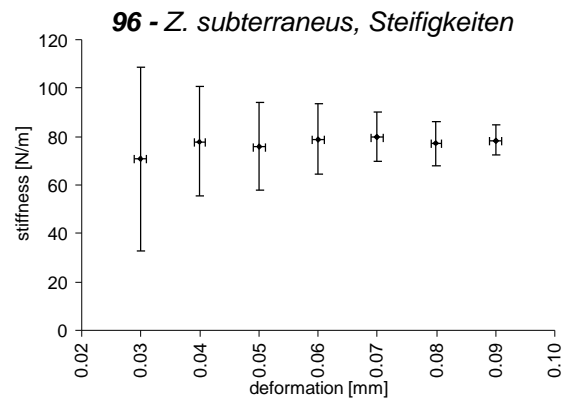
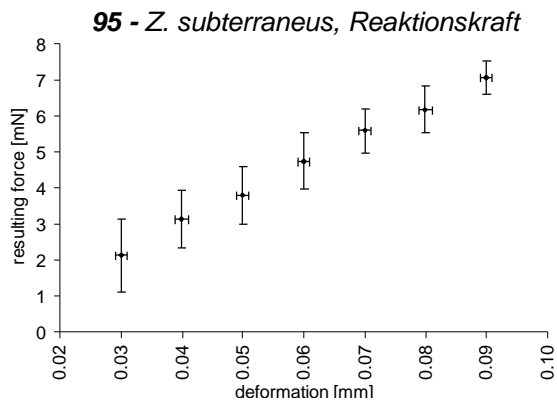


Diagramme 95 bis 102. Reaktionskräfte und Steifigkeiten bei *Zelotes subterraneus* (95 und 96), *Pardosa "lugubris"* (97 und 98) und bei den beiden untersuchten Individuen von *Pholcus phalangioides* (99 bis 102).

Zur Streckung aller Beine müßte der Carapax der untersuchten Individuen von *Perania nasuta* um 0.0880 resp. 0.0998 mm deformiert werden. Aufgrund der gemessenen Daten zur Steifigkeit des Prosomas läßt sich nun die Arbeit berechnen, die die prosomalen Muskeln gegen den elastischen Widerstand des Exoskelettes zu leisten hätten. Die Steifigkeit des Prosoma von *P. nasuta* wächst mit zunehmender Deformation. Damit müßte für eine Haemolymphverschiebung in die Beine eine erhebliche Arbeit gegen das versteifte prosomale Exoskelett geleistet werden. Der Wert für die verschiedenen Individuen entspricht dem Integral unter der jeweiligen Kraft-Verformungs-Kurve vom Nullpunkt bis zum jeweils nötigen Verformungsgrad:

$$W = \int_{l_1}^{l_2} F \cdot dl \quad (14)$$

Wie bereits oben (Abschnitt 4.6.3) ausgeführt, wurden keine Interpolationen zwischen den gemessenen Kraft-Verformungs-Werten vorgenommen. Um dennoch zu einer zumindest groben Abschätzung der Arbeit zu gelangen, die bei der Verformung des prosomalen Exoskelettes geleistet werden muß, wurde hier ein mit Hilfe linearer Interpolation ermittelter Kraft-Verformungs-Verlauf genutzt, wobei für eine Verformung von 0 mm naturgemäß eine Kraft von 0 mN angenommen wurde.

Bei der Lokomotion oder anderen Aktionen der Spinnen muß neben der Kraft, die zur Verformung des Prosomas erforderlich ist, auch noch ein hydraulischer Druck erzeugt werden, der die Größe der an den Gelenken erzeugten Drehmomente bestimmt (siehe hierzu Blickhan 1983). Die dafür nötige Kraft müßte für eine vollständige Analyse in die obige Betrachtung einfließen. An dieser Stelle sollen aber nur die Eigenschaften des prosomalen Exoskelettes betrachtet werden, also die allein für die Volumenverschiebung benötigte Kraft; die ermittelten Werte für die zur Beinstreckung nötigen Arbeit sind somit als Minimalwerte zu verstehen.

Spinne	A_{cp} [mm ²]	Gelenklängen [mm]							
		FP1	FP2	FP3	FP4	TM1	TM2	TM3	TM4
<i>P. nasuta f1</i>	6.93	0.53	0.41	0.38	0.35	0.35	0.33	0.30	0.25
<i>P. nasuta m</i>	6.80	0.55	0.48	0.40	0.35	0.35	0.33	0.25	0.28
<i>Ph. phalang. 1</i>	3.19	0.35	0.33	0.33	0.31	0.33	0.28	0.28	0.28
<i>D. erythrina 1</i>	6.61	0.35	0.30	0.30	0.33	0.25	0.21	0.23	0.25
<i>D. erythrina 2</i>	7.45	0.38	0.32	0.30	0.35	0.25	0.25	0.23	0.25
<i>Z. subterraneus</i>	5.19	0.40	0.33	0.35	0.43	0.25	0.23	0.23	0.33
<i>Pa. lugubris</i>	3.91	0.36	0.34	0.35	0.35	0.23	0.18	0.25	0.23

Tabelle 9. Carapaxflächen und Längen der Gelenkdrehachsen der untersuchten Individuen.

Spinne	ΔV [μl]	Carapax- Verschiebung [mm]	deform. Arbeit [μJ]
<i>P. nasuta f1</i>	0.610	0.0880	10.92
<i>P. nasuta m</i>	0.679	0.0998	27.56
<i>Ph. phalang. 1</i>	0.369	0.1157	0.82
<i>D. erythrina 1</i>	0.364	0.0551	1.46
<i>D. erythrina 2</i>	0.356	0.0478	1.67
<i>Z. subterraneus</i>	0.472	0.0910	0.32
<i>Pa. lugubris</i>	0.359	0.0918	0.27

Tabelle 9 . Maximale Volumenverschiebungen bei Beinstreckungen, entsprechende Carapax-Hübe und die dafür zu leistende Arbeit bei den verschiedenen untersuchten Individuen.

Wie schon in Abschnitt 4.6 erläutert, wurden die Daten anhand der von Parry & Brown (1959a) gegebenen Informationen über die Winkel-Volumen-Abhängigkeit der Beingelenke von *Tegenaria* abgeschätzt. Dazu wurden die verschobenen Volumina auf die jeweiligen Längen der Gelenkdrehachsen und die Carapax-Flächen (siehe Tabelle 8) der Tiere skaliert. Die Abschätzung der Volumina, die zur Streckung der Beingelenke von 45° bis 180° erforderlich sind¹⁰, die Berechnung der daraus resultierenden benötigten Carapaxverschiebungen und der dabei zu leistenden Arbeit ergab die in Tabelle 9 gezeigten Werte.

Bei *Dysdera erythrina* ist die Fläche des Carapax vergleichsweise groß, so daß für die erforderliche Volumenverschiebung nur ein kleiner Hub, und damit trotz der relativ großen Steifigkeit des Prosomas nur wenig Verformungsarbeit geleistet werden muß. Bei *Ph. phalangioides*, *Z. subterraneus* und *P. "lugubris"* ist die Steifigkeit des Prosomas so gering, daß trotz des erforderlichen größeren Hubes die zu leistende Verformungsarbeit ebenfalls relativ klein ist. Bei *P. nasuta* dagegen ist die große prosomale Steifigkeit und die dabei relativ kleine Oberfläche des Carapax dafür verantwortlich, daß eine Verformung, zu einer zur Beinstreckung ausreichenden Volumenverschiebung führte, eine Arbeit von bis zu $27.56 \mu\text{J}$ erforderlich machen würde. Dieser Wert ist um eine Größenordnung höher als die Verformungsarbeit, die bei *Dysdera erythrina* geleistet werden müßte.

¹⁰ Der Winkelbereich zwischen 45° und 180° wurde willkürlich gewählt. Die Femoro-Patellargelenke der untersuchten Tiere ließen sich manipulativ bis auf Winkel unter 40° beugen, die Tibio-Metatarsalwinkel bis $50-60^\circ$. Für den Vergleich zwischen den Taxa ist es unerheblich, ob einzelne Beingelenke den minimalen Winkel von 45° tatsächlich erreichen können.

6 Diskussion

6.1 Absprungtypen, Gelenkinematik, Aufrichtung der Beinstacheln

Das Sprungverhalten von *Cupiennius salei* ist in zweierlei Hinsicht überraschend: Einerseits wegen der bei unvorbereiteten Sprüngen auftretenden großen Variabilität der Bewegungen, andererseits aber auch wegen der stark stereotypen Bewegungsmuster bei vorbereiteten Sprüngen. Die Reaktionen der Spinnen auf plötzliche Störungen bilden offensichtlich ein Muster, welches dem möglichst schnellen Entkommen bei Bedrohung dient. Insbesondere bei sich nähernden Fraßfeinden kommt einer raschen Flucht wesentliche Bedeutung zu. Dabei bringen Sprünge für die Spinnen ein vergleichsweise geringes Risiko mit sich, da sie über den Sicherheitsfaden jederzeit gesichert sind.

Die große Variabilität der unvorbereiteten Sprünge erklärt sich zum Teil durch den anzunehmenden Nutzen schneller Fluchtreaktionen: In den meisten Fällen erfolgten unvorbereitete Sprünge nach plötzlich auftretenden, starken Störungen der Tiere. Speziell durch Luftstöße und schnelle Handbewegungen in der Nähe der Spinnen wurden unvorbereitete Sprünge hervorgerufen. Bei dieser Auslösung des Sprungverhaltens spielen wahrscheinlich Reflexmechanismen eine Rolle, wie sie von Eckweiler & Seyfarth (1988) beschrieben werden: Die Berührung von Sinneshaaren auf der dorsalen Oberfläche der proximalen Beinsegmente und des Pro- und Opisthosomas führt zu kurzen, schnellen Fluchtläufen. Die Luftstöße, und wohl auch die von den schnellen Handbewegungen verursachten Luftbewegungen bewirken möglicherweise ebenfalls die Auslenkung der Sinneshaare. Plötzlich auftretende Störungen dieser Art führten – wie im Ergebnisteil dargestellt – in den meisten Fällen zu Fluchtreaktionen, bei denen die Spinnen sich auf die Unterseite der Sprungplattform flüchteten oder in Richtung der Plattform-Halterung liefen. Ob das Auftreten unvorbereiteter Sprünge an das Erreichen bestimmter Reizstärken gekoppelt war oder/und vom jeweiligen Erregungszustand der Tiere abhing, konnte bei den Untersuchungen nicht geklärt werden, da keine standardisierbaren Stimuli eingesetzt wurden. In einigen Fällen war nicht klar zu unterscheiden, ob es sich bei der Fluchtreaktion um einen im Leeren endenden "Fluchtlauf" oder einen Sprung handelte. Der Übergang zwischen schnellen Starts und unvorbereiteten Sprüngen verläuft offenbar graduell, wobei das Auftreten von Sprüngen wohl mit der exponierten Lage der Tiere auf der Sprungplattform gekoppelt ist. Bei Vorversuchen zur kinematischen Untersuchung gelang es in keinem von über 120 Versuchen, auf einer ebenen Fläche platzierte Spinnen zum Springen zu bewegen. Bestenfalls konnten bei den auftretenden schnellen Starts kurze Flugphasen beobachtet werden, die aber niemals länger als 4 ms dauerten. Salti oder ähnlich spektakuläre Manöver wurden ebenfalls nicht beobachtet, lediglich der Start in einen Kurvenlauf hinein konnte einigemal aufgenommen werden.

Unter natürlichen Bedingungen hält sich *Cupiennius salei* auf Agaven und Bananenstauden auf (Barth & Seyfarth 1979). Bei Bedrohung durch Fraßfeinde ist in solch einem Habitat die Fähigkeit zu gut koordinierten Ausweich- und Fluchtmanövern von Vorteil. Auch während normaler Lokomotion sollte die Fähigkeit zu weiten Sprüngen bei der Überwindung von Hindernissen vorteilhaft sein. Die beiden beobachteten Sprungtypen könnten in diesem Zusammenhang als grundsätzlich verschiedene Lokomotionsmodi interpretiert werden: Unvorbereitete Sprünge als extrem variable, aber dennoch reflexhafte Möglichkeit, schnell sich nähernden Objekten auszuweichen, und vorbereitete Sprünge als Strategie zur schnellen Überwindung größerer Wege, mit maximaler Kontrolle über die Sprungrichtung und -weite. Die beobachteten Übergänge zwischen unvorbereiteten Sprüngen und schnellen Fluchtläufen stützen diese Unterscheidung. Vorbereitete Sprünge traten hingegen besonders dann auf, wenn die Tiere über einen längeren Zeitraum hinweg gereizt wurden. Die Verankerung des Sicherheitsfadens direkt am Absprungsort kurz vor Beginn des eigentlichen Sprunges deutet darauf hin, daß vorbereitete Sprünge kein reflexhaftes Verhalten darstellen, sondern der "gezielten" schnellen Lokomotion über eine größere Distanz dienen.

Auffällig war die große Kontrolle, die die Tiere bei Sprüngen über ihre Flugbahn haben. Dabei scheinen zwei Mechanismen kombiniert wirksam zu sein: Einerseits wird durch die dorsale Überstreckung der Beine dafür gesorgt, daß die Spinne sich mit dem Sternum voran durch die Luft bewegt (ähnlich der Ausrichtung eines fliegenden Federballes). Andererseits wird die Orientierung der Körperlängsachse offenbar durch Kontrolle des Spinnseiden-Ausstoßes sichergestellt: Bei Bremsung der Seidenproduktion wird eine Ausrichtung des Masseschwerpunkts des Körpers und der Spinnwarzen (also dem Angriffspunkt der wirkenden Kräfte) entlang der Flugbahn bewirkt. Schließlich kann auch die Sprungdistanz durch Kontrolle der Seidenproduktion verringert werden. Allerdings ließ sich dies nicht experimentell belegen, da hierfür eine größere Zahl von Kameras nötig gewesen wäre, um sowohl eine genaue Analyse der Körperkinematik am Beginn des Sprunges als auch eine Erfassung der gesamten Sprungdistanz zu ermöglichen.

In zwei Fällen konnten während der Experimente zur Kinematik der Absprungbewegungen auch Informationen zur erreichten Sprungweite gewonnen werden. In beiden Fällen gelang es den Spinnen, Sprungweiten von über 30-facher Körperlänge zu erreichen, und nach der Flugphase kontrolliert an einer senkrechten Wand zu landen. Die Flugbahnen konnten aber nur von jeweils einer einzigen Kamera aufgenommen werden, so daß sich keine genauen räumlichen Analysen der Bahn vornehmen ließen. Bei den Versuchen konnten in zahlreichen Fällen Sprünge mit mindestens gleicher Sprungweite beobachtet werden, die allerdings von keiner der verwendeten drei Kameras erfaßt wurden.

Die Sprungweiten übertreffen die von Ehlers (1939) und Heil (1935) an Salticiden beobachteten Distanzen. Bei Freilandbeobachtungen sammelte Ehlers Daten zu insgesamt 18 Salticidenarten. Die mit 16 cm größte Sprungweite beobachtete Ehlers an *Aelurillus*

"*v-insignitus*"¹¹ (Clerck), dies entspricht der 24-fachen Körperlänge. Berland (1927) berichtet von größeren Sprungweiten, er beobachtete 20 - 30 cm weite Sprünge bei *Aelurillus*, dies ist das 40- bis 60-fache der Körperlänge. Neben Salticiden untersuchte Ehlers (1939) auch das Sprungverhalten von *Oxyopes ramosus* (Martini & Goeze) (Oxyopidae), *Micrommata roseum* Clerck (bei Ehlers *viridissima* Deg.) (Heteropodidae), verschiedene Lycosiden und *Clubiona* sp. (Clubionidae). Bei keiner dieser Formen konnte Ehlers ähnliche Sprungleistungen wie bei den von ihm untersuchten Salticiden feststellen. Heil (1935) untersuchte die von *Evarcha* gezeigten Sprungweiten, er konnte keine Sprünge über Distanzen von mehr als 10 cm beobachten.

In den erreichten Geschwindigkeiten übertrifft *Cupiennius salei* auch die von Parry & Brown (1959b) für *Sitticus pubescens* gefundenen Werte. Bei *Sitticus* ermittelten Parry & Brown resultierende Geschwindigkeiten von maximal 0.87 ms^{-1} . *Cupiennius* erreichte bei vorbereiteten Sprüngen maximale resultierende Geschwindigkeiten von fast 1.5 ms^{-1} .

Im Vergleich zu springenden Insekten sind die von *Cupiennius salei* erreichten Sprungdistanzen geringer. Flöhe und Heuschrecken können bei Sprüngen Entfernungen von 50-facher Körperlänge zurücklegen (Bennet-Clark 1980, Schmidt-Nielsen 1990). Auch die von einigen Insektenarten erreichten Beschleunigungen sind erheblich höher; Der Floh *Xenopsylla cheopis* (Roths.) erreicht nach Rothschild (1972) Beschleunigungen von bis zu 1350 ms^{-2} , Schnellkäfer (Elateridae) können durch einen exoskeletalen Klickmechanismus Beschleunigungen von etwa 4000 ms^{-2} erreichen (Evans 1973). Bei Sprüngen von Insekten spielt elastische Energiespeicherung mittels cuticulärer Strukturen eine wichtige Rolle (Bennet-Clark 1976). Ob und wie weit solche Mechanismen auch beim Sprung von *Cupiennius* und anderen Spinnen genutzt werden, konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht untersucht werden.

Hinsichtlich des Sprungverhaltens zeigt *C. salei* auf den ersten Blick deutliche Parallelen zu Salticiden, zumindest bei vorbereiteten Sprüngen: Es wird eine charakteristische Ausgangsstellung eingenommen, die Vorderbeine haben keinen Bodenkontakt, und es erfolgt eine nach hinten gerichtete Ausholbewegung unmittelbar vor dem Beginn der Beschleunigungsphase. Damit erschöpfen sich die Parallelen allerdings bereits weitgehend. So konnte von Ehlers (1939) beobachtet werden, daß bei vielen Salticiden vor dem Beginn des Sprunges auch das zweite Beinpaar vom Substrat gehoben wird. Bei anderen Springspinnen kommt Ehlers mittels indirekter Untersuchungen zur Einschätzung, daß das zweite Beinpaar beim Sprung nur eine untergeordnete Rolle spielt: Auf berußtem Papier hinterließen die zweiten Beine nach einem Sprung keine stärkeren Spuren als bei normaler Lokomotion, während die Spuren der dritten und / oder der vierten Beine sehr viel stärker ausgeprägt waren. Selbstverständlich lassen diese Beobachtungen keine genaueren Rückschlüsse auf die von den Beinen erzeugten propulsiven Kräfte zu, sie sind aber als zumindest grobe Anhaltspunkte von Interesse.

¹¹ Der Status dieses Taxons ist ungeklärt (Heimer & Nentwig 1991).

Ehlers (1939) unterscheidet bei Salticiden drei verschiedene Sprungtypen, die sich hinsichtlich der jeweiligen Beinstellungen vor dem Sprung unterscheiden:

- 1) Sprung hauptsächlich mit dem weit promovierten dritten Beinpaar; das vierte Beinpaar ist nur schwach angewinkelt.
- 2) Sprung mit dem dritten und vierten Beinpaar.
- 3) Sprung nur mit dem vor dem Sprung sehr stark gebeugten vierten Beinpaar.

Diese Unterscheidungen werden nach Ehlers auch durch die Analyse von Spuren auf berußtem Papier und durch die Untersuchung der Form der Hafthaarbüschel an den Tarsi der dritten und vierten Beine gestützt. Der von Parry & Brown (1959b) untersuchte *Sitticus pubescens* zeigt den dritten Sprungtyp: Der Sprung erfolgt praktisch ausschließlich durch Streckung des vierten Beinpaars. Auch Ehlers (1939) ordnet *Sitticus* diesem Sprungtyp zu.

Cupiennius salei springt demgegenüber bei vorbereiteten Sprüngen offenbar unter hauptsächlichlicher Nutzung des zweiten und vierten Beinpaars. Daß das zweite Beinpaar tatsächlich eine bedeutende Rolle spielt, ist daran zu erkennen, daß die Geschwindigkeit während der Beschleunigungsphase in der Regel bis zum Abheben der zweiten Beine anstieg – also noch zu einem Zeitpunkt, als alle anderen Beine bereits den Bodenkontakt verloren hatten.

Betrachtet man das Verhalten der zweiten und vierten Beine von *C. salei* während ihrer Kontaktphasen, so fällt die Ähnlichkeit in den Bewegungen auf. Die Kontaktphase der vierten Beine endet allerdings im Mittel 21 ms früher als die der zweiten Beine. Damit ergibt sich quasi eine "Zweiphasigkeit" in der Sprungbewegung: Während der starken Streckung der vierten Beine bleibt die effektive Länge der zweiten Beine weitgehend konstant. Kurz nachdem die vierten Beine den Bodenkontakt verlieren, beginnt die Streckung der zweiten Beine. Dies wirft eine Frage auf: Wie kann die effektive Länge der zweiten Beine konstant bleiben, während der Körper der Spinne eine starke Beschleunigung in Sprungrichtung erfährt? Eine Antwort auf diese Frage liefert die Betrachtung der Beinstellung: Anfangs sind die zweiten Beine weit nach vorne gerichtet (siehe Abbildung 11, Seite 47); ihre Streckung würde den Körper dementsprechend nach hinten – also entgegen der Sprungrichtung – beschleunigen. Während der Streckung der vierten Beine rotiert die Körperlängsachse vorwärts, gleichzeitig bewegt sich der Körper nach vorne und nach oben. Dabei bleibt die effektive Länge der zweiten Beine und ihre Stellung zum Körper zunächst weitgehend konstant; die Bewegung ist gewissermaßen mit einem "Bocksprung" vergleichbar (siehe Abbildung 15 auf der folgenden Seite). Der Körper bewegt sich hierbei über die Fußpunkte der zweiten Beine hinweg nach vorne, so daß zum Zeitpunkt der beginnenden Streckung der zweiten Beine eine weitere Beschleunigung in Sprungrichtung bewirkt werden kann.

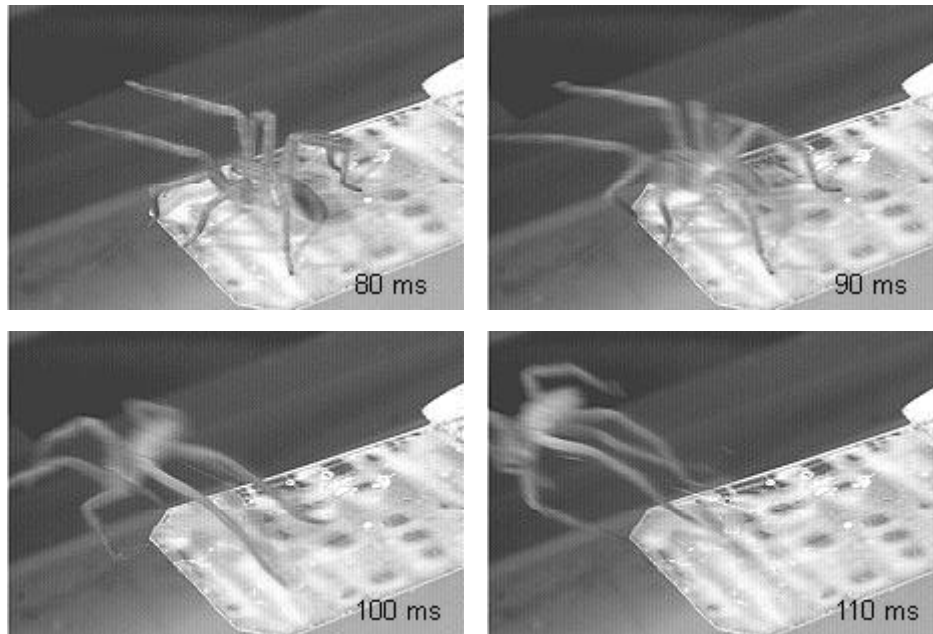


Abbildung 15. Bei vorbereiteten Sprüngen bleibt die Länge der zweiten Beine und ihre Stellung relativ zum Körper zunächst konstant. Erst gegen Ende der Beschleunigungsphase, in der Regel nach dem Abheben der vierten Beine, beginnt die Streckung der zweiten Beine. Zu diesem Zeitpunkt befindet sich der Körper bereits in Sprungrichtung vor den Fußpunkten des zweiten Beinpaars, so daß die Streckung dieser Beine zur Beschleunigung beitragen kann.

Dies entspricht grundsätzlich der Beschreibung des "Sprungtyp 2" bei Ehlers (1939), nur scheinen in der dort gegebenen funktionellen Deutung die dritten Beine der Salticiden die Rolle der zweiten Beine von *Cupiennius* zu spielen – mit dem Unterschied, daß Ehlers der Beindrehung eine große Bedeutung zuspricht: "Im ersten Teil der Remotion durfte die Drehung, im letzten die Streckung den Hauptanteil am Vorschub haben" (Ehlers 1939: 450). Selbstverständlich sind über die tatsächlichen Funktionen der jeweiligen Beinpaare ohne Messungen der auftretenden Bodenreaktionskräfte keine definitiven Aussagen möglich; auch bei *Cupiennius* kann eine größere Bedeutung der Beinrotation gegeben sein, insbesondere was den Anteil der dritten Beine an der Erzeugung propulsiver Kräfte angeht.

Die Ehlers'sche Einteilung in Sprungtypen erfolgt anhand der Stellung und des Beugungsgrades der vierten Beine sowie der Position der dritten Beine. Vergleicht man die Gelenkwinkel der Hinterbeine von *Cupiennius* unmittelbar vor dem Beginn der Beschleunigungsphase (siehe Diagramme 45 und 46, Seite 60) mit den Daten bei Ehlers (1939), so zeigt sich die größte Ähnlichkeit zur Hinterbeinstellung von *Marpissa rumpfi*. Bei dieser Art beträgt der Winkel des Femoro-Patellargelenks der vierten Beine in Sprungstellung 75°; der Tibio-Metatarsalwinkel beträgt 110°. Bei *Cupiennius* liegen diese Winkel bei etwa 90° und 110°. Für *Marpissa* nimmt Ehlers einen Sprung entsprechend Typ 2, also unter kombinierter Wirkung der dritten und der vierten Beine an. Entsprechend ihrer

wahrscheinlichen Bedeutung beim Sprung sollten die zweiten Beine von *Cupiennius* in Sprungstellung eine ähnliche Haltung einnehmen wie die dritten Beine von *Marpissa*. Dies ist jedoch nur für das Femoro-Patellargelenk näherungsweise der Fall (*Marpissa*: ca. 60°, *Cupiennius* ca. 70°), das Tibio-Metatarsalgelenk von *Cupiennius* ist dagegen sehr viel weniger gestreckt als das von *Marpissa* (*Cupiennius*: ca. 110°, *Marpissa*: ca. 160°).

Die beim Sprung nicht genutzten beiden vorderen Beinpaare von Salticiden sind morphologisch von den hinteren Beinen unterschieden. Sie sind (mit Ausnahme von sexualdimorphen Formen, bei denen die vorderen Beine der Männchen stark verdickt und auch verlängert sein können) im Vergleich zu den beiden hinteren, beim Sprung aktiven Beinpaaren relativ kurz (Ehlers 1939). Bei *Cupiennius* ist eine solche erhebliche Ungleichheit nicht gegeben, die verschiedenen Beinpaare sind sich hinsichtlich ihrer Längen und Geometrien wesentlich ähnlicher. Dies mag auch die Ursache für die offenbar starke Nutzung des zweiten Beinpaars beim Sprung sein: Seine im Vergleich zu den anderen Beinen größere Länge als bei Salticiden erlaubt eine effiziente Beteiligung am Sprung, so daß eine Rotation der dritten Beine unnötig ist. Möglicherweise wird hierdurch auch eine Verlängerung der Beschleunigungsphase erreicht: Die Streckung der zweiten Beine beginnt erst nach der Streckung der vierten Beine, so daß über einen langen Zeitraum hinweg propulsive Kräfte erzeugt werden können.

Daß rotatorische Bewegungen der dritten Beine auch eine Rolle spielen können, wurde durch einige Beobachtungen (die sich allerdings nicht quantitativ auswerten lassen) deutlich. In einzelnen Fällen war erkennbar, daß die Tarsen der dritten Beine – offensichtlich wegen der glatten Oberfläche der Absprungplattform – die Haftung am Substrat verloren und daraufhin nach hinten schnellten. Da die Beine hierbei relativ stark seitwärts gerichtet waren, deutet diese Bewegung auf eine propulsive Kraft hin, die durch die Rotation des Beines um seine Längsachse erzeugt wird.

Es gibt noch einen weiteren Unterschied in der Beinstellung von *Cupiennius* im Vergleich zu den von Ehlers (1939) und Parry & Brown (1959b) untersuchten Salticiden. Die genannten Autoren beobachteten, daß die Hinterbeine von *Sitticus* vor dem Sprung in eine zur Körperlängsachse parallele Stellung gebracht wurden. Die vierten Beine von *Cupiennius* sind in Sprungstellung dagegen relativ weit ausgestellt. Wie aus Diagramm 50 (Seite 62) ersichtlich ist, liegt der Anfangswinkel zwischen den Tibiae der vierten Beine im Mittel bei fast 90°. Im Verlauf der Beinstreckung während der Beschleunigungsphase sinkt der Wert auf durchschnittlich etwa 30° ab. Mit der Ausstellung der Hinterbeine ergeben sich sehr gute Koordinierungsmöglichkeiten während der Kontaktphase: Durch Modulierungen in der Beinstreckung kann die Richtung der Körperbewegungen beeinflusst werden. Dies wird auch durch die Beobachtung gestützt, daß die Hinterbeine durchaus nicht immer in identischem Winkel zur Körperlängsachse standen. Beispielsweise ist in Abbildung 13 (Seite 50) erkennbar, daß die beiden vierten Beine unterschiedliche Stellungen zum Körper haben: Das rechte Bein ist stark nach der Seite ge-

richtet, während das linke eher parallel zur Körperlängsachse steht. Dennoch springt die Spinne geradeaus, was darauf hindeutet, daß kein fixes Kraftmuster von den Beinen erzeugt wird, sondern eine Modulation der auftretenden resultierenden Kräfte möglich ist. Da – wie weiter unten ausführlicher erörtert wird – einiges für ein globales Ansteigen des Innendruckes im Körper beim Sprung spricht, kommt für die Regulierung der erzeugten propulsiven Kräfte vor allem eine fein abgestimmte Aktivität der Beinflexoren in Betracht, die der hydraulischen Extension der Beingelenke entgegenwirken. Die im Vergleich zu Insekten sehr komplexe Beinmuskulatur von Spinnen und die ebenso komplexe Innervierung spricht für die Fähigkeit zu feinsten Steuerung der muskulär an den Gelenken erzeugten Drehmomente (Seyfarth 1985).

Die Aufrichtung der Beinstacheln wurde bereits von mehreren Autoren beobachtet. In ihrer Studie zum Beutefangverhalten von *Cupiennius salei* interpretierte Melchers (1967) die Aufrichtung der Stacheln als einen Indikator für die große „Erregung“ der Spinnen. Parry & Brown (1959b) betrachteten die Aufrichtung der Beinstacheln während des Sprunges der Salticide *Sitticus pubescens* als Evidenz für den hydraulischen Mechanismus der Beinstreckung. Die hier vorgelegten Ergebnisse decken sich mit den Beobachtungen von Parry & Brown: Auch bei *C. salei* erfolgt die Aufstellung der Beinstacheln mehr oder minder zeitgleich mit dem Beginn der Beschleunigungsphase beim Absprung. Die simultane Aufrichtung der Stacheln in allen Segmenten aller Beine zeigt an, daß der Innendruck im gesamten Körper ansteigt, der Druckanstieg also nicht auf die Beine mit Bodenkontakt beschränkt ist.

Die Aufrichtung der Beinstacheln erfolgt nach den vorliegenden Ergebnissen bei Drucken, die für die verschiedenen Beinpaare, aber auch für die Positionen der Stacheln auf den Beinen differieren. Der Druckbereich der Aufrichtung erstreckt sich von etwa 35 bis etwa 65 kPa, ohne daß ein Unterschied in den zur Aufrichtung führenden Drucken zwischen proximalen und distalen Beinabschnitten beobachtet werden konnte. Wohl aufgrund der zu geringen zeitlichen Auflösung der Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen konnte kein differenziertes Muster in der Aufrichtung während der Absprungphase beobachtet werden; alle Stacheln richten sich anscheinend gleichzeitig auf. Aus den jetzt verfügbaren Daten läßt sich daher schließen, daß während der Absprungphase von *Cupiennius salei* in den Beinen ein Druckanstieg von < 30 kPa bis über 65 kPa innerhalb von weniger als 6 ms erfolgt. Die Größe des zur Stachelaufrichtung nötigen Druckes bestätigt die von Blickhan an immobilisierten Tieren gemessenen Werte: "Bei heftigen Befreiungsversuchen wurden bei *Cupiennius* Druckspitzen von 66 kPa über langsamen Druckschwankungen von 7 kPa gemessen." (Blickahn 1983: 18). Es gibt aufgrund der jetzt verfügbaren Daten keinen Hinweis darauf, daß die Druckerhöhung im Körper mit der vollständigen Stachelaufrichtung endet. Dementsprechend sind Drucke um 65 kPa als Mindestdrucke in den Beinen zu betrachten, ohne daß das Auftreten wesentlich höherer Drucke ausgeschlossen werden könnte.

Die schnelle Aufrichtung der Beinstacheln – also der rasche Druckanstieg in den Beinen – könnte durch zwei verschiedene Mechanismen erfolgen: Durch die kurzfristige Erzeugung des erforderlichen Druckes, indem also die prosomalen Muskeln, die eine Volumenverringerung des Prosoma bewirken, sehr schnell aktiviert werden, oder indem bei hohem Haemolymphdruck im Prosoma ventilartige Strukturen geöffnet werden, die zum schnellen Druckanstieg in den Beinen führen¹². Auch eine Kombination beider Mechanismen ist denkbar. Shultz (1991) konnte an *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi, Thelyphonida) zeigen, daß bei dieser Spezies nicht die *musculi laterales*, sondern endosternale Muskeln für die Druckerzeugung genutzt werden. Diese Muskeln treten nach den Befunden von Shultz erst unmittelbar vor dem Beginn lokomotorischer Aktivität in Aktion. Auch die Untersuchungen von Wilson & Bullock (1973) an *Amaurobius ferox* deuten auf eine kurzfristige Erzeugung des zur raschen Beinstreckung nötigen Druckes hin: Bei starker Störung konnten sie eine rasche vertikale Bewegung des Carapax gegen das Sternum beobachten.

Die Beobachtung, daß beim Absprung von *Cupiennius salei* die Stacheln aller Beine – also auch derjenigen, die während der Beschleunigungsphase zu keinem Zeitpunkt Bodenkontakt haben – aufgerichtet werden, kann ebenfalls als Evidenz gegen eine "Ventilhypothese" betrachtet werden. Denn wenn ein im Prosoma aufgebauter Druck durch koordinierte Öffnung von Ventilen an den Basen der Beine zum kontrollierten Druckanstieg in den Beinen führen würde, ist kaum verständlich, weshalb eine Stachelaufrichtung – also ein Druckanstieg – auch an denjenigen Beinen beobachtet werden kann, die beim Absprung keinesfalls propulsive Kräfte durch Extension erzeugen, weil sie keinen Bodenkontakt haben. Im Gegenteil wäre zu erwarten, daß bei vorhandener Möglichkeit zur separaten Druckkontrolle in den einzelnen Beinen auch ein auf die propulsiv aktiven Beine beschränkter Druckanstieg beobachtet werden könnte. Dies wäre schon aus energetischen Gründen sinnvoll, weil damit einerseits die Volumenarbeit auf die lokomotorisch aktiven Beine beschränkt werden könnte, und andererseits die Streckung der anderen Beine nicht durch starke Aktivität der entsprechenden Beugermuskeln verhindert werden müßte. Nimmt man dennoch an, daß der Druckanstieg in den Beinen durch die Öffnung funktioneller Ventile erfolgt, so muß diese Öffnung simultan in allen Beinen, auch in den nicht propulsiv aktiven, stattfinden.

Hinsichtlich der möglichen Funktion der erektilen Beinstacheln finden sich in der Literatur zwei verschiedene Interpretationen: Gaubert (1892) und Rovner (1980) deuten sie als Schutzmechanismus, der nach Rovner „Opponenten in sicherer Entfernung vom Körper der Spinne hält“. Harris & Mill (1977) dagegen betrachten die erektilen Beinstacheln als Drucksensoren, mit deren Hilfe die jeweiligen Druckverhältnisse in den Beinen kontrolliert werden. Selbstverständlich schließen diese beiden funktionellen Interpretationen einan-

¹² Sens (1996) diskutiert die mögliche Existenz solcher funktioneller Ventile bei Spinnen.

der nicht aus, zumal das Verhältnis zwischen Strukturen und Funktionen stets ein beiderseits offenes ist: Eine Struktur kann mehrere Funktionen haben (also in verschiedenen Zusammenhängen *fungieren*), ebenso kann ein und dieselbe Funktion von verschiedenen Strukturen erfüllt werden.

Die von Rovner und von Gaubert gegebenen Interpretationen scheinen für *Cupiennius salei* allerdings wenig plausibel zu sein. Es konnte beobachtet werden, daß die Stachelaufrichtung beim Beutefang nur während der Phasen schnellster Bewegungen auftrat, nicht aber während der langsameren Bewegungen beim „Manipulieren“ der Beutetiere, selbst wenn diese heftige Befreiungsversuche unternahmen. Da die als Futtertiere dienenden Grillen mehrfach beim Versuch beobachtet wurden, sich durch Bisse zu befreien, kann von einem relativ hohen Verletzungsrisiko für die Spinnen ausgegangen werden. Sofern die Beinstacheln hier (auch) die Funktion haben, das Verletzungsrisiko zu senken, sollte man erwarten, daß sie während dieser „gefährlichen“ Phasen aufgerichtet werden. Dagegen spricht aber auch eine biomechanische Überlegung: Während des Beutefanges nutzt die Spinne die Beine vor allem zum Ergreifen der Beute. Dies setzt die Möglichkeit zur kraftvollen Beinflexion voraus. Die Aufrichtung der Stacheln wird durch Haemolymphdruck angetrieben, der in den semihydraulischen Beingelenken ein der Flexion entgegengerichtetes Moment bewirkt. Damit würde also ein dem Schutz dienendes Aufrichten der Beinstacheln gleichzeitig die zum Festhalten der Beute nötige Kraft der Beinflexion schwächen – die Flexoren der Beine müßten nicht nur gegen das Beutetier, sondern auch gegen den Innendruck arbeiten. Offenbar sind die Phasen hoher Haemolymphdrucke auf die absoluten Leistungsmaxima während der Lokomotion beschränkt, also auf die kurzen Zeiträume, in denen maximale Drehmomente an den hydraulischen Beingelenken erzeugt werden müssen.

6.2 Volumenverschiebungen in den Laufbeinen und im Prosoma

Hinsichtlich einer Beurteilung der hier zur Volumenmessung an den Beingelenken genutzten Methode stellt sich die Frage, ob Muskeln, die die Beingelenke durchziehen, einen Einfluß auf die Menge der bei Gelenkbewegungen verschobenen Haemolymphe haben.

Für den Zusammenhang zwischen dem hydraulischen Innendruck P in einem Bein und dem durch diesen Druck erzeugten Drehmoment M bei gegebenem Gelenkwinkel Θ stellten Parry & Brown (1959a) folgende Gleichung auf:

$$M = k_{\Theta} \cdot P \quad (15)$$

k_{Θ} ist eine winkelabhängige Konstante mit der Dimension m^3 und entspricht der Volumenänderung ΔV pro (kleiner) Winkeländerung $\Delta\Theta$ an einem Gelenk, so daß nach Blickhan & Barth (1985) gilt:

$$M = \frac{dV}{d\Theta} \cdot P \quad (16)$$

Mit der Messung der Volumenverschiebung bei Bewegungen der Beingelenke unter verschiedenen Drucken konnten Parry & Brown (1959a) zeigen, daß zwar das absolute Flüssigkeitsvolumen in den Beinen von *Tegenaria* druckabhängig ist, aber der Quotient $\Delta V / \Delta \Theta$, also der Betrag von k_{Θ} nicht von der Größe des Innendruckes abhängt. Bei den Messungen verwendeten Parry & Brown isolierte Spinnenbeine, deren Muskulatur durch die Einwirkung von Magnesiumchlorid relaxiert wurde. Blickhan & Barth (1985) führen an, daß das bei einem gegebenen Druck P an einem Beingelenk erzeugte Drehmoment von der aktiven Querschnittsfläche A des Gelenks abhängt, und daß A durch Veränderungen des Querschnittes der das Gelenk durchziehenden Muskeln beeinflusst werden kann:

„The moment produced by the hemolymph depends a) on the pressure amplitude P , b) the magnitude of the ‘effective area’ A , c) its orientation \vec{n} and d) the position of its centre of gravity, with respect to the joint axis \vec{r}_s :

$$\vec{M}_p = P \cdot A(\vec{r}_s \times \vec{n})$$

$A, |\vec{r}_s|$, and therefore the torque developed from a particular pressure can be lowered by activating muscles passing through the effective area.“

(Blickhan & Barth 1985: 123)

Dem kann insofern nicht gefolgt werden, als Muskeln und andere Gewebe, die die Querschnittsfläche des Gelenkes durchziehen, als immobilere Teil der hydraulischen Füllung betrachtet werden müssen (wie es generell bei hydroskeletalen Systemen der Fall ist): Die geringe Volumenverschiebung dV , die bei einer Rotation um einen Winkel $d\Theta$ verursacht wird, ist unabhängig vom momentanen Querschnitt der das das Gelenk durchziehenden Muskeln. Dies läßt sich anhand eines einfachen Modells zeigen: In Abbildung 16 bewirkt eine Bewegung des Pumpenstempels eine Verschiebung des Volumens ΔV_{in} , die zu einer Bewegung des Gelenkes um den Winkel $\Delta \Theta$ führt. Im Gelenkbereich tritt eine Vergrößerung um das Volumen ΔV_j ein. Gleichzeitig verdrängt das System jetzt ein um den Betrag ΔV_{ext} größeres Außenvolumen. Es gilt:

$$\Delta V_{ext} = \Delta V_j = \Delta V_{in} \quad \text{und} \quad \Delta V_{ext,j,in} \propto \Delta \Theta \quad (17)$$

Wird das Gelenk gegen eine am Ende des Außengliedes wirkende Kraft F_{ext} um den Winkel $\Delta \Theta$ bewegt, so wird die Arbeit

$$W = M \cdot \Delta \Theta = P \cdot \Delta V \quad (18)$$

verrichtet. Nimmt man nun an, daß unter ansonsten unveränderten Bedingungen ein Muskel das Gelenk durchziehe, dann bleibt dieser Zusammenhang davon unberührt: Wenn das Gelenk sich gegen die Kraft F_{ext} um einen Winkel $\Delta\Theta$ bewegt, so muß das Drehmoment M erzeugt werden. Dabei wird auch hier das Volumen ΔV verschoben, weil ΔV_{ext} nur von der – unverändert bleibenden – äußeren Form des Gelenkes abhängig ist: Wird das Gelenk um den Winkel $\Delta\Theta$ bewegt, so ist damit in jedem Fall eine externe Volumenverschiebung ΔV_{ext} verbunden, also auch eine Verschiebung des Pumpenstempels, der dabei das Volumen ΔV_{in} überstreicht.

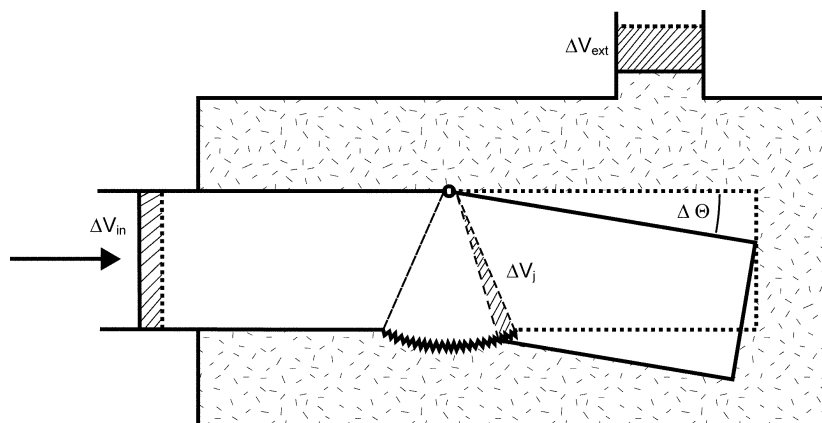


Abbildung 16. Volumenverschiebungen in einem semihydraulischen Gelenk. Die Volumenverschiebung hängt von der Gelenkgeometrie ab. Wenn das Gelenk sich um einen Winkel $\Delta\Theta$ bewegt, so wird ein bestimmtes Volumen im Bein verschoben. Dementsprechend verdrängt das Gelenk nun ein größeres Außenvolumen. Strukturen, die das Lumen des Gelenkes durchziehen, beeinflussen die Größe der verschobenen Volumina und damit die aktive Querschnittsfläche nicht.

Da durch den „Einbau“ eines Körpers in das Lumen eines Gelenks dessen äußere Form nicht verändert wird, müssen die verschobenen Volumina davon ebenfalls unbeeinflusst bleiben. Wäre die effektive Querschnittsfläche des Gelenkes durch den Muskel tatsächlich verkleinert, so würde dies bedeuten, daß der hydraulische Druck auf einer kleineren Fläche wirkt, also zur Erzeugung des erforderlichen Moments M jetzt ein größerer Druck erforderlich wäre. Da aber ΔF_{ext} , $\Delta\Theta$, W und – wie oben gezeigt – auch ΔV_{in} unverändert bleiben, muß entsprechend Gleichung 18 der erforderliche Druck P ebenfalls konstant bleiben. Anders ausgedrückt: Weil das bei der Bewegung verschobene Flüssigkeitsvolumen durch die Querschnittsfläche der das Gelenk durchziehenden Muskeln nicht verändert wird, kann auch das bei gegebenem Druck wirkende Moment hierdurch nicht beeinflusst werden; die aktive Querschnittsfläche A bleibt konstant.

Die Größe des bei Beinbewegungen verschobenen Flüssigkeitsvolumens ist somit lediglich abhängig von der Geometrie der einzelnen Beingelenke, genauer: Von der bei Bewegungen überstrichenen Querschnittsfläche, die auch immobile Bestandteile wie Muskelgewebe enthalten kann.

Der Vergleich mit den von Parry & Brown (1959a) ermittelten Winkel-Volumen-Kennlinien zeigt, daß die Beingelenke von *Cupiennius* und der dort untersuchten *Tegenaria* einander stark ähneln. In Diagrammen 103 und 104 sind die entsprechenden Kennlinien dargestellt, wobei diejenigen für die vierten Beine von *Cupiennius* auf die von Parry & Brown angegebenen Drehachsenlängen der Beingelenke von *Tegenaria* normiert sind. Die Unterschiede in den Kennlinien zwischen den vierten Beinen von *Cupiennius* und *Tegenaria* sind wohl auf Unterschiede in den Gelenkanatomien zurückführbar (also hier auf die jeweiligen Verhältnisse von Drehachsenlänge und aktiver Querschnittsfläche der

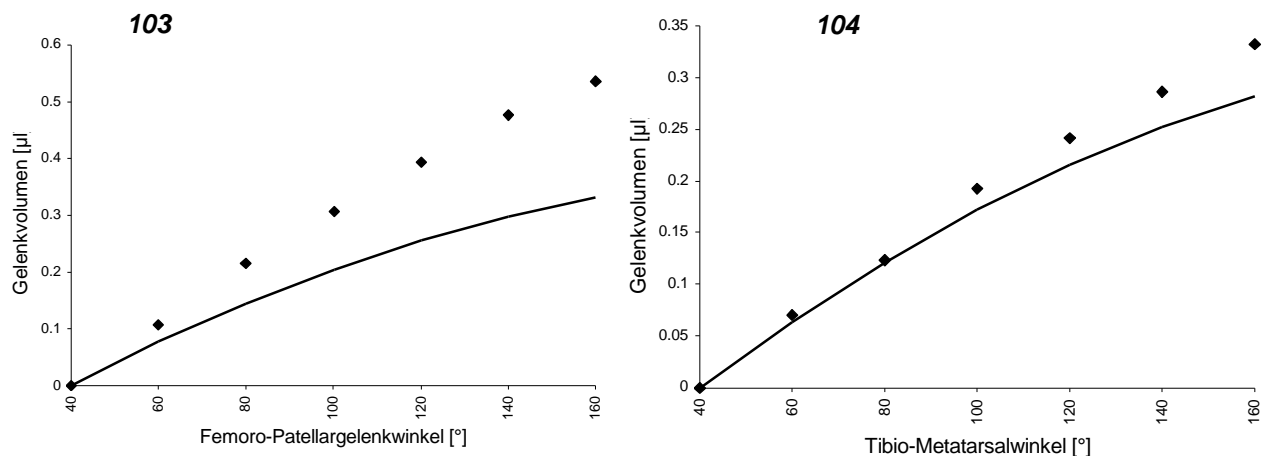


Diagramme 103 und 104. Volumen-Winkel-Kennlinien von Femoro-Patellargelenk und Tibio-Metatarsalgelenk der vierten Beine von *Cupiennius* (durchgezogene Linien), normiert auf die von Parry & Brown (1959a) angegebenen Gelenkachsenlängen von *Tegenaria atrica*. Im Vergleich dazu die entsprechenden Werte für *Tegenaria* (Punkte), aus Parry & Brown (1959a), auf einen Volumennullpunkt von 40° normiert.

Gelenke).

Demgegenüber erscheinen die von Wilson & Bullock (1973) für *Amaurobius ferox* (Walckenaer) angegebenen Werte extrem groß zu sein. Wilson & Bullock ermittelten die für die Streckung der Beine benötigten Flüssigkeitsvolumina durch Injektion von Salzlösung. Dabei kamen sie auf ein insgesamt erforderliches Volumen von 9.6 µl bei einer Spinne mit einer Körperlänge von 11.1 mm. Die Beine von *Amaurobius* sind wenig länger als der Körper, die Beinlänge des von Wilson & Bullock untersuchten Tieres dürfte dementsprechend bei etwa 13 mm gelegen haben. Gesamtvolumenverschiebungen von über 9 µl würden bei *Cupiennius* mit reduzierten Hinterbeinlängen von mehr als 35 mm auftreten – bei "theoretisch maximalen" Gelenkbeugungen von 40° (siehe Diagramm 51, Seite 65) und vollständiger Streckung mit Gelenkwinkeln von 180°.

Auch die von Wilson & Bullock (1973) gegebenen Daten zur Verschiebung des Carapax sprechen gegen derartig große Volumenverschiebungen in den Beinen von *Amaurobius*: Für eine Volumenverschiebung von 1 µl muß der Carapax von *Amaurobius* nach den Angaben von Wilson & Bullock um 0.13 mm vertikal verschoben werden (daraus errechnet sich eine Carapaxfläche von ca. 7.7 mm²). Um ein Volumen von 9.6 µl in die Beine

zu transportieren, müßte der Carapax dementsprechend um 1.25 mm vertikal verschoben werden, was etwa einem Viertel seiner Länge entsprechen würde. Bei einem vergleichbar großen Individuum von *Cupiennius salei* wird bei Hinterbeinlängen von 10 mm, einer Carapaxfläche von 7.6 mm² und einer "theoretischen" Beingelenkbewegung von 40° zu 180° ein Carapaxhub von nur 0.0199 mm für die benötigte Volumenverschiebung erforderlich.

Betrachtet man die Volumenverschiebungen, die während der Sprünge in einzelnen Beinen von *Cupiennius salei* auftreten, so ist der äußerst geringe Anteil des Tibio-Metatarsalgelenks an der gesamten Volumenverschiebung auffällig: Die Beträge der Volumenverschiebungen werden bei weitem von den Bewegungen der Femoro-Patellargelenke dominiert, die in den Tibio-Metatarsalgelenken auftretenden Verschiebungen machen vielfach weniger als zehn Prozent der in den Beinen auftretenden Volumendifferenzen aus. Die Ursache hierfür liegt in den stark unterschiedlichen Querschnittsflächen der Femoro-Patellar- und der Tibio-Metatarsalgelenke. Letztere haben zwar eine im Verhältnis zur Drehachsenlänge größere Querschnittsfläche (siehe die Angaben auf Seite 40), die Drehachse ist aber nur etwa halb so lang wie die der Femoro-Patellargelenke. Da bei gegebenem Druck das an einem Spinnenbeingelenk erzeugte Drehmoment von der Größe der Volumenverschiebung pro Winkeländerung abhängt (siehe Gleichung 16), muß von entsprechend stark verschiedenen, durch den Innendruck erzeugten Drehmomenten an den beiden Beingelenken ausgegangen werden.

Eine Beugung des Tibio-Metatarsalgelenks zum Zeitpunkt der beginnenden Streckung des Femoro-Patellargelenks konnte regelmäßig beobachtet werden. Dies ist wahrscheinlich auf die rasche Druckerhöhung unmittelbar vor dem Sprung zurückzuführen: Der ansteigende Druck bewirkt eine schnelle Streckung des Femoro-Patellargelenks. Wie Blickhan & Barth (1985) feststellten, sind die Durchmesser der Haemolymphlakunen besonders bei gebeugter Beinstellung nur sehr gering. Der daraus resultierende Fließwiderstand innerhalb der Lakunen bewirkt in dynamischen Situationen einen Druckabfall zwischen proximalen und distalen Beinsegmenten (Bohmann & Blickhan 1998), der einen Zeitverzug im Aufbau des hydraulisch bewirkten Drehmoments zwischen Femoro-Patellargelenk und Tibio-Metatarsalgelenk bewirkt. Hinzu kommt die oben behandelte Differenz in den bei gegebenem Druck erzeugten Drehmomenten aufgrund der unterschiedlichen Querschnittsflächen des Femoro-Patellar- und Tibio-Metatarsalgelenks. Beide Faktoren bewirken bei schneller Extension des Femoro-Patellargelenks zunächst eine passive Flexion des Tibio-Metatarsalgelenks. Bei weiter ansteigendem Druck im Tibio-Metatarsalgelenk und entsprechend wachsendem Drehmoment beginnt dann mit Verzögerung auch die Streckung dieses Gelenkes.

Doch auch ohne Berücksichtigung der durch die Fließwiderstände verursachten Druckdifferenzen ist die Flexion des Tibio-Metatarsalgelenks erklärbar: Die unterschiedlichen Querschnittsflächen der beiden Gelenke verursachen bei gleichem Druck unterschiedli-

che Drehmomente, so daß das Tibio-Metatarsalgelenk aufgrund seines geringen Querschnittes nur ein entsprechend geringes Drehmoment entwickelt, womit eine passive Beugung durch die Streckung des Femoro-Patellargelenks bewirkt wird. Möglicherweise werden die am Femoro-Patellargelenk erzeugten Drehmomente auch durch kontrollierte Aktivität der Beugermuskeln teilweise kompensiert, so daß das durch den Haemolymphdruck bewirkte Drehmoment in seiner Wirkung abgeschwächt wird und die resultierende Gelenkkraft auf die am Tibio-Metatarsalgelenk wirkenden Kräfte abgestimmt ist. Schließlich kann die anfängliche Beugung des Tibio-Metatarsalgelenks auch durch Muskelaktivitäten bewirkt sein. Eine Klärung dieser Problematik hängt von der Kenntnis der auftretenden Bodenreaktionskräfte relativ zu den Gelenkpositionen ab. Um die Rolle muskulärer Gelenkflexion klären zu können, müßten außerdem elektromyographische Messungen der Muskelaktivität beim Sprung vorgenommen werden. Von Bohmann & Blickhan (1998) vorgelegte dynamische Simulationen zur Beinstreckung von Vogelspinnen deuten allerdings darauf hin, daß die Beugung des Tibio-Metatarsalgelenks am Beginn der Beschleunigungsphase tatsächlich auf durch die Gelenkgeometrie bedingte fluiddynamische Effekte zurückzuführen ist.

Die Volumenverschiebungen bei Bewegungen des Trochantero-Femoralgelenkes konnten aufgrund von experimentellen Schwierigkeiten nicht untersucht werden: Die geringe Länge der Coxa machte ihre Befestigung in einem Silikonschlauch oder Glasrohr unmöglich; auch der Versuch, statt dessen den Femur in einem Rohr zu fixieren und das proximale Ende der Coxa mit einem geeigneten Klebstoff oder Kitt dicht zu verschließen, scheiterte. Ebenso konnten keine Winkelverläufe des "coxalen Gelenkkomplexes" bei der kinematischen Untersuchung ermittelt werden, weil die Auflösung der gewonnenen Bilder zu gering war und geeignete Bezugspunkte an der Spinne fehlten. Um dennoch die Rolle des Femoro-Trochantalgelenks bezüglich der auftretenden Volumenverschiebungen wenigstens näherungsweise einschätzen zu können, bietet sich die Untersuchung der Gelenkquerschnitte an.

Abbildung 17 zeigt die Umriss der Gelenklumina des Trochantero-Femoral-, Femoro-Patellar- und Tibio-Metatarsalgelenkes des rechten Hinterbeines eines juvenilen Weibchens von *Cupiennius salei* (Hinterbeinlänge: 48.3 mm), jeweils in Aufsicht auf das proximale Beinsegment. Hierbei muß beachtet werden, daß es sich *nicht* um die tatsächlichen aktiven Querschnittsflächen handelt. Diese werden wesentlich durch die Querschnittsfläche im Bereich der Gelenkmembranen bestimmt, die sich aber nur schwer messen läßt, weil sich die Gelenkmembranen bei Präparationsversuchen stark verformen. Dennoch lassen sich anhand der Querschnittsflächen der Gelenklumina in den chitinisierten Bereichen gewisse Rückschlüsse auf die aktiven Querschnittsflächen ziehen.

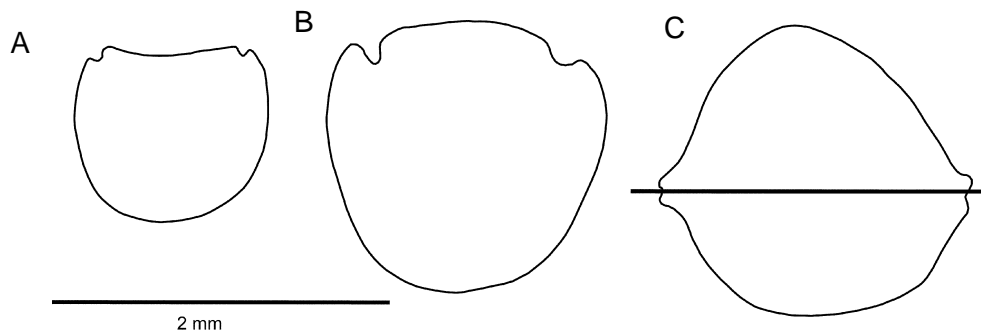


Abbildung 17. Umrisse der Gelenklumina der jeweils proximalen Anteile des tibio-metatarsalen (A), femoro-patellaren (B) und trochantino-femorales (C) Gelenks des rechten Hinterbeines eines juvenilen *Cupiennius salei* (Hinterbeinlänge: 48.3 mm). Die Drehachsen der beiden distalen Gelenke verlaufen entlang des dorsalen Randes der Gelenke, die Drehachse des trochantino-femorales Gelenkes teilt das Lumen in einen dorsalen und einen ventralen Anteil. Aufgrund der geringen Differenz in der Größe dieser beiden Anteile ist damit zu rechnen, daß die Volumenverschiebungen bei Bewegungen des Trochantino-Femoralgelenkes im Vergleich zu den beiden anderen Gelenken nur äußerst gering sind.

Die Bestimmung der Flächengrößen der jeweiligen Gelenklumina ergab für den femoralen Teil des Femoro-Patellargelenks einen Wert von 0.86 mm^2 und für den tibialen Teil des Tibio-Metatarsalgelenks eine Querschnittsfläche von 0.39 mm^2 . Da die Drehachsen beider Gelenke an der dorsalen Gelenkperipherie verlaufen, liegen die gesamten Querschnittsflächen der beiden Gelenke ventral der Drehachse; es gibt somit keinen Anteil an der Querschnittsfläche, der die "aktive Querschnittsfläche" (im Sinne von Blickhan 1983 und Blickhan & Barth 1985), die für die hydraulische Bein Streckung genutzt wird, verkleinern würde. Der proximale Anteil des Trochantero-Femoralgelenkes hat eine Gesamtfläche von 0.88 mm^2 , die durch die Drehachse in einen dorsalen Anteil von 0.48 mm^2 und einen ventralen Anteil von 0.40 mm^2 geteilt wird. Die Differenz der beiden Querschnittsflächen beträgt somit 0.08 mm^2 . Diese Flächendifferenz bewirkt Volumenverschiebungen bei Bewegung des Bein gelenks – womit offensichtlich wird, daß diese Volumenverschiebungen im Vergleich zu denjenigen, die im Femoro-Patellargelenk und im Tibio-Metatarsalgelenk auftreten, sehr klein sein müssen. Bereits der Beitrag der Tibio-Metatarsalgelenke zur Gesamt-Volumenverschiebung in den Beinen ist, verglichen mit den Femoro-Patellargelenken, klein. Die aufgrund der Gelenkanatomie noch um einiges geringeren Volumenverschiebungen, die für Bewegungen des Trochantero-Femoralgelenkes anzunehmen sind, können bei der Betrachtung der resultierenden Volumenverschiebungen somit vernachlässigt werden. Die Gelenkanatomien der übrigen Beine sind derjenigen des vierten Beines sehr ähnlich, dementsprechend ist auch für die anderen Beinpaare nur von einem vernachlässigbar kleinen Anteil des Trochantero-Femoralgelenks an den resultierenden Volumenverschiebungen auszugehen.

Der zur Haemolymphverschiebung beim Sprung nötige Hub des Carapax war sehr gering, wie aufgrund der Messungen zur Volumenverschiebung in den Bein gelenken zu

erwarten war. Daß sehr viel größere Carapaxhübe und also auch sehr viel größere Volumenverschiebungen erreichbar sind, war bei einer zufällig beobachteten Häutung zu erkennen: Wie bereits Melchers (1963) beschreibt, vollführt der Carapax hierbei "pumpende" Bewegungen, während die Spinne die noch weichen Beine aus der Exuvie zieht. Im hier beobachteten Fall erfolgten bei einer geschätzten Carapaxlänge des Tieres von etwa 12 mm Hübe um schätzungsweise fast 1 mm. Weiterhin wurde an einer fixierten Spinne die exoskeletale Struktur des Prosoma untersucht. Bei einer Hinterbeinlänge von 36.4 mm und einer Carapaxfläche von 76.6 mm² hatten die membranösen Pleuralbereiche des Prosomas eine Breite von etwa 1.4 mm, der Carapax konnte manipulativ problemlos um diese Distanz vertikal gegen das Sternum verschoben werden. Zur "theoretisch maximalen" Beinstreckung müßte sich bei diesem Individuum (Hinterbeinlänge 36.4 mm) der Carapax um lediglich 0.13 mm gegen das Sternum verschieben, also um weniger als ein Zehntel der aufgrund der skeletalen Struktur möglichen Strecke.

Beim Sprung werden also die maximalen Volumenkapazitäten des druckerzeugenden Systems im Prosoma von *Cupiennius* offensichtlich nicht voll ausgenutzt. Allerdings muß hierbei beachtet werden, daß es bei einer Druckerhöhung wahrscheinlich auch zu einem Ausstrom von Haemolymphe in das Opisthosoma kommt, der die benötigte Gesamtvolumenverschiebung ansteigen läßt, und mit ihr den erforderlichen Hub des Carapax. Die im folgenden Abschnitt detaillierter beschriebenen Befunde von Paul et al. (1989) zeigen allerdings, daß bei *Eurypelma* der Petiolus als Hochpaßfilter arbeitet, der bei schnellen vertikalen Bewegungen des Carapax (Frequenzen von mehr als 8 Hz) den Durchfluß von Haemolymphe in das Opisthosoma sehr stark einschränkt. Da die hier betrachteten Beinbewegungen und Volumenverschiebungen sich in Zeitfenstern von etwa drei hundertstel Sekunden abspielen, was einer Frequenz von über 30 Hz entspricht, ist von einer sehr effizienten hydraulischen Abkoppelung des Opisthosomas bei Sprüngen auszugehen, und dementsprechend von einer nur sehr geringfügig größeren Carapaxverschiebung, als aufgrund der Beinbewegungen anzunehmen ist. Im folgenden Abschnitt werden bei der Betrachtung der prosomalen Druckerzeugungsmechanismen noch weitere Anmerkungen zu dieser Problematik gegeben.

Die geringen Carapaxhübe sprechen dafür, daß beim Sprung keine kompensatorischen Bewegungen von Beinen nötig sind, die nicht an der propulsiven Krafterzeugung teilnehmen. Wären die Carapaxverschiebungen stärker, so daß sie in die Nähe der aufgrund der anatomischen Gegebenheiten maximalen Verschiebungen liegen würden, so wären kompensatorische Beinbewegungen sinnvoll: Bei einer Beugung aller Beine, die während des Absprunges keinen Bodenkontakt haben, könnte das aus dem Prosoma gepreßte "Netto-Haemolympfvolumen" – und damit der Hub des Carapax – verringert werden. Solche Mechanismen sind für *Cupiennius*, wie gesagt, offenbar nicht erforderlich, könnten aber bei anderen Spinnen mit geringer "Pumpkapazität" des Prosoma durchaus eine Rolle spielen.

6.3 Druckerzeugungsmechanismen und Hydroskelett

Die genauen Mechanismen der Druckerzeugung bei Spinnen sind bislang nicht erschöpfend geklärt. Die in der Literatur vorfindlichen Studien zu dieser Frage kommen zu einander teilweise widersprechenden Ergebnissen, die im folgenden im Zusammenhang mit den hier dargestellten Untersuchungen an *Cupiennius salei* und der Panzerspinne *Perania nasuta* diskutiert werden sollen.

In ihrer Studie zum hydraulischen Beinstreckungsmechanismus bei *Tegenaria atrica* stellen Parry & Brown (1959a) fest, daß es drei Möglichkeiten für die Druckverteilung im Körper geben kann: 1) Gleichförmig hoher Druck in Pro- und Opisthosoma, 2) Beschränkung des Überdruckes auf das Prosoma oder 3) Beschränkung des Druckes auf die Beine der Spinne. Bei einer Beschränkung des hohen Druckes auf den Vorderkörper müßte das Herz einen Druck von fast 60 kPa überwinden, um Haemolymph vom Opisthosoma in das Prosoma zu pumpen. Parry & Brown ermittelten, daß bereits bei einem Innendruck von 15,4 kPa der Haemolymphfluß in den Beinen der Spinnen zum Erliegen kommt, und daß somit dieser Druck möglicherweise der maximale vom Herzen produzierbare Druck ist. Ferner stellten sie fest, daß isolierte Opisthosomata sich sehr stark ausdehnen, wenn Drucke, wie sie im Prosoma auftreten, appliziert werden. Daraus schließen Parry & Brown (1959a), daß ein funktionelles Ventil im oder in der Nähe des Petiolus von *Tegenaria* vorhanden sein muß.

Um die maximalen Volumenverschiebungen im Prosoma von *Amaurobius* zu ermitteln, nahmen Wilson & Bullock (1973) Injektionen von Salzlösung in den Vorderkörper vor. Hierbei ermittelten sie eine maximal im Prosoma erreichbare Volumendifferenz von 4 µl, dies ist weniger als die Hälfte der nach ihren Messungen für die Beinstreckung notwendigen Haemolymphmenge. Nach Ehlers (1939) strecken zahlreiche Spinnenarten, darunter auch *Amaurobius fenestralis* Stroem., beim Ablassen am Faden alle Beine gerade aus. Soll aus einer solchen Beinstellung heraus innerhalb kurzer Zeit eine starke Beugung der Beine erreicht werden, beispielsweise beim Fang eines Beutetieres, so müßte ein entsprechend rascher Volumenaustausch zwischen Prosoma und Opisthosoma erfolgen, weil das Prosoma keine ausreichende Kapazität zur Aufnahme entsprechend großer Haemolymphvolumina hat. Und umgekehrt müßte aus einer stark gebeugten Beinhaltung heraus für eine kraftvolle Streckung der Beine eine erhebliche Haemolymphmenge aus dem Opisthosoma in das Prosoma gepumpt werden, und zwar gegen den zur Beinstreckung aufgebauten prosomalen Haemolymphdruck. Dies jedoch widerspricht den Aussagen, die Wilson & Bullock (1973) in der selben Arbeit mit der "fluid insufficiency hypothesis" machen. Nach dieser Hypothese ist eine zentrale Ursache für die rasche Ermüdung von Spinnen der durch den hohen prosomalen Druck bewirkte allmähliche Flux von Haemolymph aus dem Prosoma in das Opisthosoma, der schließlich zur Bewegungsunfähigkeit mangels hydraulisch nutzbarer Haemolymph im Vorderkörper füh-

ren soll, weil die Haemolymphe nicht mehr vom Opisthosoma ins Prosoma zurückgeführt werden kann.

Stewart & Martin (1974) untersuchten die Haemolympdrucke von *Dugesella hentzi*. Während eines Befreiungsversuches einer Spinne konnten sie einen maximalen Druck von 64 kPa im Prosoma messen. Weiterhin wird in dieser Arbeit gezeigt, daß die Drucke in zwei Beinen von *Dugesella* während eines Befreiungsversuches einen weitgehend identischen Verlauf haben, und daß Druckspitzen im Prosoma nicht in das Opisthosoma übertragen werden. Anderson & Prestwich (1975) nahmen ebenfalls Druckmessungen vor. Für *Filistata hibernalis* (Hentz) stellten sie folgende Haemolympdrucke fest: In den Beinen Ruhedrucke von 5.1 kPa, während des Laufens 4.0 – 6.7 kPa, und bei heftigen Bewegungen Druckspitzen von bis zu 61 kPa. Demgegenüber waren die im Opisthosoma gemessenen Drucke mit 1.0 bis 4.0 kPa sehr viel geringer; die opisthosomalen Drucke führen Anderson & Prestwich sowohl auf die Übertragung prosomaler Drucke durch den Petiolus als auch auf Aktivität opisthosomaler Muskeln zurück. Aufgrund der geringeren Drucke im Opisthosoma nehmen die Autoren weiter an, daß es während starker Aktivität der Spinnen zu einer Konzentration von Haemolymphe im Opisthosoma kommt, die durch die opisthosomalen Druckerzeugungsmechanismen abgeschwächt wird. Prestwich (1988) beschreibt dagegen eine hydraulische "Abkoppelung" des Opisthosomas während Phasen extremer Bewegungsaktivität: "An effective 'physiological ligature' seems to exist between the prosoma and opisthosoma" (Prestwich 1988: 445). Die hohen Drucke im Prosoma (mehr als 15.9 kPa) wurden während der gesamten Zeiträume starker Aktivität aufrechterhalten; bei einem allmählichen Haemolympverlust aus dem Prosoma hätte dagegen ein entsprechendes Absinken des Druckes auftreten müssen.

Paul et al. (1989) stellten in ihrer experimentellen Untersuchung an *Eurypelma californicum* folgende Druckverteilungen fest: Bei ruhenden Individuen im Prosoma ca. 5.5 ± 2.5 kPa (mitunter bis fast 12 kPa ansteigend), im Opisthosoma etwa 2.2 kPa. Beim Laufen und bei Sprints können im Prosoma Drucke von bis zu 28.8 ± 6.4 kPa gemessen werden, während die opisthosomalen Drucke hier nur bis etwa 5.5 – 8.0 kPa anstiegen. Die Druckerzeugung führen Paul et al. auf Bewegungen des Carapax zurück; sie stellen fest, daß die Höhe der erreichten Drucke sich proportional zur Absenkung des Carapax verhält. Eine Ausnahme bildet der Augenblick, in dem die Lokomotionsaktivität beginnt: Hier konnten Paul et al. eine kurze Anhebung des Carapax relativ zum Sternum beobachten, die sie auf eine Haemolympverschiebung aus dem Opisthosoma in das Prosoma infolge der Kontraktion opisthosomaler Muskeln zurückführen. Die Ergebnisse der Studie von Paul et al. (1989) sprechen klar gegen die "fluid insufficiency hypothesis". Zwar wird während starker Lokomotionsaktivität Haemolymphe aus dem Prosoma in das Opisthosoma gedrückt, allerdings werden hierbei nur 3 % des gesamten Haemolympvolumens verschoben; selbst bei längeren Lokomotionsphasen wurde keine darüber hinausgehende Haemolympverschiebung festgestellt. Der Petiolus und die anterioren Strukturen im

Opisthosoma (z. B. die Buchlungen) bilden nach den Aussagen von Paul et al. bei starker Aktivität der Spinnen quasi einen Hochpaßfilter, der hochfrequente Druckschwankungen im Prosoma nicht in das Opisthosoma überträgt. Bei sinusoidalen, vertikalen Deformationen des Prosoma mit einer Amplitude von 1 mm ermittelten Paul et al. bei einer Oszillationsfrequenz von 0.3 Hz einen Volumenaustausch von 45 µl zwischen Pro- und Opisthosoma, bei einer Frequenz von mehr als 8 Hz wurden dagegen weniger als 10% dieser Haemolymphmenge zwischen den beiden Körperabschnitten ausgetauscht. Wie bereits im vorangegangenen Abschnitt kurz angedeutet wurde, ist auch für *Cupiennius* in den Phasen maximaler prosomaler Drucke mit einer Volumenverschiebung aus dem Prosoma in das Opisthosoma zu rechnen. Allein schon aufgrund des geringen Querschnittes dieses Bereiches kann eine Filtercharakteristik des Petiolus angenommen werden (wie sie Paul et al. (1989) für *Eurypelma* nachweisen). Weiterhin zeigte die Untersuchung eines fixierten Individuums, daß das Lumen des Petiolus dicht mit verschiedenen Geweben ausgefüllt ist, so daß nur geringe Zwischenräume für den Haemolymph Austausch verfügbar sind. Die Beschleunigung beim Sprung erfolgt innerhalb sehr kurzer Zeiträume, daher ist während der Beschleunigungsphase mit einem nur geringen Haemolymphflux in das Opisthosoma zu rechnen. Die Carapaxverschiebungen dürften dementsprechend nur geringfügig größer sein als bei den Abschätzungen anhand der Beinbewegungen ermittelt wurde.

Hinsichtlich der Druckerzeugungsmechanismen kommt Wilson (1970) zu dem Schluß, daß die Druckerzeugung im Prosoma von Spinnen durch Aktivität der *musculi laterales* erfolgt. Diese Muskeln verbinden den Rand des Carapax mit sklerotisierten Bereichen, die sich in der membranösen Zone dorsal der Coxae befinden. Wilson stellt weiter fest, daß zwar starke Muskeln zwischen dem Carapax und dem Endosternit vorhanden sind, aber keine Muskulatur eine Verbindung zwischen letzterem und dem Sternum herstellt; die ventralen Muskeln des Endosternits sind alle mit den Coxae verbunden. Nach Wilsons Interpretation würde eine Nutzung der endosternalen Muskeln zur Druckerzeugung mit der Kontrolle der Coxabewegungen interferieren. Daraus folgert er, daß lediglich die *musculi laterales* für die prosomale Druckerzeugung genutzt werden. Als weitere Unterstützung für diese These führt Wilson an, daß Spinnen, die in ihrem Verhalten einen hohen Anteil an schnellen, heftigen Bewegungen zeigen, sehr stark ausgeprägte *musculi laterales* aufweisen, während diese Muskeln bei Formen mit weniger intensiven Lokomotionsleistungen schwächer ausgebildet sind.

Shultz (1991) stellt in seiner Untersuchung der hydraulischen Druckerzeugung bei *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi) eine nur geringe Aktivität der *musculi laterales* bei Ruhestellung und gleichmäßiger Lokomotion der Tiere fest, während die endosternalen Muskeln deutliche Aktivitäten zeigen. Shultz kommt zu dem Schluß, daß die Suspensoren des Endosternits, nicht aber die *musculi laterales* für die prosomale Druckerzeugung bei *Mastigoproctus* verantwortlich sind. Allerdings beobachtet Shultz auch, daß bei starker

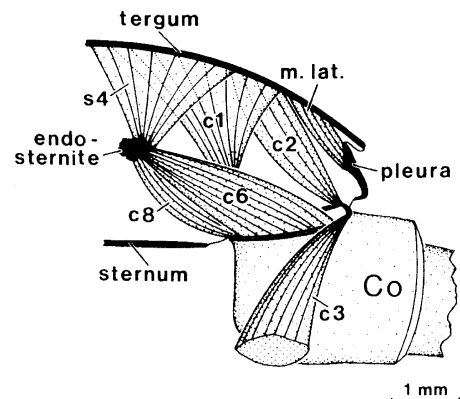
Aktivität der Tiere, beispielsweise bei Befreiungsversuchen fixierter Individuen, die meisten der prosomalen Muskeln, einschließlich der *musculi laterales*, starke Aktivität zeigten, die von extremen Steigerungen des hydraulischen Innendruckes im Prosoma begleitet waren: "far above those [pressures] observed during resting or normal locomotion." (Shultz 1991: 24). Während normaler Laufaktivität zeigten die endosternalen Suspensoren von *Mastigoproctus* kontinuierliche Aktivität, während die *musculi laterales*, gekoppelt an den Schrittrhythmus, ein zyklisches Aktivitätsmuster aufwiesen. Hinsichtlich der evolutiven Entwicklung der prosomalen Druckerzeugung zieht Shultz aus diesen Beobachtungen den Schluß, daß die Druckerzeugung mittels endosternaler Muskeln ein ursprüngliches Merkmal darstellt, und daß diese Muskeln auch bei Spinnen wesentlich zur Druckerzeugung beitragen. Dorsale Suspensoren des Endosterniten sind stets vorhanden, bei den meisten aranaeomorphen Spinnen fehlen aber ventrale Suspensoren des Endosterniten (die den Endosternit mit dem Sternum verspannen), während sie in mygalomorphen Spinnen existieren (Shultz 1991). Doch kann den vom Endosternit zu den Coxae verlaufenden Muskeln nach Shultz dennoch eine wesentliche Funktion bei der Druckerzeugung zugesprochen werden, weil diese selbst bei starker Kontraktion aufgrund ihrer Lage nur geringe mechanische Wirkungen auf die Coxae entfalten können (Shultz zitiert in diesem Zusammenhang Palmgren 1981). Demgegenüber sieht Shultz die Funktion der *musculi laterales* in einer indirekten Fixierung der Coxae gegen die Wirkungen des Haemolymphdruckes, der sonst zu einer Depression der Coxae infolge der Ausbeulung der membranösen Bereiche führen würde.

Wenn beachtet wird, daß in einem hydraulischen arbeitenden Organismus alle Elemente, die – wenn das System nicht geschlossen wäre – bei ihrer Bewegung zur einer Veränderung des Gesamtvolumens führen würden, auch an der Erzeugung des Innendruckes beteiligt sein müssen (Karner 1998a, 1998b), so erscheint der Widerspruch zwischen den funktionellen Interpretationen bei Shultz (1991) und Wilson (1970) gelöst. Sowohl die *musculi laterales* als auch die dorsalen und ventralen Suspensoren des Endosternits verspannen den Carapax mit ventral gelegenen Bereichen des Prosoma. Würden nun lediglich die endosternalen Muskeln kontrahieren, so käme es, wie Shultz (1991) korrekt bemerkt, zu einer Ausbeulung der lateralen Membranbereiche, die wiederum die Druckerzeugung weniger effizient machen würde. Selbstverständlich kann auch die Kontrolle der Coxa-Positionen eine wichtige Rolle spielen, in diesem Fall erfüllen die *musculi laterales* eine Doppelfunktion. Weiter bemerkt Shultz, daß Arachniden, bei denen größere prosomale Drucke auftreten, stärker ausgeprägte *musculi laterales* aufweisen, weil die Kontrolle der Coxae wegen der größeren Innendrucke mehr Kraft erfordert, und stellt fest, daß es eine positive Korrelation zwischen der Größe der dorsalen endosternalen Suspensoren und dem Vorhandensein und der Größe der *musculi laterales* gibt.

Diese Interpretation fügt sich aber problemlos in die Hypothese ein, daß alle Muskeln, deren Kontraktionen Volumenveränderungen bewirken können, auch an der Drucker-

Abbildung 18. Prosomale Muskeln von *Cupiennius salei* von hinten gesehen. Schema aus Eckweiler & Seyfarth (1988). c1= *M. tergo-coxalis anterior profundus*; c2= *M. tergo-coxalis medio-anterior*; c3= *M. tergo-coxalis medius posterior*; c6= *M. endosterno-coxalis postero-superior*; c8= *M. endosterno-coxalis postero-inferior*; s4= dorsaler Suspensor des Endosternums; m. lat.= *M. lateralis*.

Aufgrund ihrer Anordnung ist für alle gezeigten Muskeln anzunehmen, daß ihre Kontraktion zu Druckerhöhungen im Prosoma führt.



zeugung teilhaben müssen. Shultz's Beobachtung, daß bei *Mastigoproctus* eine Aktivierung der *musculi laterales* in Zusammenhang mit dem Auftreten von Druckspitzen im Prosoma auftrat, stützt diese Interpretation ebenfalls.

Abbildung 18 zeigt die Muskulatur im Prosoma von *Cupiennius salei* (aus Eckweiler & Seyfarth 1988). Alle in der Abbildung gezeigten Muskeln verbinden den Carapax mit ventro-lateralen Bereichen: Die *musculi laterales*, sowie die Muskeln c1 bis c3 verspannen den Carapax direkt mit den Coxae resp. den pleuralen Skleriten, während die Muskeln c6 und c8 eine mittelbare, weil über den Endosterniten und den Muskel s4 verlaufende Verspannung des Carapax mit der Coxa bilden. Dies bedeutet, das bei der Kontraktion von einzelnen oder all diesen Muskeln eine Kraftwirkung nicht nur auf die Coxae, sondern auch auf den Carapax ausgeübt wird und somit ein Beitrag zur Druckerzeugung geleistet wird (siehe auch Whitehead & Rempel 1959). Die ventrale Gelenkmembran zwischen Coxae und Sternum ist sehr schmal, so daß über eine Positionskontrolle der Coxae auch die Lage des Sternums relativ zum Carapax festgelegt werden kann.

Es ist davon auszugehen, daß bei starker Aktivität der Spinnen alle oben gezeigten Muskeln mehr oder minder stark kontrahieren, um den benötigten Haemolymphdruck zu produzieren. Die *musculi laterales* scheinen dabei vor allem ein Ausbeulen der pleuralen Membran zu verhindern. Bewegungen der Coxae könnten in dieser Situation durch Modulationen der jeweiligen Muskelspannung hervorgerufen werden; die Coxae bewegen sich quasi auf einem hydroskeletalen Widerlager.

Eckweiler & Seyfarth (1988) stellten fest, daß der Muskel c2 bei Reizung von Sinneshaaren aktiviert wird, wobei er die Coxa gegen den Körperstamm zieht. Auch Stewart & Martin (1974) beobachteten an *Dugesia hentzi* eine Elevation der Coxae, die die Autoren mit der Druckerhöhung im Körper in Verbindung bringen. Eckweiler & Seyfarth (1988) nehmen an, das die Kontraktion des Muskels c2 eine Stabilisierung der Verbindung zwischen Coxa und Prosoma bewirkt. Es ist offensichtlich, daß diese Stabilisierung nur durch Arbeit gegen den Haemolymphdruck entstehen kann – ansonsten würden Cara-

pax und Coxa gegeneinander gezogen werden. Dies wird durch den Haemolymphdruck verhindert. Wenn also alle potentiell Volumenveränderungen bewirkenden Muskeln an der Druckerzeugung teilhaben, so können die von Shultz (1991) vorgeschlagenen, gewissermaßen "monofunktionalen" Interpretationen der Muskelaufgaben nicht zu schlüssigen Ergebnissen führen, zumindest was Verhaltenssituationen betrifft, bei denen sehr hohe Haemolymphdrucke auftreten.

Spinnen, die in ihrer Lebensweise besonders viel Lauf- und Sprungaktivität zeigen (z. B. Lycosiden und Salticiden), scheinen allgemein ein im Verhältnis zu den Beinabmessungen relativ größeres Prosoma und damit auch eine relativ größere Carapaxfläche aufzuweisen als Spinnen mit geringer ausgeprägter Fähigkeit zu sehr schnellen und kraftvollen Bewegungen (Wilson 1970 und eigene Freilandbeobachtungen¹³).

Hat der Carapax eine im Verhältnis zu den Beinabmessungen größere Fläche, so sind geringere Carapaxhübe für die erforderlichen Haemolymphverschiebungen nötig – und umgekehrt müssen bei relativ kleinerer Carapaxfläche größere vertikale Hübe für die Beinbewegungen realisiert werden. Betrachtet man den zu erzeugenden Innendruck, die Beinabmessungen und die mit den Beinen geleistete Arbeit als konstant, so ist die im Prosoma (jetzt als Druckpumpe verstanden) geleistete Arbeit unabhängig von der Fläche

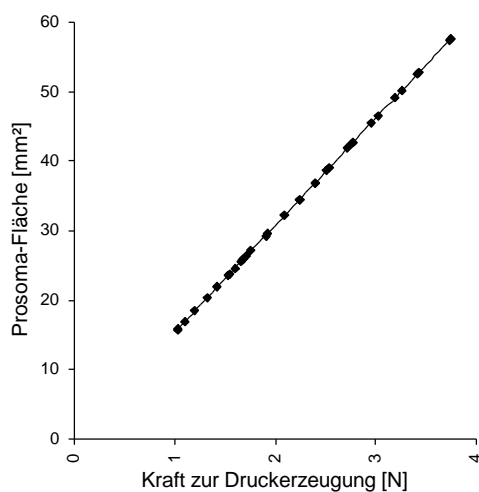


Diagramm 105. Die Kraft, die zur Erzeugung eines Haemolymphdruckes von 65 kPa aufgebracht werden muß, wächst linear mit der Flächengröße des Carapax. Die Rauten entsprechen den für *Cupiennius* bestimmten Carapaxflächen.

des Carapax: Wie auch bei einer technischen Hydraulik ist bei gegebenem zu erzeugenden Druck und bei gegebener Volumenverschiebung diese Verschiebung entweder mit geringer Kraft und großem Hub oder mit großer Kraft und geringem Hub zu leisten.

Das Prosoma von *Cupiennius* könnte somit durchaus auch eine geringere Carapaxfläche aufweisen, in diesem Falle müßte eine geringere Kraft zur Druckerzeugung aufgewandt

¹³ Es wurden an dieser Stelle keine umfassenden, vergleichend-quantitativen Studien vorgenommen, sondern die sich bei verschiedenen Gelegenheiten bietenden Möglichkeiten zur Beobachtung genutzt. Weiterhin wurden die in der Literatur gefundenen Habitusbilder verschiedener Taxa verglichen. Eine detaillierte vergleichende Untersuchung dieser Problematik steht noch aus, entsprechend ist die hier gemachte Aussage eher hypothetisch denn als gesichertes Erkenntnis zu verstehen.

werden (siehe Diagramm 105), jedoch müßte der Hub, also die Deformation des Carapax, entsprechend größer sein.

Damit stellt sich die Frage, ob nicht eine möglichst geringe Carapaxfläche als vorteilhaft einzuschätzen wäre: Die für die Bein Streckung zu leistende Arbeit bliebe dabei konstant, aber es wäre weniger Kraft erforderlich; die Druckpumpe würde quasi mit einer weniger großen Übersetzung arbeiten. Die erforderlichen starken Volumenverschiebungen bei der Häutung werden bei Spinnen mit geringeren relativen Carapaxflächen ebenfalls erbracht, möglicherweise unter stärkerer Nutzung der opisthosomalen Muskulatur, so daß auch diese Erfordernis nicht gegen eine geringere Carapaxfläche sprechen würde.

Betrachtet man aber die Muskulatur des Prosoma, so wird deutlich, daß eine große Fläche des Carapax aus funktionellen Gründen günstig zu sein scheint: Bei kraftvollen Beinbewegungen müssen nicht nur die distalen Beingelenke angetrieben werden. Auch die Bewegung des Coxa-Trochanter-Femur-Gelenkkomplexes erfordert entsprechend leistungsfähige und gut koordinierbare Antriebe. Da aber die extrinsischen Muskeln der Coxae direkt oder indirekt mit dem Carapax verbunden sind, besteht die Notwendigkeit, vertikale Bewegungen des Carapax möglichst gering zu halten, da ansonsten kein geeignetes Widerlager für die Coxalmuskeln vorhanden wäre. Außerdem ist für die Erzeugung ausreichend großer Kräfte an den Coxae auch eine entsprechend umfangreiche Muskulatur erforderlich, deren Volumen die minimale Carapaxgröße ebenfalls begrenzt.

Die relative Größe des Prosoma und die Carapaxfläche kann also je nach der Lokomotionsstrategie bei den verschiedenen Taxa variieren, und zwar nicht hinsichtlich des zu erzeugenden Druckes – dieser kann schließlich bei kleiner Carapaxfläche mit entsprechend geringerem muskulären Aufwand erzeugt werden – sondern hinsichtlich der Leistungsfähigkeit der bifunktionalen Coxalmuskulatur: Ist der Carapax relativ zu groß, so wird ein übermäßiger Kraftaufwand für die Druckerzeugung erforderlich. Ist der Carapax dagegen relativ zu klein, so verringern die dann erforderlichen großen Carapaxverschiebungen die Koordinierbarkeit der coxalen Muskeln, weil kein hinreichend formkonstanter Rahmen gegeben ist. Es sollten sich für verschiedene Spinnen somit verschiedene Optimierungsstrategien darstellen lassen, je nach dem, in welcher Weise die Beinbewegung bei den jeweiligen Lokomotionsstrategien erfolgt. Bei Formen, deren Lokomotion sehr kraftvolle und gleichzeitig gut koordinierte Beinbewegungen erfordert – die zudem ein hohes Maß an Symmetrie aufweisen (also z. B. die schnelle synchrone Streckung mehrerer Beinpaare) – sollte ein eher großflächiger Carapax vorteilhaft sein, weil einerseits eine umfangreichere extrinsische Coxalmuskulatur nötig ist, und andererseits die vertikalen Bewegungen des Carapax auch bei größeren Volumenverschiebungen klein bleiben können. Diesem Typ entsprechen der hier untersuchte *Cupiennius salei*, sowie generell wohl die meisten Spinnen mit ausgeprägtem Jagd- und Laufverhalten, wie beispielsweise die bei den Untersuchungen zur prosomalen Steifigkeit von *Perania nasuta* vergleichsweise untersuchte *Pardosa "lugubris"* (Lycosidae). Freilandbeobachtungen

beim Fang des Versuchstieres, aber auch an anderen, nicht näher determinierten Lycosiden ähnlicher Größe zeigten, daß diese Tiere während ihrer Lokomotion häufig kurze Distanzen durch Sprünge überbrückten, und auch bei Störungen vielfach Fluchtsprünge zeigten. Auch die ebenfalls hinsichtlich ihrer prosomalen Steifigkeit untersuchte *Dysdera erythrina* ist hier zu nennen. Zwar ist das Prosoma dieser Art leicht versteift, weil aber der Carapax eine sehr große Fläche aufweist, können bereits kleine Verformungen des Prosoma große Volumenverschiebungen bewirken.

Bei Formen, deren Lokomotion keine ausgeprägt kraftvolle, quasi auf Leistungsspitzen hin optimierte Charakteristik hat, ist die Erfordernis einer leistungsfähigen Druckpumpe weniger ausgeprägt. Hier kann durch eine geeignete Koordination der Beinbewegungen, besonders durch gegenphasige Bewegungen contralateraler Beine, die resultierende Volumenverschiebung im Prosoma gering gehalten werden. Dementsprechend kann auch die Fläche des Carapax im Vergleich zu den Beinabmessungen kleiner sein, ohne daß übermäßig große Hübe erforderlich würden. Größere Volumenverschiebungen bleiben dennoch möglich: Durch entsprechend stärkeren Hub des Carapax, allerdings auf Kosten der Verfügbarkeit eines formkonstanten "Gestells" für die extrinsische Coxalmuskulatur. Diese Situation entspricht eher den Verhältnissen bei Formen, die keine ausgesprochen großen Leistungsspitzen bei der Flucht oder dem Beutefang zeigen. Hier ist beispielsweise *Pholcus phalangioides* (Pholcidae) zu nennen. Die Achsenlängen der Beingelenke und die Fläche des Carapax sind zwar nicht sehr stark von den Abmessungen bei *Pardosa "lugubris"* verschieden, aufgrund der sehr viel größeren Beinlänge bei *Pholcus* dürften aber keine so starken propulsiven Kräfte, wie sie bei *Pardosa* zu erwarten sind, erreicht werden. Eigene Beobachtungen zeigten, daß *Pholcus* bei der Lokomotion contralaterale Beine gegenphasig bewegt und offenbar keine großen Beschleunigungsleistungen erbringen kann. Es ist unmittelbar einleuchtend, daß zur Erreichung großer Beschleunigungen, also großer propulsiver Kräfte, die Beine von *Pholcus phalangioides* bei gegebener Länge wesentlich dicker sein müßten, was wiederum eine größere Pumpleistung des Prosoma und also einen großflächigeren Carapax erforderlich machen würde.

Zwar werden auch beim Netzbau sehr große Distanzen von den Spinnen zurückgelegt, doch entspricht diese Form der Lokomotion eher einem langsameren "Dauerlauf" als einem "Sprint". Für diese Interpretation sprechen auch die Ergebnisse von Prestwich (1983), der zeigen konnte, daß der Energiestoffwechsel beim Netzbau von *Neoscona domiciliorum* praktisch ausschließlich aerob erfolgt, während er den physiologischen Status des Prosoma von Spinnen bei heftigster Lokomotionsaktivität mit demjenigen von tauchenden Tieren vergleicht: "[...] the physiological state of a spider's prosoma during vigorous activity resembles the situation in diving animals: muscles reach peak activity while relying only on O₂ already present in the animal." (Prestwich 1983: 128). Auch der Vergleich mit Sprintern und Langstreckenläufern erscheint hier angebracht. Entspre-

chend den Befunden von Linzen & Gallowitz (1975) ist *Cupiennius salei* eher als "Sprinter" einzustufen: Die Skelettmuskeln weisen nur geringe Mengen schwach entwickelter Mitochondrien auf.

Die Flächengröße des Carapax und die daraus resultierenden geringen Hübe, die bei dementsprechend großer Krafterzeugung durch die extrinsischen Coxalmuskeln für die hydraulische Bein Streckung nötig sind, weisen in die selbe Richtung wie die Befunde von Linzen & Gallowitz (1975): *Cupiennius salei* ist hinsichtlich der Morphologie des Bewegungsapparates offenbar eher in Richtung auf kurzzeitige Leistungsspitzen hin optimiert. Die Funktionsweise des Lokomotionsapparates von Spinnen erscheint sehr unökonomisch: Wenn ein einzelnes Bein eine Bewegung vollzieht, so sind damit einerseits wegen der Volumenverschiebungen in diesem Bein, andererseits aber auch aufgrund der Aktivität der extrinsischen Coxalmuskeln Kraftwirkungen auf alle anderen, Volumenverschiebungen bewirkenden Muskeln verbunden. Dies ist jedoch eine allgemeine Charakteristik hydroskeletaler Systeme, die grundsätzlich auf einer "verteilten Antagonisierung" der Muskeln basieren: Gerade der Umstand, daß alle Muskeln, deren Streckung durch

Abbildung 19. Ein männliches Individuum der Panzerspinne *Perania nasuta*. Das namensgebende Horn am Vorderende des Prosoma ist deutlich erkennbar, ebenso das große dorsale Sklerit des Opisthosoma und die horizontal gefaltete, membranöse Zone an der Seite des Opisthosoma.

(Photo: Fabian Haas)



hydraulische Kraftvermittlung bewirkt wird, bei ihrer Kontraktion – durch die damit verbundenen Volumenverschiebungen – auf die jeweils anderen Muskeln gleicher Funktionsweise einwirken, kennzeichnet ein hydroskeletales System und bedingt seine Arbeitsfähigkeit (siehe hierzu auch Karner 1998a, 1998b).

Die Ergebnisse der Untersuchungen an der Panzerspinne *Perania nasuta* (Abbildung 19 zeigt ein männliches Individuum dieser Art) deuten auf einen gegenüber "normalen" Spinnen vollständig anderen Druckerzeugungsmechanismus hin. Die Steifigkeiten des Prosoma übertreffen bei dieser Art die für die anderen Spinnentaxa ermittelten Werte um mehr als das Doppelte, meist sogar um eine Größenordnung. Das Prosoma von *Perania* bildet eine starre Kapsel; der Pleuralbereich ist vollständig sklerotisiert, so daß keine freie Verschiebung des Carapax relativ zum Sternum möglich ist. Die gemessenen Steifigkeiten bestätigen diese aus der anatomischen Struktur abgeleitete Hypothese. Die

Versteifung des Vorderkörpers läßt darauf schließen, daß bei dieser Spinne kein prosomaler Druckpumpen-Mechanismus realisiert ist (Kropf, in Vorb.).

Kropf (in Vorb.) gibt detaillierte Informationen zur Anatomie von *Perania nasuta*. Anhand des Körperbaus dieser Spinne muß angenommen werden, daß die Druckproduktion im Opisthosoma erfolgt, welches eine bemerkenswerte Struktur aufweist: Das Integument ist zu einem dorsalen und einem ventralen Sklerit verhärtet, die durch dorsoventral verlaufende Muskeln verbunden sind. Die übrigen Bereiche der Körperhülle des Opisthosomas sind weichhäutig und zeigen eine charakteristische horizontale Faltung, die bei sehr "prallen" Individuen geringer ausgeprägt ist. Diese Struktur des Opisthosomas läßt vermuten, daß durch Kontraktion der dorsoventralen Muskeln eine Druckerzeugung stattfinden kann.

Auch bei anderen Spinnen befinden sich im Opisthosoma Strukturen, die zur Volumenverschiebung und damit zur Druckerzeugung genutzt werden könnten (siehe z. B. Stewart & Martin 1974, Paul et al. 1989). Allerdings deutet bei den bislang untersuchten Formen die anatomische Struktur darauf hin, daß die Druckerzeugung im wesentlichen im Prosoma stattfindet und eine hydromechanische Kompartimentierung realisiert ist: Einem anterioren, "animalen" Körperabschnitt ist durch den Petiolus ein posteriorer, "vegetativer" Abschnitt angeschlossen (Paul et al. 1989). Diese Kompartimentierung erscheint aus biomechanischer Sicht schlüssig zu sein: Die Erzeugung des zur Lokomotion und Manipulation nötigen hydraulischen Druckes erfolgt in der Nähe der Wirkorte, so daß geringe Transportverluste auftreten – wogegen die wesentlichen Stoffwechselfaufgaben auf einen Körperabschnitt konzentriert sind, der hinsichtlich des Bewegungsverhaltens "ruhiggestellt" ist.

Wenn im Gegensatz dazu die Druckerzeugung bei *Perania nasuta* im Opisthosoma erfolgt, so stellt sich die Frage nach möglichen Vorteilen dieses Mechanismus. Bei Beinbewegungen müssen die verschobenen Haemolymphvolumina die Engstelle des Petiolus passieren. Bei *P. nasuta* ist dieser Körperabschnitt in Form eines sklerotisierten Rohres gebildet, das sich zum Prosoma und Opisthosoma hin erweitert. Somit ist auch bei dieser Art, wie bei anderen Spinnen, bei raschen Flüssigkeitsverschiebungen mit dem Auftreten von Staudrücken – mithin also mit einer Hochpaß-Filtercharakteristik – zu rechnen. Es sollte also erwartet werden, daß die opisthosomale Druckerzeugung bei *Perania* weniger effizient ist als die „konventionell“ gebauter Spinnen, zumindest was schnelle Volumenfluktuationen betrifft. Allerdings könnten sich demgegenüber in der Versteifung des Prosoma biomechanische Vorteile erkennen lassen: Ein versteiftes prosomales Exoskelett bietet einen formkonstanten Bezugsrahmen für die coxalen Muskeln, die somit wahrscheinlich effizienter arbeiten können. Sofern keine sehr schnellen, synchronen Streckungen mehrerer Beinpaare erforderlich sind, sollten die nötigen Volumenverschiebungen vom Opisthosoma in das Prosoma außerdem relativ gering bleiben. Die Lokomotion von *Perania* wurde anhand einiger kurzer Beobachtungen am Rande der

Versuche zur prosomalen Steifigkeit auf Besonderheiten hin untersucht. Die Tiere spinnen räumliche Netze, bei deren Bau keine ungewöhnlich erscheinenden Bewegungsmuster auftraten. Sprünge oder Lokomotionsverhalten mit ähnlich großen Beschleunigungen konnten nicht beobachtet werden¹⁴. Sofern es sich bei *Perania nasuta* also um eine Spinne des "Dauerläufer"-Typus handelt, bei der nur geringe Volumenverschiebungen und keine ausgesprochenen Leistungsspitzen während der Lokomotion auftreten, sollte der opisthosomale Druckerzeugungsmechanismus keine Nachteile mit sich bringen. Offen bleibt dabei aber die Frage, warum der Petiolus von *Perania* nicht im Vergleich zu anderen Spinnen stark erweitert ist – fällt doch hier die Erfordernis einer hydraulischen Entkopplung des Opisthosoma vom Prosoma weg, um im Gegenteil einen möglichst verlustarmen Haemolymphfluß zwischen den beiden Körperabschnitten als günstig erscheinen zu lassen. Möglicherweise sind aber ganz andere Faktoren für die Beibehaltung dieser Struktur zu suchen, die außerhalb der Funktionalität des Lokomotionsapparates liegen.

6.4 Ausblick

Aus den Ergebnissen der dargestellten Untersuchungen an *Cupiennius salei* und *Perania nasuta*, sowie aus der Diskussion dieser Ergebnisse im Zusammenhang der bislang verfügbaren Erkenntnisse resultieren eine Reihe von Fragen. Einige für weitere Untersuchungen besonders interessant erscheinende Punkte seien hier angesprochen:

1. Die kinematischen Untersuchungen zeigen, daß vorbereitete Sprünge wahrscheinlich hauptsächlich durch die Streckung der zweiten und vierten Beine erfolgen. Ohne die Bestimmung der dabei auftretenden Bodenreaktionskräfte für einzelne Beine kann allerdings keine sichere Aussage über die Rolle der jeweiligen Beine gemacht werden. Messungen der Bodenreaktionskräfte beim Absprung erfordern ein Meßgerät, das in Form einer Absprungplattform konstruiert werden muß, da *Cupiennius salei* auf ebenem Untergrund kein Sprungverhalten zeigt. Auch hinsichtlich der Vielfalt der beobachteten Bewegungen bei unvorbereiteten Sprüngen ist eine solche Untersuchung vielversprechend.
2. Die Aufrichtung der Beinstacheln von *Cupiennius* während oder kurz vor der Beschleunigungsphase bei Sprüngen zeigt, daß in dieser Phase in den Beinen ein Druckanstieg auf mindestens 65 kPa erfolgt. Drucke ähnlicher Höhe wurden mittels direkter oder indirekter Messungen von verschiedenen Autoren für andere Spinnentaxa bei starker Aktivität festgestellt. Es kann aber aus dieser Beobachtung nicht darauf geschlossen werden, daß keine höheren Drucke in den Beinen und/oder im Prosoma auftreten. Eine Messung der Drucke in den Beinen während eines Sprung-

¹⁴ Einige Unregelmäßigkeiten im Schrittmuster konnten beobachtet werden, doch war die Zahl der Beobachtungen zu gering, um nähere Aussagen hierzu gewinnen zu können. Auch Sprungverhalten kann aufgrund der wenigen Beobachtungen nicht unbedingt ausgeschlossen werden.

vorganges wäre wünschenswert, dürfte aber aufgrund meßtechnischer Schwierigkeiten problematisch sein.

3. Unter der Annahme eines identischen Druckes im Vorderkörper und in den verschiedenen Beinen müssen die Drehmomente an den jeweiligen Beingelenken während des Sprunges durch Aktivität der Beugermuskeln geregelt werden, indem diese Muskeln gegen die hydraulische Bein Streckung arbeiten. Bei Kenntnis der Bodenreaktionskräfte und der Sprungkinematik könnten die Drehmomente in den einzelnen Beingelenken ermittelt werden. Wären zusätzlich die Druckverläufe während der Sprünge bekannt, so könnten daraus jeweiligen Anteile von hydraulischen und muskulären Kräften ermittelt werden, die die resultierenden Drehmomente in den Beingelenken bewirken.
4. Die hier formulierten hypothetischen Einschätzungen zur anatomischen Spezialisierung auf unterschiedliche Lokomotionsmodi bei verschiedenen Spinnentaxa könnten anhand umfangreicher vergleichender Studien zum Bau der Beine, Beingelenke und des Carapax bei Spinnen verschiedener Lebensweise überprüft und verfeinert werden.
5. Schließlich böte sich auch mit der intensiven Studie des Baues und der Lokomotion von *Perania nasuta* ein vielversprechendes Arbeitsfeld. Der bei dieser Art völlig andere Druckerzeugungsmechanismus wirft die Frage nach den möglichen Vorteilen gegenüber dem "konventionellen" Druckerzeugungsmechanismus anderer Spinnen auf. Auch hierzu wurden hier Hypothesen gebildet, deren Prüfung umfangreiche Untersuchungen voraussetzt.

7 Literatur

- Barth, F. G. & E.-A. Seyfarth 1979. *Cupiennius salei* Keys. (Araneae) in the highlands of central Guatemala. *J. Arachnology* 7: 255-263.
- Bennet-Clark, H. C. 1976. Energy Storage in Jumping Insects. In: H. R. Hepburn (ed.). *The Insect Integument*. Amsterdam, Oxford, New York (Elsevier), p. 421-443.
- Bennet-Clark, H. C. 1980. Aerodynamics of insect jumping. In: H. Y. Elder & E. R. Trueman. *Aspects of Animal Movement*. Cambridge (Cambridge University Press), p. 151-167.
- Berland, L. 1927. Contributions à l'étude de la biologie des Arachnides. *Arch. zool. expér.* Paris 66: 7-29.
- Biewener, A. A. & R. J. Full 1992. Force platform and kinematic analysis. In *Biomechanics: Structures and Systems, a Practical Approach* (ed. A. A. Biewener), pp. 45-73. Oxford: IRL Press at Oxford University Press.
- Blickhan, R. 1983. Dehnungen im Außenskelett von Spinnen. Dissertation, Frankfurt am Main.
- Blickhan, R. & F. G. Barth 1985. Strains in the Exoskeleton of Spiders. *J. comp. Physiol.* 157: 115-147.
- Blickhan, R., J. Bohmann & J. Sens 1995. Dynamics of the spider leg. *Phys.Zool.* 6 (4):41.
- Bohmann, L. & R. Blickhan 1998. Der hydraulische Mechanismus des Spinnenbeines und seine Anwendung für technische Probleme. *Z. angew. Math. Mech.* 78 (2): 87-96.
- Carlet, C. 1879. Sur la locomotion des insectes et des arachnides. *C. r. Acad. Sci. Paris* 89.
- Demoor, J. 1890. Recherches sur la marche des insectes et des Arachnides. *Arch. Biol. Paris.* 10: 567-608.
- Dixon, H. H. 1893. On the walking of Arthropoda. *Nature, London* 47: 56-58.
- Eckweiler, W. & E. A. Seyfarth 1988. Tactile hairs and the adjustment of body height in wandering spiders: behavior, leg reflexes, and afferent projections in the leg ganglia. *J. Comp. Physiol.* 162: 611-621.
- Ehlers, M. 1939. Untersuchungen über Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen. *Zol. Jb. Syst.* 72: 373-499.
- Ellis, C. H. 1944. The mechanism of leg extension in the legs of spiders. *Biol. Bull.* 86: 41-50.
- Evans, M. E. G. 1973. The jump of the click beetle (Coleoptera: Elateridae) - energetics and mechanics. *J. Zool. Lond.* 169: 181-194.
- Ferdinand, W. 1981. Die Lokomotion der Krabbenspinnen (Araneae, Thomisidae) und das Wilsonsche Modell der metachronen Koordination. *Zool. Jb. Physiol.* 83: 46-65.

- Gaubert, P. 1891. Sur la locomotion des Arthropodes. Bull. Soc. Philomat. Paris 3: 5-7.
- Gaubert, P. 1892. Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. Ann. Sci. Nat. Paris 13(7): 31-184.
- Harris, D. J. & P. J. Mill 1977. Observations on the leg receptors of *Ciniflo* (Araneida: Dictynidae). J. comp. Physiol. 119: 37-54.
- Heil, K. H. 1936. Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Z. vergl. Physiol. 23: 1-25.
- Heimer, S. & W. Nentwig 1991. Spinnen Mitteleuropas: Ein Bestimmungsbuch. Berlin, Hamburg. (Parey).
- Karner, M. 1998a. Restrictions in the evolution of arthropod joints. Proceedings of the European Mechanics Colloquium Euromech 375: Biology and Technology of Walking. pp. 18-24.
- Karner, M. 1998b. Evolutionary Aspects of antagonistic force-transmission in arthropod joints. In: Blickhan, R., A. Wisser & W. Nachtigall (eds.) 1998. Motion Systems. First international Conference on Motion Systems. Biona Report 13: 45-46.
- Kästner, A. 1923. Beiträge zur Kenntnis der Lokomotion der Arachniden, II. *Obisium muscorum*. Zool. Anz. 57: 23-57.
- Kästner, A. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Lokomotion der Arachniden, I. Araneae. Arch. Naturgesch. 90, A5.
- Kesel, A., M. Junge & W. Nachtigall 1999. Einführung in die angewandte Statistik für Biowissenschaftler. Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser).
- Kropf, C. (in Vorbereitung). Spider locomotion: A backward shift of the prosomal fluid pressure pump into the opisthosoma in armoured spiders (Arachnida, Araneae).
- Maitland, D. P. (1992): Locomotion by jumping in the mediterranean fruit-fly larva *Ceratitis capitata*. *Nature* 355: 159-161.
- Melchers, M. 1963. Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (Keyserling), einer amerikanischen Ctenide. Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 91: 1-90.
- Melchers, M. 1967. Der Beutefang von *Cupiennius salei* Keyserling (Ctenidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 58: 321-346.
- Palmgren, P. 1978. On the muscular anatomy of spiders. Acta Zool. Fennica 155: 1-41.
- Palmgren, P. 1981. The mechanism of the extrinsic coxal muscles of spiders. Ann. Zool. Fennici 18: 203-207.
- Parry, D. A. 1957. Spider leg muscles and the autotomy mechanism. Quart. J. micr. Sci. 98: 331-340.
- Parry, D. A. 1960. Spider hydraulics. Endeavor 19: 156-162.
- Parry, D. A. & R. H. J. Brown 1959a. The hydraulic mechanism of the spider leg. J. exp. Biol. 36: 423-433.

- Parry, D. A. & Brown, R. H. J. 1959b. The jumping mechanism of salticid spiders. *J. exp. Biol.* 36: 654-664.
- Paul, R., K. Tiling, P. Focke & B. Linzen 1989. Heart and circulatory functions in a spider (*Eurypelma californicum*): the effects of hydraulic force generation. *J. comp. Physiol. B* 158: 673-687.
- Petrunkovitch, A. 1909. Contribution to our knowledge of the anatomy and relationships of spiders. *Ann. ent. Soc. Amer.* 2: 11-21.
- Prange, H. D. 1977. The Scaling and Mechanics of Arthropod Skeletons. In: T. J. Pedley (ed.). *Scale Effects in Animal Locomotion*. London, New York, San Francisco (Academic Press), 169-181.
- Prestwich, K. N. 1983. The roles of aerobic and anaerobic metabolism in active spiders. *Physiol. Zool.* 56(1): 122-132.
- Prestwich, K. N. 1988. The constraints of maximal activity in spiders. I. Evidence against the fluid insufficiency hypothesis. *J. Comp. Physiol.* 158: 437-447.
- Rothschild, M., Schlein, Y., Parker, K. & Sternberg, S. 1972. Jump of the oriental rat flea *Xenopsylla cheopsis* (Roths.). *Nature* 239: 45-48.
- Rovner, J. S. 1980. Morphological and ethological adaptations for prey capture in wolf spiders (Aranaeae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 8: 201-215.
- Schmidt-Nielsen, K. 1990. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge (Cambridge University Press), 4. Aufl.
- Schneider, P. & P. Stannek 1990. Beinkoordination und Hinderniserkennung bei Vogelspinnen (Therapsidae). *Zool. Jb. Physiol.* 94: 387-406.
- Sens, J. 1996. Funktionelle Anatomie und Biomechanik der Laufbeine einer Vogelspinne. Dissertation, Saarbrücken.
- Seyfarth, E.-A. 1980. Daily patterns of locomotor activity in a wandering spider. *Phys. Ent.* 5: 199-206.
- Shultz, J. W. 1987. Walking and surface film locomotion in terrestrial and semiaquatic spiders. *J. exp. Biol.* 128: 427-444.
- Shultz, J. W. 1991. Evolution of locomotion in Arachnida: the hydraulic pressure pump of the giant whipscorpion, *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi). *J. Morph.* 210: 13-31.
- Shultz, J. W. 1992. Step-coupled fluctuations in prosomal pressure may constrain stepping rates in whipscorpions (Uropygi). *J. Arachnol.* 20: 148-150.
- Stewart, D. M. & A. W. Martin 1970. Blood and fluid balance of the common tarantula, *Dugesiella hentzi*. *Z. vergl. Physiol.* 70: 223-246.
- Whitehead, W. F. & J. G. Rempel 1959. A study of the musculature of the black widow spider, *Latrodectus mactans* (Fabr.). *Canad. J. Zool.* 37: 831-870.
- Wilson, D. C. S. 1967. Stepping patterns in tarantula spiders. *J. exp. Biol.* 47: 133-151.
- Wilson, R. S. 1970. Some comments on the hydrostatic system of spiders (Chelicerata, Aranaeae). *Z. Morph. Tiere* 68: 308-322.

Wilson, R. S. & J. Bullock 1973. The hydraulic interaction between prosoma and opisthosoma in *Amaurobius ferox* (Chelicerata, Araneae). *Z. Morph. Tiere* 74: 221-230.

Zimmermann, K. & L. Zentner 1998. Spider leg-From Walking to Grasping. *Proceedings of the European Mechanics Colloquium Euromech 375: Biology and Technology of Walking*. pp. 47-54.

8 Abkürzungen und Variablen

A_{Cp}	Fläche des Carapax [mm ²]
B	Bestimmtheitsmaß einer Korrelation: $B = r^2$
Cp	Carapax
Cx	Coxa
D	Steifigkeit [N/m]
F	Kraft [N]
FPJ	Gelenk zwischen Femur und Patella
j	Joint, Gelenk
k_{Θ}	Konstante, die bei gegebenem Gelenkwinkel Θ der Verhältnis des hydraulischen Innendruckes P und des am Gelenk wirkenden Drehmomentes M angibt.
L	Leg, Bein
l	Länge [mm]
M	Drehmoment an einem Beingelenk [Nm]
Obj	Objekt
P	Druck [Pa]
Pl	Kraftmeßplattform
Ps	Prosoma
r	Korrelationskoeffizient,

für zwei Datenreihen x und y:
$$r = \frac{\sum (x_i - \bar{x}) \cdot (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 \cdot \sum (y_i - \bar{y})^2}}$$

res resultierend

S_{Cp} Vertikaler Hub des Carapax [mm]

S.D. Standardabweichung; $S.D. = +\sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$

Θ Allgemein: Winkel zwischen zwei Beingelenken [°]

TMJ Gelenk zwischen Tibia und Metatarsus

V Volumen [mm³]

Lebenslauf

Michael Karner

Geburtsdatum, Ort	1. September 1969, Frankfurt am Main
August 1976 bis Juli 1980	Grundschule in Frankfurt am Main und Neu-Isenburg
August 1980 bis Mai 1989	Freiherr-Vom-Stein-Gymnasium, Frankfurt am Main
1991 bis 1996	Studium der Biologie an der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt am Main Hauptfach Zoologie, Nebenfächer Botanik und Palaeontologie.
Oktober 1993	Vordiplom
Dezember 1996	Diplom
Juli 1997 bis Juni 1999	wissenschaftlicher Mitarbeiter von Prof. Dr. R. Blickhan, in der Arbeitsgruppe Biomechanik am sportwissenschaftlichen Institut der Friedrich-Schiller-Universität, Jena.
akademische Lehrer	Prof. Dr. Blickhan, Prof. Dr. Grabner, Prof. Dr. Grill, Prof. Dr. Gutmann, Prof. Dr. Maschwitz, Prof. Dr. Schaub, Prof. Dr. Vogel.