
Studies of salticid behavior by Karl Hubert Heil (1936)

David Edwin Hill¹

¹ 213 Wild Horse Creek Drive, Simpsonville, South Carolina 29680, USA, *email* platycryptus@yahoo.com

Introduction

The purpose of this paper is to provide access to one paper published by Karl Hubert Heil (1936), with a new translation from the original German to English. Although subsequent studies have covered (to some extent) much of the territory covered in this work, at the time of its publication it was quite original and should be recognized for that reason. In particular, Heil was one of the first to recognize the remarkable ability of jumping spiders to find (with their vision) and to use detours to approach their prey, even when these detours required movement away from that prey. Heil was not the first to see this behavior, as Bilsing (1920) had already described the detoured pursuit of a grasshopper by a *Phidippus audax*. In this context, a review of Bilsing's description is in order (Bilsing 1920, 225-226; after Hill 2010):

It is interesting to watch one of them stalk such an insect as *Lygus pratensis*. One sunny afternoon I saw one of these spiders after a *Lygus pratensis* in a patch of tall weeds. The insect evidently was aware of the presence of the spider but seemed to misjudge the danger. It flew from one branch of the weed to the other with *Phidippus audax* constantly on its trail. The spider reminded one of a squirrel up in a big tree jumping from one branch to another, now descending a short distance, running out on a limb, now jumping to another tree, and running up the trunk to a more favorable situation for another jump. He kept up the hunt for sometime, each time he was about ready for the fatal jump, the insect flew to another branch of the weed but his stealth and persistence won. Slipping up a branch from the rear he jumped onto the insect. I took the insect from him immediately but it was already dead.

Another incident shows that this spider possesses something which borders upon intelligence. One morning I was watching one near a large stump. He jumped around evidently in search of prey for sometime. Presently he spied a small spider, *Castianeira descripta* running about and began to pursue it. *Castianeira descripta* was too swift for him and he soon gave up the chase. Next he jumped upon a Funnel Weaver's web, *Agelena naevia*, and began searching it. The Funnel Weaver soon came from its hiding place and chased *Phidippus* off the web. Soon he spied a grasshopper which was crossing a small stick which was lying on top of two larger sticks.

The two larger sticks formed the base and hypotenuse of a triangle. The stick forming the base was a very large limb. *Phidippus* peeped up over the edge of this piece and saw the grasshopper with its head pointed in his direction. He immediately ran down the under side of the large limb to where the two large limbs came to a point and ran back up the smaller to the rear of the grasshopper. When he had stolen up to within a couple of inches of the grasshopper he made a leap and landed on the grasshopper's back.

Like Bilsing, Heil saw this behavior as a clear sign of intelligence. More than this, however, Heil described this as a sign of *höhere Leistungen* (higher abilities). I am not aware of an English word that could adequately describe just what a *Leistung* is, in the evolutionary sense, but we could certainly use one. This is an *evolved talent*, or *inherited capability*. The term *instinct* seems inadequate as a description.

Of Karl Hubert Heil, I know almost nothing except what might be inferred by reading his paper, and it seems that this was his only publication. This paper indicates that his powers of observation and description were objective and advanced for his time. Even without statistics, some of his results were statistically significant. This study, apparently completed in the 1933-1935 time frame, was the subject of a doctoral dissertation presented to the Natural Sciences Faculty of Johann Wolfgang Goethe University at Frankfurt am Main, and was received for publication on 2 December 1935. His mentor there was Professor Dr. Otto Karl Ladislaus zur Strassen (9 MAY 1869-21 APR 1961), the first head of the Zoology Institute at that University, from 1914 to 1935. At the time this Institute included the Senckenberg Museum. In the 1930's Germany was in turmoil. Heavy allied bombing in the 1939-1945 time frame destroyed the historical city center of Frankfurt and killed many thousands of its residents. Although zur Strassen survived that war, I know nothing of the fate of Karl Hubert Heil, who was clearly of a most vulnerable age at the time.

What follows is a new English translation of Heil's 1936 paper. The original is included in Appendix 1 for reference. Note that the two species of *Evarcha* studied by Heil are both now considered to be synonyms of one species, the well-known *Evarcha falcata* (Clerck 1757).

Contributions to the physiology and psychology of jumping spiders

Original German version by Karl Hubert Heil, Zoological Institute of the University at Frankfurt am Main
Dissertation of the Faculty of Natural Sciences at Johann Wolfgang Goethe University in Frankfurt am Main.

Table of contents	
Introduction	3
Material and methods	3
A. Instincts of salticids	3
1. Prey-capturing instincts	3
2. Defensive instincts	4
3. Mating instincts	4
B. Reactions of salticids to environmental stimuli	5
1. Tactile stimuli	5
2. Chemical stimuli	6
3. Visual stimuli	7
a. Size	7
b. Motion	8
c. Shape (Form)	9
I. Reactions to moving planar patterns	9
II. Behavior towards physical lures in motion	11
III. Motionless objects as prey items and mating partners	11
4. Experiments on maximum jumping distance and supplementary observations on the question of distance localization	12
5. Behavior of blinded spiders	13
C. Higher abilities of salticids (jumping spiders)	15
D. Ecology	18
Summary	19
References	20

Introduction

Dahl (1884) and Peckham (1887), to whom we owe the first more detailed studies on the behavior of the *jumping spiders* or *salticids*, were still influenced by anthropomorphic thinking. They attributed intelligence, consciousness, and emotions to their experimental animals without even attempting to explain the observed reactions in simpler, more economical ways. However, their purely sensory physiological findings are still, in part, important today.

With the blossoming of sensory physiology, one learned to avoid the errors of anthropomorphic representation but often went too far by claiming that animals were nothing more than reflex machines. In contrast, Strassen (1908) showed that while the behavior of jumping spiders could indeed be explained much more simply for reasons of cognitive economy than what Dahl had done, it could not be interpreted in terms of simple automatism.

Since Strassen's aforementioned work left several issues unresolved, I took up the study of the psychology of jumping spiders once again on a broader basis, following his advice. In this endeavor, the sensory physiological studies conducted by Homann (1922-1934) served as a valuable foundation.

Material and methods

In total, approximately 450 animals were used, of which 435 belonged to the genus *Evarcha*. The species *Evarcha blancardi* (Scopoli) and *Evarcha marcgravi* (Scopoli) were included. No significant differences in their behavior were observed. The lively little spiders can be easily captured with a net in sunny clearings and along railway embankments from April to September. Certain plants do not appear to be preferred as habitats. I observed the spiders both on blades of grass and on the leaves of low-growing plants, where they lay in wait for their prey and performed their courtship rituals. Cannibalism is common among the species under investigation, which is why they had to be transported in individual boxes. In the laboratory, the animals were then placed in special spacious and well-lit cages. They quickly adapted to the new environment as they were provided with sufficient freedom of movement.

In addition to the thorough observation of the animals in their natural habitat and in large containers with approximately normal living conditions, a significant number of experiments (1300) were conducted. To minimize subjective influences, the experimental setups were largely mechanized.

A. Instincts of Salticids

1. Instincts of prey capture

We are already quite well informed about the behavior of salticids during the hunt for prey thanks to the descriptions provided by Peckham (1887, 1894), Rainbow (1898), and Homann (1922).

When a hungry *Evarcha* spider detects a prey item, such as a housefly, from a certain distance, it immediately rotates its body axis towards the object and starts moving towards it. The movement transitions into creeping, becoming slower and more cautious as the spider gets closer to the target. Once it reaches a jumping distance, it remains still for a moment to prepare for the attack. With trembling movements, the spinnerets release a droplet of secretion, allowing the spider to adhere to the surface. Simultaneously, the legs assume a characteristic jumping position. The first pair of legs, strong and

armed for defense but never used for actual jumping, is extended forward. The second pair, just like the fourth pair, seemingly only serves to maintain balance in a semi-upright position. The actual jump is performed by the third pair of legs. With the femur slightly raised or even directed backward and the patella, tibia, metatarsus, and tarsus firmly pressed against the surface at an acute angle, these extremities act like tensioned springs that can unleash their maximum power upon release. Perhaps the second pair of legs also acts as a support for the jumping legs, as it is always positioned slightly forward, directly in front of the tarsi of the third legs. If the take-off conditions are unfavorable, the spider will attempt different positions until the correct one is achieved. After the jump, if the prey is edible, the spider immediately proceeds to suck its fluids. However, if the object is inedible, it is quickly abandoned. However, there seem to be differences among salticids in this regard. Strassen, who conducted his experiments with species of the genera *Ergane*, *Aelurillus*, and *Epiblemum* [*Salticus*], states that the spiders would rapidly jump back from inedible prey objects, while the *Evarcha* species I examined would remain seated for at least a few moments. A rapid jumping back was never observed.

2. Defensive instincts

There is little information in the literature regarding the escape and startle movements of salticids, but they are important.

The simplest form of defense in the face of imminent danger is "playing dead." The spider crouches down, pulls its limbs tightly against its body, and remains completely motionless, resembling a small lump that blends almost seamlessly with its surroundings. Another form is the "long jump." From its hiding place, the spider leaps far into the open space when threatened, often landing in the grass or dry foliage where it can escape the pursuer's gaze. In such cases, no dragline, which would slow down the force of the jump, is produced. The agile creatures can also secure themselves by quickly running away.

In addition to these simple reactions, *Evarcha* species occasionally exhibit a very peculiar and complex behavior, which could be interpreted as a deterrent or primitive defense instinct. It sometimes happens that when faced with an approaching enemy, instead of immediately fleeing, the spider stands upright, raises its first pair of legs almost vertically into the air, spreads its chelicerae, and maintains this posture. Only when the enemy gets closer does it hastily flee.

3. Mating instincts

The courtship dance of mature males begins with the first pair of legs being raised and waved. With strong sexual excitement, the entire body of the male spider eventually bends to one side and then the other, often with the extended legs reaching the ground. The actual dancing occurs in the manner described by Homann.

Immediate approach does not always occur, usually when the courted female is not sufficiently sexually aroused. Typically, the final stretch is covered in a straight line towards the female partner; but males often continue dancing until they touch their target. In a number of cases, it has been observed that the dance movements are completely omitted when the male has noticed the female from close proximity. For example, in one instance, the distance was 3 cm. The male raised the first pair of legs and immediately lunged at great speed towards the female. However, it has also happened that males in the same situation initially stepped back a few steps before engaging in courtship.

The sexually aroused female sits huddled and motionless, observing the male's dance. After copulation, it falls into complete apathy and offers no serious resistance. If it is not ready for mating, it either flees at the first courtship movements of the partner or when the male approaches closer.

In certain cases, male spiders apparently recognize from the behavior of the females that mating will not occur and cease their courtship attempts. However, highly sexually excited individuals may still engage in courtship even before the fleeing female.

B. The reactions of salticids to environmental stimuli

1. Tactile stimuli

Homann has correctly recognized that jumping spiders also possess a pronounced and delicate sense of touch. While Salticids normally do not possess a tense web as a transmitter of shock and vibration stimuli, I have been able to observe the following a few times in narrow cages: The spiders had pulled so many draglines on the wall facing the light through their numerous jumps towards prey that eventually a proper network was formed. This acted, similar to the webs of other spiders, as a trapping device and alerted the Salticids to the struggling prey. However, under natural conditions, such a structure will never come into existence.

Occasionally, it happens that a roaming prey animal touches the resting spider. In the same instant, apparently in response to a tactile stimulus, the spider turns around. While the capture of the prey occurs rapidly after this reaction, there is still a certain time interval between the two movements during which the prey could have been visually detected.

Mature males exhibited a similar behavior when accidentally touching a female. Usually, after a quick turn, the male briefly observes the female, takes a few steps back, and then begins the courtship dance. However, a few cases were observed where copulation attempts were made *immediately after the touch*. Without any noticeable pause or preparatory behavior, the male firmly grasped the female to mount it, leading one to assume that recognition of the female occurred not through visual but through tactile means. This question could not be resolved through mere observation; experiments had to be conducted. Initially, the optical stimuli had to be eliminated. The simplest method, which involved completely blinding the spiders by painting over their eyes, yielded no results whatsoever. Apparently, the elimination of such an important and vital organ system causes significant disruption to the entire nervous apparatus. Another approach was attempted to solve the problem.

The appearance of the test subjects, such as flies or females, was altered to the extent that they no longer resembled living organisms. Alternatively, dried body parts of the mentioned objects were attached to a thin wire using plasticine and carefully pushed towards the spider until they made contact, at which point the wire was released to ensure that its vibration did not cause a reaction. In both cases, the possibility of recognition through chemical stimuli was ruled out by thoroughly drying the test objects through intense heat (first applied by Strassen). The results of these experiments were all conclusive. In response to the stimulus of touch, the spiders would quickly turn around, but no further specific reactions occurred. If the touch was somewhat rough, the animals would respond with escape and fright movements. Therefore, the experiment clearly shows that tactile stimuli play only a modest role in triggering the hunting and mating instincts. Furthermore, from these experiments, it can be inferred that even in cases where the female or prey were immediately grasped after contact, the tactile stimulus did not induce the actual action but only the turning reaction.

Tactile stimuli play a greater role in triggering the escape reactions. If one approaches a spot where jumping spiders are present without the necessary caution, they are long gone before one can get close. Vibrational stimuli act as warning signals that prompt the animals to look out for danger. In many of my experiments, I found this assumption to be confirmed.

As an example, let's mention just one: A lure was moved back and forth in front of a spider using a wire. As the mechanism got slightly jammed, there was a sudden jerk that shook the box, causing the lure to snap forward. The spider jolted from its resting position, alerted by the movement of the object, looked at it attentively, and fled in long leaps. The actual vibration only triggered the animal's alarm; it was the movement of the lure that caused the escape reaction. The same was observed in numerous other experiments.

If a spider is placed on a table and strong vibrations are created by scratching or hitting, the animal always reacts by twitching and retracting its limbs, but never by actually fleeing. In response to stronger tactile stimuli, a jumping spider usually leaps away in large jumps; however, in some experiments, the spiders also played dead for a while. Weaker direct touches, such as those caused by small predators or attacking conspecifics, are met with the described defensive and startle posture. The visual impression seems to play no role in this response, as I was able to achieve the same effect with a pencil. By gently poking the spider with the tip, it was stimulated. It immediately turns around, raises its first pair of legs, spreads its chelicerae, and vigorously wags its pedipalps. With repeated poking, the "enemy" is attacked. The spider flees when the stimuli become stronger or occur repeatedly. It is not uncommon for the attacker to be pursued if they retreat.

Therefore, based on the experiments and observations, we can conclude that the vibrations emitted by conspecifics and prey are too weak to trigger the corresponding instincts from a distance. Only direct touches prompt the turning reaction and thereby bring the source of stimulation into the testing range of other sensory organs. Tactile stimuli play a slightly greater role in triggering the flight, fright, and defensive movements.

2. Chemical stimuli

The method used by some researchers [Dahl, Peckham, Pritchett (1904), partly also Peters] to investigate spiders' chemoreception, namely the stimulation with essential oils and similar substances, should be rejected for reasons already pointed out by Forel (1888). Forel, like Strassen, argues that for testing the sense of smell, only substances emitted by prey and mating partners, i.e., those that are adequate for spiders' sensory organs, should be used.

To examine whether the salticids, as claimed by Dahl, are capable of visually distinguishing flies and wasps, Strassen presented both flies and stinging insects enclosed in *glass tubes* to his spiders. Both were eagerly pursued as long as they were moving, despite the elimination of chemical stimuli. The author concludes that salticids, if at all, distinguish flies and wasps based on their odor rather than through visual means. These experiments were extended by me in 45 trials, where I also presented the spiders with dead flies enclosed in a sealed glass sphere. All experiments yielded positive results. Differences in reactions that could be explained by the absence of chemical stimuli were never observed. Similarly, cotton balls soaked in fly juice and brought near the spiders were never noticed. I obtained similar results when presenting sexually mature males with a female sitting in a hermetically sealed glass box or when approaching the spiders with cotton balls soaked in juice from freshly killed females.

On the other hand, it is certain that spiders can perceive the chemical stimuli emitted when they *touch* an object. According to Strassen, salticids do indeed distinguish between an old fly carcass and a freshly killed fly by heat. Since both objects produce the same tactile stimuli, he believes that unequal chemical stimuli are responsible for the different behaviors — sucking in one case and immediate abandonment in the other. I myself observed that cotton balls soaked in fly juice were immediately recognized as edible

when in contact with the spider. Nothing is yet known about the *location* of the chemoreceptors. Like Bartels, I also had no success with amputation experiments. The following observations may provide a clue as to where such sensory organs could be located: A few drops of fly juice were placed on the bottom of a Petri dish and covered with moist filter paper. After introducing the experimental spider, the dish was closed with a glass plate and observed from the side with a magnifying glass. The spiders soon began their search excursions and encountered areas that were only moistened with water as well as areas where diffusion of the fly juice had occurred. In most cases, the spiders detected the latter and attempted to suck on the paper. It was clearly noticeable how the spiders, while walking forward on the moist substrate, touched the filter paper with their legs and pedipalps until they reached the area where the nutrients had diffused. It is highly unlikely that factors other than chemical stimuli induced the described behavior. In this context, it is worth recalling the experiments conducted by Weis (1930) and Minnich (1921, 1926) on *Pyrameis atalanta* and flies, where chemoreceptors were discovered on the tarsi. It is hoped that subsequent histological investigations will shed light on this matter.

3. Visual stimuli

More important than the types of stimuli discussed above are the visual stimuli. Homann already mentioned in his work on the eyes of salticids that jumping spiders exhibit a slight positive phototaxis. I was also able to observe this phenomenon, both in spiders living in cages and those freely moving around the room. After a certain time, I only needed to search for the latter in bright areas. The boundary regions between light and dark were particularly preferred.

On certain occasions and in specific situations, a pronounced *negative phototaxis* can also be observed. In describing the escape reactions, it was mentioned that when an enemy approaches, the spiders quickly retreat to the underside of a leaf. Negative phototaxis certainly plays a significant role in this behavior. Its effect becomes even more noticeable during extensive fleeing movements. For example, if a spider is sitting on a blade of grass and notices an approaching object that could pose a threat, it descends down the stem towards the ground. Each time, it seeks out the dark areas until the enemy is no longer noticeable.

But jumping spiders also exhibit negative phototactic behavior in other situations. When mated females prepare to lay eggs, they again seek out dark, protected areas to deposit their egg sac. Additionally, it should be mentioned that during periods of water and food scarcity, spiders also tend to retreat to dark corners and hiding places. The same applies to elderly and sick individuals.

No particularly characteristic reactions occur in response to a transition between strong brightness and darkness.

To recognize *objects*, other visual sensory impressions are necessary, and in particular, size, motion, and shape act as stimuli.

Size. The significance of the actual size of objects and the distance at which they appear for the behavior of jumping spiders is evident from the investigations conducted by Homann. My own experiments and observations aimed to clarify the role of size in triggering instincts. Both experimental setups and observations of natural conditions must be considered equally.

The size of *prey animals* is generally fairly consistent and only varies within certain limits, with the lower limit being quite uncertain. For instance, I observed that the spiders would pounce on freshly hatched offspring of their own species and small clusters of fly and spider feces. Experiments with various-sized

lures yielded the same results. Solid black circles with diameters of 3, 2, and 1 mm were consistently pounced upon. Some spiders even cautiously approached, albeit from very close distances, a tiny dot drawn on white paper using a sharp pencil.

The upper threshold for stimulation lies in the size range of *Calliphora*, as observations during feedings have already suggested. This was also confirmed through experiments, which revealed that objects with diameters of 8-10 mm were more frequently pounced upon, while larger objects were never considered or pursued as prey. The appearance of such objects in the spiders' field of view instead triggers fright and escape reactions or, at the very least, a readiness to flee quickly.

The determination of *mating partners* based on size is very distinct. The range of variation here is minimal since only sexually mature, fully grown individuals are relevant. Thus, the entire sensory apparatus is finely tuned to that relatively unchanging size, making it easier to recognize the sexes. The mating instinct is only triggered when the spatial extent of the mate or an object functioning as such falls within the naturally conditioned size range. Presenting objects that are too large or too small consistently elicited different reactions.

Motion. The importance of stimuli originating from moving objects for the behavior of jumping spiders has been emphasized by other authors. Numerous observations made by me clearly indicated that it is the nature of the movement itself that plays a decisive role in triggering instincts. Even during prey capture, the influence of the type of movement, despite the great variety shown by prey animals, can be clearly discerned. It is by no means irrelevant how an object is presented before the spider's eyes. While attentive observation occurs in all cases, the spider primarily approaches and pounces upon the object only when its movement resembles that of a fly. This includes jerky movements and small trembling motions in place, which flies frequently perform. Certainly objects that do not exhibit those characteristic movements are occasionally pounced upon, but based on hundreds of attempts, an unmistakable dependence of prey-capturing reactions on the type of movement was observed.

To a much greater extent, *spiders themselves* can be recognized by peculiarities in their movement during sexual maturity. The dances of the males are particularly characteristic, to the extent that recognition may be possible solely through them. Typical movements include waving motions with the forelimbs, swaying the entire body back and forth, and approaching in curved paths. These striking movements are noticed even from great distances and can influence the behavior of the partner. Often, the distance at which reactions occur excludes the possibility of perceiving the form. However, since hardly ever does a prey animal running at the same distance evoke sexual excitement, it can be assumed that in such cases, the type of movement acted as the triggering stimulus. The behavior of a sexually excited female has already been described. If it remains in the characteristic crouching position, it serves as a stimulus for the courting male to continue its activities. However, if it flees or even starts to sneak, this elicits completely different reactions. Thus, the type of movement of the mating partner is also crucial in this case. The matter becomes further complicated by the fact that males also dance in front of other males, and females also exhibit signs of sexual excitement upon seeing another individual. Peckham reports so-called mock fights among males that are said to occur in the presence of females, who are supposedly highly interested in observing the course of the fights. However, as I have personally observed many times, this is certainly not the case. It is noteworthy, though, that not only one but two completely different types of movement are important for the mutual recognition of jumping spiders.

Even the *enemies* of jumping spiders exhibit certain peculiarities in their movement style that can act as triggering stimuli for flight reactions. The following experimental observations have been made: Large surfaces in the distance, when moving *perpendicular* to the body axis, were mostly fixated upon, with a

readiness posture assumed. This was the case, for example, when the observer himself appeared in front of the cages at a distance of 1-2 meters or when the hand was passed by the spiders at closer distances (up to 50 cm). So far, it has not been possible to obtain precise numerical values for reaction distances by using cardboard discs and other precisely measured objects. If a *rapid* movement was directed *towards the spider*, immediate flight was taken. Even when small objects approached the spiders in a similar manner, thus causing a *sudden significant increase in the apparent size of the surface* due to *rapid* approach, the instinct to flee was triggered or, if the stimulus was less strong, the defensive posture was assumed. It has already been noted that when large prey animals, such as *Calliphora*, were offered, a transition from prey capture instinct to flight instinct and vice versa was often observed, where the nature of the movement certainly played a determining role.

Shape. One of the main objectives of the present investigations was to determine whether the *shape* of objects also effectively influences the triggering of instincts.

Histological and physical investigations by Homann, Petrunkevitch, and others have shown that the main eyes of jumping spiders, with their large focal length and small rhabdom distance, are indeed suitable for image vision. However, whether form perception actually occurs can only be inferred from the behavior of living animals. There are already some isolated observations on this matter (Dahl, Strassen, Peckham, Rainbow), but systematic investigations have not yet been conducted. Grenacher, Scheuring, and Demoll do not express a definitive opinion on whether jumping spiders have form vision. Based on his anatomical and physical findings, Homann affirmed this question but did not conduct specific experiments with living animals.

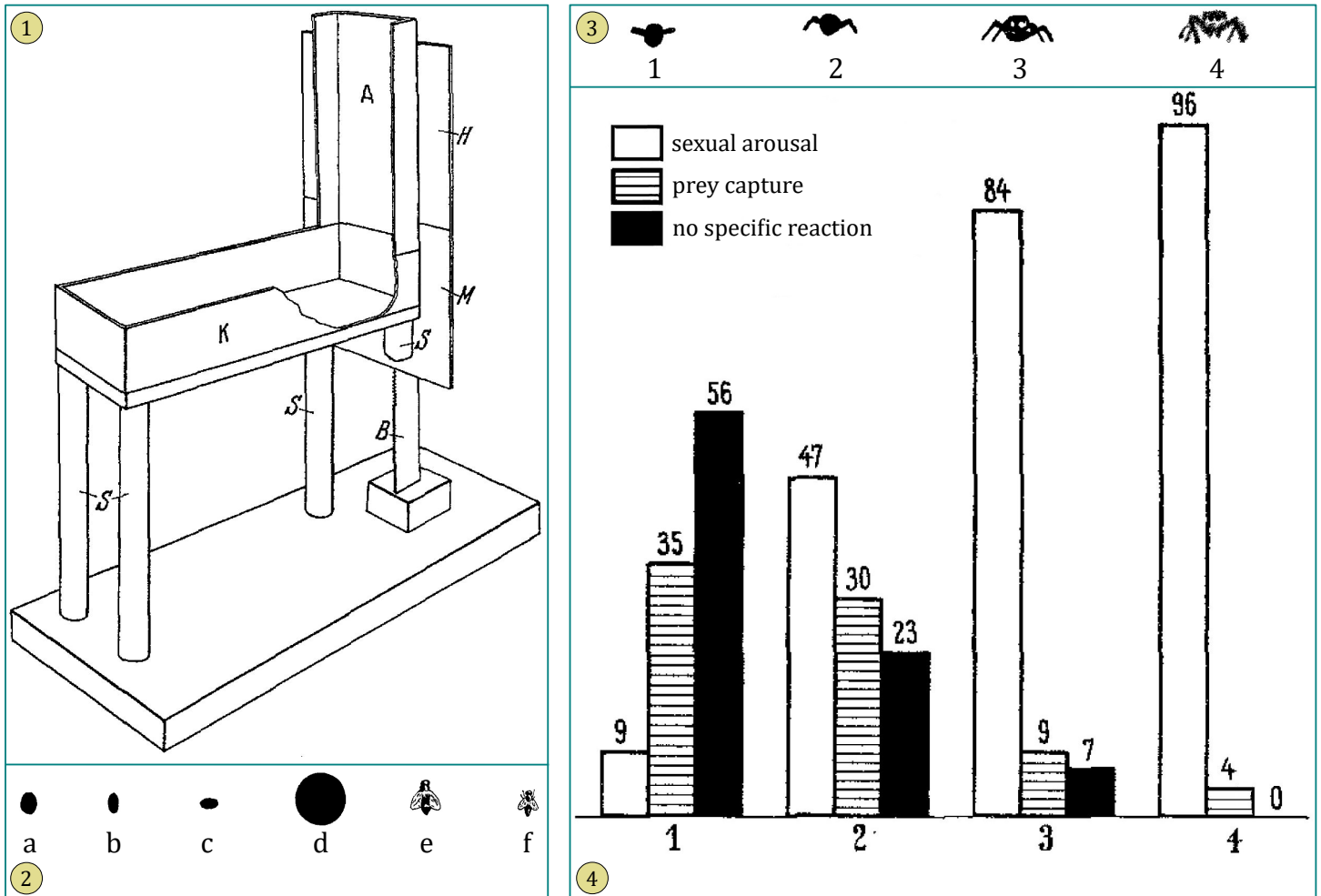
In approximately 950 experiments, I presented various stationary objects and lures to the spiders, which were *fly- or spider-like to different degrees*, to see if the *shape* of these objects influences the behavior of the animals.

I. First, the experiments with *planar patterns*, conducted with the apparatus depicted in Figure 1, will be described. Spiders that had been starved for a long time were presented with a number of stationary painted patterns, as shown in Figure 2a-f. During their exploratory movements, the spiders often approached the objects without paying much attention to them. Only when the patterns were slightly moved back and forth did the spiders turn towards them, begin to sneak up, and jump on them. No dependence of the reactions on the degree of similarity of the pattern to prey animals could be determined with *moving* drawings.

If the movement (Strassen 1908) was abruptly slowed down shortly after the start of the approach, the spiders either immediately remained motionless or took only a few more steps before fixing their gaze on the perceived object in an immobile posture. Later, they consistently turned away. *Images of flies* (Figure 2e and f) received no more attention than those of other things. Well-fed sexually mature males, who were performing courtship dances in control experiments in front of each female, were presented with such simple drawings (Figure 2a to d). Upon the movements of these drawings, an immediate turning towards the stimulus source occurred, and in 14 out of 45 attempts, prey-catching reactions were observed; no signs of sexual arousal were noticeable. Only one male danced in front of a moving *painted fly* (Figure 2e).

Then other planar images were created and presented to the animals, which are depicted in Figure 3 and are intended to represent the appearance of a *female* in a simplified form. Pattern 1 has the least resemblance to a real spider. The two protruding lines roughly indicate the position of the extremities. It differs significantly from the smooth circular and spot patterns. The resemblance to a spider is slightly

greater in Pattern 2 and increases further in Patterns 3 and 4. When these decoys were set in motion, the spiders immediately directed their attention towards them, and either a dance, a leap, or no specific reaction occurred, as represented numerically in the curves in Figure 4. Due to the large number of experiments (100 for each series) and the carefully tested methodology, errors have been minimized as much as possible, allowing the numbers to be considered reasonably reliable.



Figures 1-4. 1, Experimental setup for presenting planar patterns. The experimental box K, standing on wooden columns S, has a narrow wall removed, and in its place, a movable wall H is attached to the steel band B. The sheets with painted patterns are mounted at M. A shielding device is present. (For better visibility, a section of a side wall has been cut out, and a column is only partially shown.) 2, Planar patterns used as prey objects. 3, Images of variable spider resemblance presented to sexually mature males. 4, Results of the trials with spider images from Figure 3 (1-4).

Out of a total of 100 attempts with lure 1, 9 yielded positive results, meaning that the animals became sexually aroused at the sight of the moving pattern. The decoy was pursued as prey 35 times, while in 56 cases, no characteristic reactions were observed.

When using lure 2, the spiders danced in front of it in 47 attempts, the prey-catching instinct was triggered 30 times, and 23 experiments yielded inconclusive results.

The number of positive results with lure 3 was significantly higher, apparently because the resemblance to a spider had increased. 84 animals reacted with dancing, 9 with creeping and pouncing, and 7 behaved indifferently.

The dependence of the reactions on the degree of spider-like appearance of the lure is even more pronounced in the next series of experiments with Decoy 4, where 96 out of 100 cases can be considered positive.

II. However, the prey objects and conspecifics of the salticids have not only planar but also *three-dimensional* extension, and it is possible that certain spatial impressions are involved in the recognition of mating partners and prey animals.

First, this was examined in more detail in relation to prey capture instincts. A number of suitably sized objects made of plasticine, wood, and cotton wool were used as prey.

All objects that resembled normal prey animals in size and movement triggered prey capture reactions. Therefore, the shape plays as little a role in the case of moving physical objects as it does in the case of planar objects.

But how do the animals behave when they have been prompted to approach through movement, but then the object remains completely still? After the vibrations stopped, the spiders initially remained sitting quietly without taking their eyes off the target. If no further movement stimulus occurred, many of the test animals simply turned away, while others turned their cephalothorax back and forth after some time, as if they were scanning the environment and the object with their eyes. Only in a small number of trials could it be observed that plasticine balls, pieces of wood, or cotton wool were pursued even after the movement ceased.

30 experiments with *carved flies*, painted dark and equipped with paper wings, yielded significantly different results. Even if these objects were only moved for 1-3 seconds and then brought to a standstill, prey capture reactions occurred in 30% of the cases. This indicates that the shape is involved in triggering the instinct when other stimuli (movement) are eliminated after the start of the first phase of the capturing action.

Following that, reference is once again made to the experiments by Strassen, who used dead flies as prey objects. He moved them back and forth using a wire until the spider began to approach, at which point the movement was immediately slowed down. In all cases, the animals kept their target in sight and managed to seize the prey.

III. While the experiments described above already clearly demonstrate an influence of shape on the spiders' reactions, it has not yet been proven whether shape and size *alone*, without the involvement of other factors (such as movement), can trigger the instincts. To clarify this question, all the objects described earlier were presented to the animals in a *completely still* state.

Jumps onto motionless simple patterns (Figure 2) were never observed. Similarly, as long as they remained immobile, they were never noticed by sexually mature males. Even the images of females (Figure 3) did not evoke any sexual arousal. The behavior of the spiders towards simple physical replicas (solid objects) was scarcely different. Only carved cork flies were occasionally approached and pounced upon in the absence of movement.

Finally, experiments were conducted using dead flies as prey objects, and they *all* transpired like the first experiment described here. When the spider was placed in the box, it first took a short exploratory walk and from a distance of 12 cm noticed the completely motionless dead fly. Immediately, it began to approach and after a brief hesitation, pounced on the prey.

In the literature, occasional reports can be found stating that even "stationary" flies are pounced upon. Strassen rightly points out that live prey, even if they appear completely still, always make small movements that spiders may perceive. Therefore, such experiments would not provide conclusive evidence for visual recognition of form. It is precisely for this reason that he introduced the use of dead flies for these experiments. Homann writes that dead flies are probably "rarely" pounced upon. In contrast, out of 90 experiments I conducted, none resulted in a negative outcome. However, the approach was more cautious, sometimes hesitant, and gradually transitioned into creeping from a greater distance. Often, it took 20-30 minutes before the normal jumping distance was reached. Occasionally, additional time passed before the leap was made. It was quite common to observe the spiders occasionally sitting still and moving their cephalothorax from one side to the other while fixing their target. Such lateral turns were not only performed in place; often, circular arcs were described by moving back and forth in front of the object. These movements seemingly serve to examine the object from different angles. In many of these experiments, the posture of the front legs was also striking. The first pair of legs was sometimes extended into the air as if probing, and similar grasping movements were made upwards with the pedipalps. The purpose of these movements is still unclear.

In the experiments described above with the dead fly in the glass sphere, which unfolded exactly like those where the same prey objects were presented *directly* to the spiders, chemical stimulation was completely eliminated. Therefore, besides size, only the *shape* can be held responsible for triggering the prey-catching instinct. The results obtained so far even indicate that the shape discrimination ability of salticids must be very good.

For triggering mating instincts, shape perception seems to be even more important than in prey capture. This is already evident in the experiments with flat patterns. Instead of two-dimensional drawings, *dead jumping spiders* were now presented to sexually mature males, pinned onto a peat plate. The results of these 30 experiments are quite astonishing: As many as 22 spiders noticed the dead spider from a greater distance (up to 15 cm) and engaged in more or less intense courtship dances. Only once was the dead spider pounced upon as prey.

The species and sex of the dead animal were not recognized with certainty. Both males of *Evarcha marcgravi* and *Evarcha blancardi* danced in front of the dried *male* of the first species. Only visual impressions could have determined the behavior of the spiders, and since movement was completely eliminated, only the size and shape of the objects can be considered as triggering stimuli.

4. Experiments on the maximum jumping distance and more on the question of distance determination

Whether jumping spiders undertake jumps from greater distances during *prey capture* has not yet been described. Already in the experiments with dead flies, I observed several times how spiders jumped from distances of 5, 5.5, and 6 cm, most of which were successful. In the summer of 1933, an additional 52 experiments were conducted to determine the maximum jumping distance based on common prey animals. Figure 5 shows the experimental setup, which was also suitable for other investigations.

The spiders placed in the carriage part of the apparatus quickly ran to the edge of the precipice as soon as they noticed the moving object in front of the stage. From there, they attentively fixated on it, and usually, after a few seconds, they jumped towards it. A distance of 4-5 cm was estimated accurately by almost all spiders, but many animals (12 out of 20) also jumped precisely onto the fly over gaps of 7-9 cm. One spider reached the target from a distance of 10 cm. Jumps over larger distances fell short, probably because the muscle power of the jumping mechanism was insufficient.

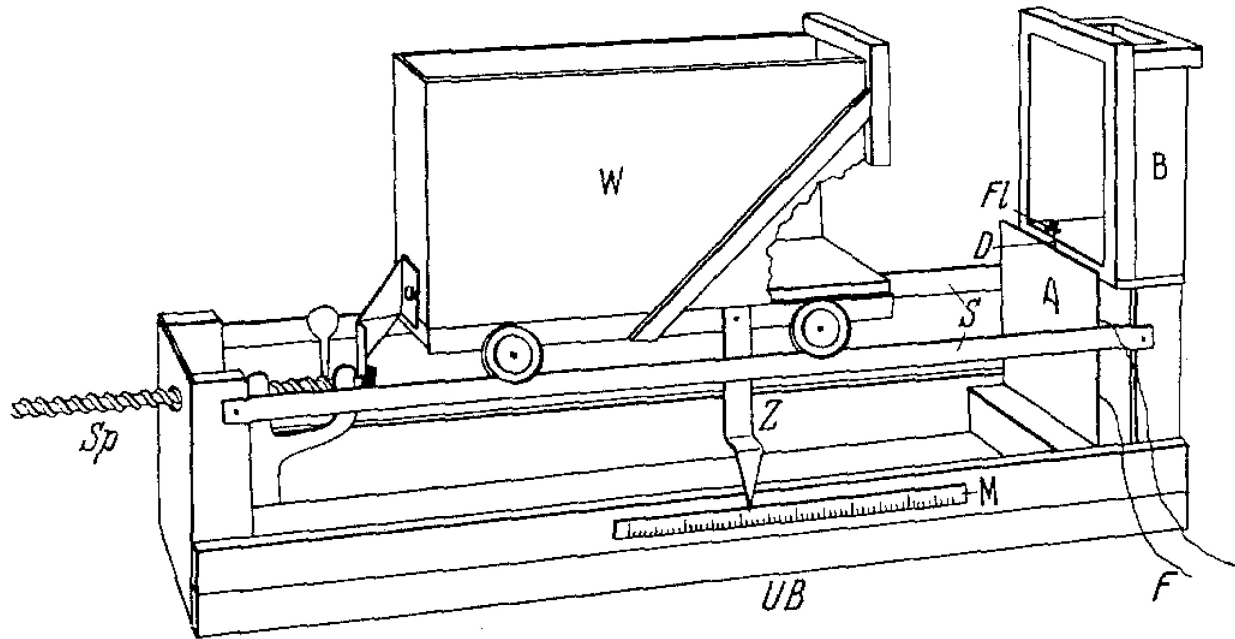


Figure 5. Apparatus for measuring the maximum jumping distance. *UB* base, *S* metal rails, *W* carriage, *Z* pointer, *B* stage, *Sp* spindle, *A* cardboard wall, *M* scale, *D* copper wire, *Fl* fly, *F* thread.

The depth perception of spiders, according to Homann, can occur both through binocular disparity and the parallax shift of images of moving objects. While the anterior lateral eyes alone fulfill the requirements for binocular vision due to their large overlapping visual fields, the principal eyes seem to be capable only of enabling distance localization through the latter method. In my opinion, they contribute more than Homann assumed, as it is initially doubtful whether binocular vision is possible with the poorly resolving anterior lateral eyes at distances of 6-10 cm. Furthermore, it should be noted that in the experiments where the spiders jumped over the precipice, the target was always moving. These observations seem to contradict the aforementioned cases where motionless dead flies were successfully jumped upon from large distances. However, it should be considered that certain self-movements of the spider, such as approaching in an arc, rotating the cephalothorax, or even minor changes in the position of the eye background achieved through muscle movements, can cause parallax shifts, which inform the spider about the distance to the target. There appears to be no clear separation between the two types of distance localization; instead, the anterior lateral eyes and principal eyes seem to work closely together in this regard, complementing each other's performance.

5. The behavior of blinded spiders.

The experiments with partially blinded spiders did not yield the expected results that would allow us to understand the precise functioning of each type of eye. However, they seem important enough to be described at this point, as they may provide some additional insights to Homann's findings.

The test subjects were carefully selected based on their physiological condition and cold-blinded using Zapon lacquer.

In the case of animals with *all eyes on one side* blinded, a peculiar posture was particularly noticeable. Homann only mentions that the spiders lift the first pair of legs on the blinded side and perform probing movements. However, in all cases, I observed that the cephalothorax was held completely askew, especially when fixating on objects, with the blinded part pointing upwards. The difference in behavior

between Homann's test animals and mine can be explained by the fact that he only covered the anterior lateral eye and principal eye of one side with wax, while all eyes on one side of my spiders were painted with lacquer. Due to the skewed body posture, the spiders always moved in curves. In these "circus movements," the raised blinded part was always on the outside of the curve.

All moving objects were approached and jumped upon in the described manner. However, stationary objects never triggered prey-catching reactions. The movements were very slow, almost hesitant. The difference between running and creeping was never as pronounced as in the normal case, so I do not find it appropriate to provide specific numerical values for that. This fact also occurs in normal animals, namely when the prey object is completely still. This may be partly due to uncertainty in distance estimation, but it is likely that the absence of certain stimulus categories, such as movement in one case and optical impressions from one side in the other, also plays a role, resulting in the instincts not being triggered with the usual decisiveness.

Even in spiders blinded on one side, distance estimation was possible at greater distances. They accurately estimated and jumped over distances of 2, 2.5, 3, 3.5, and 5 cm.

Regarding the experiments with spiders in which the principal eyes were disabled, there is little to add to Homann's results. However, I could not observe any hindrance in climbing in these cases either. Could this abnormality perhaps be based on nervous disturbances caused by the heat effect during the blinding with the heated wire? It is worth noting that *motionless* objects were ignored, and even narrow precipices were not jumped over.

When only the *anterior lateral eyes* are blinded, the behavior of the spiders is not very different from that of normal ones. Even courtship dances are still performed with great enthusiasm. Moving objects of all kinds are eagerly pursued and jumped upon, with failed jumps occurring relatively rarely. When confronted with their own mirror images, which spiders with blinded principal eyes ignored, they behaved completely normally. However, it often happened that they sat motionless in front of the mirror image for several seconds or even minutes before starting the courtship dance.

Completely motionless flies, including those mounted in the glass sphere, were detected and captured from considerable distances (up to 8 cm). This also happened very slowly and cautiously. Furthermore, some males of both spider species, with the anterior lateral eyes blinded, were placed in front of a dead male of *Evarcha marcgravi*. It was astounding to see how far away the salticid form was recognized. Dances at distances of 6, 7.5, and 9 cm were measured multiple times. In one case, the distance even reached 11.5 cm, but only weak courtship movements were made after a long period of fixation.

An approximate measure of the ability to determine the distance of moving objects can once again be inferred from the numbers for the maximum jumping distance. The mean values are around 4 cm, but jumps of 5 cm were not uncommon. In one experiment, a gap of even 6 cm was accurately cleared, although the fly was not captured.

Disabling the principal eyes has the strongest effects on visual perception. Apparently, the animals completely lack the ability to perceive shapes, and distance determination is also severely impaired. In my opinion, this indicates that the principal eyes play a greater role in this regard than Homann assumed. The anterior lateral eyes significantly contribute to enhancing the performance, as clearly evident from the results of several series of experiments. Normal animals can jump distances of 8-10 cm, whereas those with blinded anterior lateral eyes only manage about 4-5 cm, and after the blinding of the principal eyes, no distance jumps are performed.

Another remarkable observation is the ability of spiders with *unilateral* blindness to clear distances of up to a maximum of 5 cm, which leads to the assumption that the combined function of the principal eyes and anterior lateral eyes of *one* side is sufficient for distance estimation.

C. Higher abilities of jumping spiders

From the observations and experimental results described so far, it becomes evident that many manifestations of life in jumping spiders can be attributed to interactions between stimuli and responses, without the need for daring assumptions for interpretation. It was therefore highly astonishing when abilities were discovered in these spiders, which suggest higher capabilities.

During the execution of experiments to determine the maximum jumping distance, the following observation was recorded on the morning of 24 June 1933: The two parts of the experimental apparatus are 8 cm apart. A freshly killed fly is attached to the copper wire. Spider No. 222, a female of *Evarcha marcgravi*, is placed in the movable part, and after some time, the dead fly is moved using the threads. Immediately, the spider reacts by turning around and approaching the edge. Here it hesitates for a moment, running sideways along the edge, always orienting its cephalothorax towards the object, which is now at rest. The spider then looks around in all directions and jumps towards the right rail, but misses its target and climbs back up using the safety thread. Subsequently, the distance is reduced by $\frac{1}{2}$ cm. The same process is repeated. At 7 cm, the spider's agitation increases, it runs very quickly back and forth, often preparing to jump but refraining from doing so. After a brief vibration, the prey object comes to a complete stop. Suddenly, the spider turns towards the rail, jumps on it, and from there, jumps to the box A, where the fly is attached. With cautious steps, it approaches stealthily and pounces on the fly from a normal distance.

It did not seem clear to me whether the detour, where the spider had to turn away from the prey object for some time, was deliberately chosen or simply found by chance. Therefore, an additional 48 experiments were conducted. A small modification of the setup made the task easier for the spiders. A cardboard platform was placed at the same height as the box floor between the two parts of the experimental apparatus, which were 10 cm apart. The platform hung 3 cm to the side of the midpoint of the apparatus, between the stage and the movable part. At the beginning of the experiment, the landing spot was never in the spider's line of sight towards the prey. In the majority of cases, the test subjects first fixated on the moving fly, occasionally running around excitedly without losing sight of the target until they suddenly discovered the platform and used it as a detour. Sometimes the experiment was completed in a surprisingly short time, but it also took up to half an hour. Occasionally, a few direct jumps were attempted first. Only in 8 out of 49 experiments did the spiders not find the detour even after a long time.

Even though the intermediate platform was 1.5 cm below the level of the box floor, it was recognized and used as a path to the target. Furthermore, in three additional attempts, the spiders jumped onto the rail to reach the prey from that position.

The high percentage of successful attempts clearly indicates that these were not random hits. No differences in behavior were observed between older and freshly caught spiders and those that had been kept in cages for a longer period of time. Therefore, recalling similar experiences from the past is not a plausible explanation, although I do not hesitate to attribute a certain ability for learning from experience to jumping spiders.

Furthermore, the distance between the fly and the movable part was increased to 10.5 cm, and a *curved* cardboard strip was inserted in between, as shown in Figure 6 in the cross-section. Then, a horizontal scale was attached to one side of the apparatus, allowing for measurements of the various reactions' locations to be taken. It should be noted that all the numbers mentioned refer to the horizontal scale, i.e., they should be interpreted as projections from the curved surface onto the plane of the experimental box level.

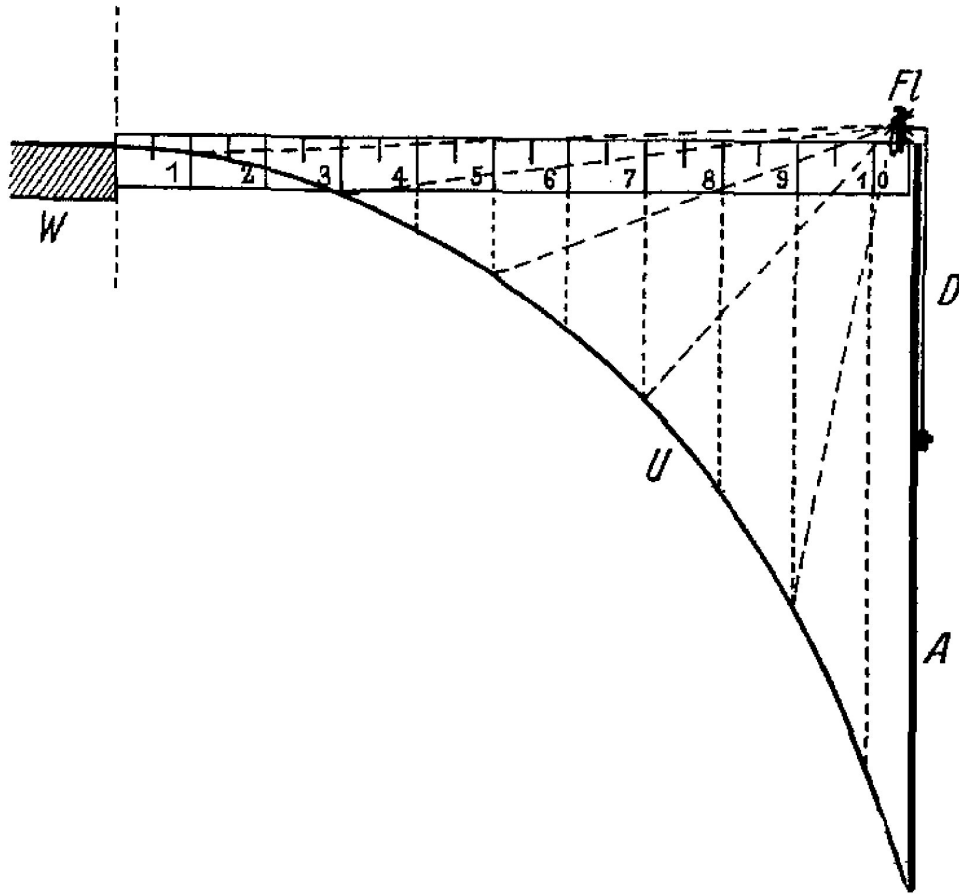


Figure 6. Side view of the test arrangement with the curved base. *W* A piece of wagon floor, *U* curved pad, *A* cardboard wall, *D* copper wire, *Fl* fly.

When the spider moves straight towards the target from position 0, the distance initially decreases. It reaches its minimum at a specific point. If the spider exceeds this point, it moves away from the object again without changing its approach direction. This setup was designed to determine whether jumping spiders are capable of reaching their target even if they have to move away from it for some time.

In 6 cases, the spiders moved straight towards the fly, even beyond the point of minimum distance. They either moved forward until their front extremities touched the wall *A* or jumped up just before to reach the prey from there. Four spiders, once again, used the apparatus rail as a detour. In a series of experiments, the horizontal scale was also used as a bridge to reach the other part of the apparatus, and solving this task did not seem to pose any particular difficulty for the spiders when they were still relatively high up, at the same level as the scale. However, if the spiders had moved further down, recognizing this detour to the target became much harder for them. To take this path, they had to turn to the side, sometimes even running backward. In fact, the test subjects made lateral turns of about 90° in 12 cases, while in another 12 cases, they completely turned away from the stimulus and ran back to the point from which the scale could be comfortably reached.

I would like to emphasize that in all these experiments, the prey fly was only moved for a very short time at the beginning.

On 28 August 1933, the following process was recorded: Spider No. 242 (male of *Evarcha blancardi*) is placed on the cardboard base of the experimental apparatus, sitting with its cephalothorax turned to the side at marker 1. As soon as the fly is moved, the spider immediately turns around and approaches until 5. With lively movements, it follows the individual phases of the prey's movement with its eyes. When the prey comes to rest, the spider turns to the side, jumps onto the rail, and quickly runs along it. From there, it jumps onto the edge of the board *Br* (Figure 7), continues climbing along the side wall *Sw* of the stage-like structure, running diagonally upward around the corner post *P*, as shown in the illustration, until it reaches the front side of the post, about 3 cm above the fly's level. The fly is immediately spotted again and, after a short hesitation, pounced upon. The next attempt proceeded almost the same with only a few minor differences. The results were confirmed by two identical experiments on the following day. From the spider's original starting point, only the stage-like part with the post *P* as a boundary could be seen, along with the rail attached below it, while the other parts of the detour only appeared in the animal's field of vision as the detour progressed.

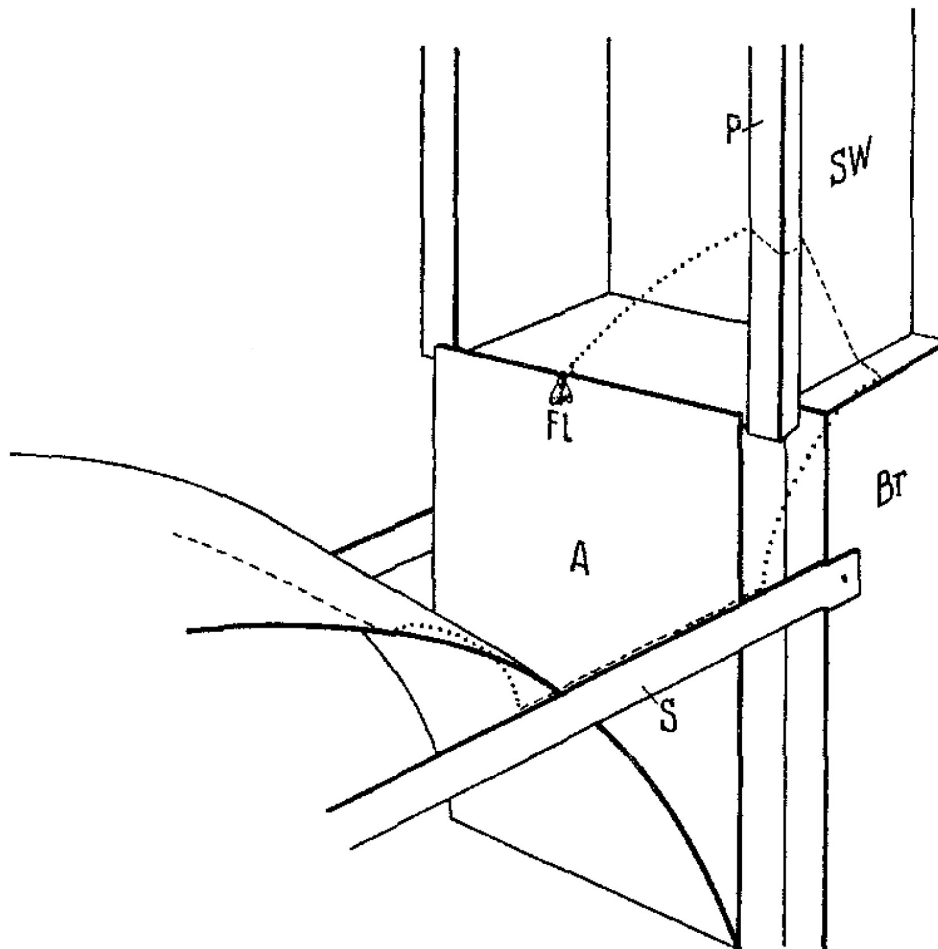


Figure 7. Detour attempt No. 955. (The path of the spider is dashed, distances covered in jumps are dotted.) *S* rail, *Br* small board of the base, *SW* side wall of the stage, *P* corner post, *FL* fly.

In addition to a certain capacity for memory, another factor comes into play in most experiments, which has not been sufficiently considered so far, namely spatial orientation or, according to Hertz, spatial

perception. Regardless of the complexity of the detour and the resulting body movements, the animals consistently found the direction towards the target, with minor deviations.

Based on the observations I have made, I am inclined to believe that kinesthetic stimuli are primarily responsible for this, although orientation based on visual cues is not excluded in these highly visual animals. Both factors are likely to interact and complement each other, with either one or the other playing a dominant role depending on the circumstances.

The observations and experimental results presented here demonstrate that jumping spiders, like birds and mammals, show remarkably well-developed abilities. In some aspects, the performance of spiders even surpasses that of birds (see Köhler 1917, p. 14, Fig. a). There is no doubt that in all the described cases, genuine abilities in the sense of Köhler have been demonstrated.

D. Ecology

The question now arises as to the relationship between the performance investigated through experimental methods and the ecological needs of the animals, as it is only through their consideration that the observed individual performances become understandable.

Jumping spiders are well-equipped for hunting prey. They have dispensed with the principle of trial and error and instead significantly increased the performance of their sensory organs. They are capable of perceiving their prey from a considerable distance, have a good ability to estimate distances, and can also perceive the shape of the prey objects, which is highly astonishing when compared to the performances of spiders from other families. However, why do all these abilities seem to be lacking in wolf spiders, crab spiders, and especially web-building spiders, while they are so highly developed in jumping spiders? An examination of the ecological conditions provides clarity on this matter.

In the wild, jumping spiders mostly sit quietly in their ambush positions and wait for their prey. It will rarely happen that a prey animal happens to position itself right in front of the spider, making it easy for the spider to strike. In most cases, the prey will settle further away from the spider, making it unreachable if the spider did not possess good visual perception abilities. Furthermore, the ability to estimate distances must be developed since the final part of the capture involves a leap, for which distance determination is essential. In past summers, I had numerous opportunities to observe these animals in their natural habitat. Insects of all kinds were buzzing around and occasionally settling on the leaves of bushes. If the spiders always had to wait until one of them happened to settle on the chosen leaf as an ambush spot, they would certainly never have been able to capture enough food. Now it is understandable why jumping spiders possess a localization ability, why they must have shape perception, and why all those higher abilities are developed that enable them to reach their goal even through indirect paths.

But how is it that jumping spiders, in particular, are so well equipped in this regard, while, for example, wolf spiders, which are also wandering spiders that catch their prey without a web, do not possess any of these special abilities? Aren't similar demands placed on them? To some extent, this is certainly true, but they can meet these demands in a completely different way due to their physical characteristics. Wolf spiders are fast and agile runners that scurry back and forth energetically on warm days, covering relatively long distances. The greater extent of their own movement greatly increases the possibility of getting close to prey, so there was no need for a better development of their visual sense. The same effect, seizing prey, is achieved in a different way by crab spiders. They sit on flowers and lie in wait for insects

that come there to seek their food. The environment itself attracts the victims, and the spiders only need to wait to strike at the right moment. Therefore, all the complicated instinctive and sensory predispositions that jumping spiders require are unnecessary and not developed in crab spiders.

Some peculiarities of the mating instinct could also be better understood by studying this under natural conditions.

With few exceptions, jumping spiders live in relatively extensive territories, and it is important that they can notice and recognize each other from great distances, which is ensured by their highly developed visual perception. Particularly, the recognition of the *jumping spider's form* is important. Once a male has spotted an object that resembles the appearance of a jumping spider from the front, it starts to perform courtship movements. This ensures that no opportunity to mate is missed, thereby guaranteeing the survival of the species. A certain excess is accepted here in view of the importance of reproduction. Pointless reactions, such as those towards spiders of other species, males, or spider-like objects that are unrelated to jumping spiders, are quickly abandoned, as the behavior of potential mates indicates whether further courtship will lead to success or not.

Summary

1. The instincts of jumping spiders are not fixed but can be modified by external influences.
2. Tactile stimuli apparently cannot trigger prey-catching and mating instincts.
3. Chemical stimuli emitted by normal prey and conspecifics have no effect on the behavior of jumping spiders from a distance. The edibility of a *approached* object can be recognized using the chemical sense.
4. Regarding the ability to distinguish shapes, the following observations were made:
 - a) Flat patterns only elicit prey-catching behaviors when they are in motion.
 - b) Reactions based on shape only occurred when males were presented with painted patterns of some degree of resemblance to spiders.
 - c) Shape discrimination only occurs with *moving physical replicas* when the movement of the objects is slowed down.
 - d) With respect to *completely stationary objects*, cork flies are only pursued in a few cases, whereas dead flies were always recognized and pursued. Males dance in front of dead jumping spiders.
5. Jumps of up to 10 cm are performed after moving flies, while stationary flies are approached from a distance of up to 6 cm.
6. Spiders with one eye blinded assume an inclined posture and approach the target on curved paths. Distances of up to 5 cm can still be estimated.

The most significant impairments occur when the principal eyes are blinded, but decreased climbing ability was not observed.

Disabling the anterior lateral eyes did not have such a significant effect. Motionless dead flies are still perceived from great distances and trigger prey-catching reactions, while dead spiders trigger mating instincts. The ability to estimate distances remains to some degree.
7. Spiders are capable of taking detours to reach their goal. This can even involve completely turning away from the stimulus source.

References

References marked with an asterisk (*) were not cited by Heil (1936)

- Alverdes 1923.** Friedrich Alverdes. Beobachtungen an Ephemeriden- und Libellenlarven. Biologisches Zentralblatt 43: 577-605.
- Baldus 1926.** Karl Baldus. JUL 1926. Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Zeitschrift für vergleichende Physiologie 3: 475-505.
- Baltzer 1923.** Fritz Baltzer. Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mittheilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern (1923): 163-187.
- Bartels 1930.** M. Bartels. Über den Freßmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen. Revue suisse de zoologie 37: 1-42.
- *Bilsing 1920.** S. W. Bilsing. MAY 1920. Quantitative studies in the food of spiders. Ohio Journal of Science 20: 215–260.
- Dahl 1885a.** Karl Friedrich Theodor Dahl. Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Erster Artikel. I. Die Sinneswahrnehmungen. Vierteljahrsschrift für Wissenschaftliche Philosophie 9: 84-103.
- Dahl 1885b.** Karl Friedrich Theodor Dahl. Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Zweiter Artikel. II. Die psychischen Vorgänge höherer Art. Vierteljahrsschrift für Wissenschaftliche Philosophie 9: 162-190.
- Dahl 1885c.** Karl Friedrich Theodor Dahl. Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Archiv für mikroskopische Anatomie 24: 1-10, pl. IA.
- Forel 1888.** August Forel. Sur les Sensations des Insectes. Recueil zoologique Suisse, Geneve 4 (2): 145-220.
- Gaffron 1934.** Mercedes Gaffron. JAN 1934. Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Aeschna-Larven, Fliegen und Fischen. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 20: 229-337.
- *Heil 1936.** Karl Hubert Heil. 1 JAN 1936. Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 23: 1-25.
- *Hill 2010.** David Edwin Hill. 28 OCT 2010. Use of location (relative direction and distance) information by jumping spiders (Araneae, Salticidae, *Phidippus*) during movement toward prey and other sighted objectives. Peckhamia 83.1: 1-103.
- Homann 1928.** Heinrich Homann. JUN 1928. Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Untersuchungsmethoden. II. Das Sehvermögen der Salticiden. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 7: 201-268.
- Homann 1931.** Heinrich Homann. MAR 1931. Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen III. Das Sehvermögen der Lycosiden. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 14: 40-67.
- Homann 1934.** Heinrich Homann. JAN 1934. Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen IV. Das Sehvermögen der Thomisiden. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 20: 420-429.
- Kafka 1922.** Gustav Kafka. Tierpsychologie. *Handbuch der vergleichenden Psychologie*, Ernst Reinhardt, München, Band I: Abteilung 1: 1-144.
- Köhler 1917.** Wolfgang Köhler. Intelligenzprüfungen an Anthropoiden I. Abhandlungen der Preussischen Akademie der Wissenschaften. Physikalisch-mathematische Klasse. Berlin. K1: 1-213.
- Meyer 1928.** Erich Meyer. MAR 1928. Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 12: 1-169.
- Minnich 1921.** Dwight Elmer Minnich. MAY 1921. An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. Journal of Experimental Zoology 33 (1): 172-203.
- Minnich 1926.** Dwight Elmer Minnich. SEP 1926. The chemical sensitivity of the tarsi of certain muscid flies. Biological Bulletin 51 (3): 166-178.
- Peckham & Peckham 1887.** George W. Peckham and Elizabeth G. Peckham. NOV 1887. Some observations on the mental powers of spiders. The Journal of Morphology 1 (2): 383–419.
- Peckham & Peckham 1895.** George W. Peckham and Elizabeth G. Peckham. 20 NOV 1894. The sense of sight in spiders with some observations on the color sense. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters 10: 231-261.
- Peters 1931.** Hans Peters. DEC 1931. Die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata* L.). Zeitschrift für vergleichende Physiologie 15: 693-748.
- Peters 1932.** Hans Peters. Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. im Netz. Zoologische Jahrbucher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere 51 (2): 239-288.
- Peters 1933.** Hans Peters. MAR 1933. Weitere Untersuchungen über die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata* Cl.) Zeitschrift für vergleichende Physiologie 19: 47-67.
- Petrunkevitch 1907.** Alexander Petrunkevitch. 1 DEC 1907. Studies in adaptation. I. The sense of sight in spiders. The Journal of Experimental Zoology 5 (2): 275-309, Pl. 1-6.
- Pritchett 1904.** Annie H. Pritchett. NOV-DEC 1904. Observations on hearing and smell in spiders. The American Naturalist 38 (455/456): 859-867.
- Rainbow 1898.** W. J. Rainbow. 10 JAN 1898. Notes and observations on the range of vision in some Araneidae. Australasian Association for the Advancement of Science, Sydney 7: 655-661
- Strassen 1907.** Otto Karl Ladislaus zur Strassen. Die neuere Tierpsychologie. Verlag von F. C. W. Vogel, Leipzig: 1-38.
- Strassen 1908.** Otto Karl Ladislaus zur Strassen. Die Spinnen und die Tierpsychologie. Zoologischer Anzeiger 33: 547-560.
- Weis 1930.** Ilse Weis. June 1930. Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals, *Pyrameis atalanta* L. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 12: 206-248.

Appendix 1. Original (German) version of Heil 1936

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt a. M.).

**BEITRÄGE ZUR PHYSIOLOGIE UND PSYCHOLOGIE DER
SPRINGSPINNEN¹.**

Von

KARL HUBERT HEIL.

Mit 7 Textabbildungen (15 Einzelbildern).

*(Eingegangen am 2. Dezember 1935.)***Inhaltsverzeichnis.**

	Seite
Einleitung	1
Material und Methodisches	2
A. Instinkte der Salticiden	2
1. Instinkte des Beutefangs	2
2. Sicherungsinstinkte	3
3. Begattungsinstinkte	3
B. Die Reaktionen der Salticiden auf Reize der Umwelt	4
1. Taktile Reize	4
2. Chemische Reize	6
3. Optische Reize	7
a) Größ. S. 8. — b) Bewegung S. 9. — c) Form S. 10.	
I. Die Reaktionen aufbewegte flachenhafte Muster	11
II. Das Verhalten gegenüber körperlichen Attrappen, die sich in Bewegung befinden	13
III. Bewegungslose Dinge als Beuteobjekte und Geschlechtspartner	14
4. Versuche über die maximale Sprungweite und Ergänzungen zur Frage der Entfernungslokalisation	15
5. Das Verhalten der geblendeten Spinnen	17
C. Höhere Leistungen der Salticiden	19
D. Ökologie	22
Zusammenfassung	24
Literaturverzeichnis	25

Einleitung.

DAHL (1884) und PECKHAM (1887), denen wir die ersten eingehenderen Studien über das Verhalten der *Springspinnen* oder *Salticiden* verdanken, standen noch unter dem Einfluß der anthropomorphistischen Denkweise. Mit aller Selbstverständlichkeit schrieben sie ihren Versuchstieren Intelligenz, Bewußtsein und Gefühle zu, ohne nur den Versuch zu machen, die beobachteten Reaktionen auf einfachere, ökonomischere Weise zu erklären. Ihre rein sinnesphysiologischen Ergebnisse sind allerdings zum Teil noch heute von Wichtigkeit.

Mit dem Aufblühen der Sinnesphysiologie lernte man die Fehler der anthropomorphistischen Darstellungsweise zu vermeiden, schoß nun aber

¹ Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Johann Wolfgang Goethe-Universität zu Frankfurt a. M.

vielfach über das Ziel hinaus, indem man behauptete, die Tiere seien weiter nichts als Reflexmaschinen. Demgegenüber zeigte ZUR STRASSEN (1908), daß das Verhalten der Springspinnen zwar aus Gründen der Denkökonomie viel einfacher zu erklären sei, als DAHL es getan hatte, andererseits aber auch nicht im Sinne einfacher Automatismen gedeutet werden könne.

Da die genannte Arbeit ZUR STRASSENS noch mancherlei Probleme offen ließ, habe ich auf seinen Rat¹ die Psychologie der Springspinnen nochmals auf breiter Basis in Angriff genommen. Hierbei dienten die sinnesphysiologischen Studien von HOMANN (1922-1934) als wertvoller Unterbau.

Material und Methodisches.

Im ganzen wurden etwa 450 Tiere verwendet, wovon 435 zu der Gattung *Evarcha* gehörten. Es waren die Arten *Evarcha blancardi* (SCOP.) und *Evarcha marcgravi* (SCOP.). Bemerkenswerte Unterschiede in ihrem Verhalten wurden nicht beobachtet. An sonnigen Lichtungen und Eisenbahndämmen findet man von April bis September die lebhaften Spinnchen, die mit dem Käschel leicht eingefangen werden können. Bestimmte Pflanzen werden anscheinend nicht als Aufenthaltsort bevorzugt. Ich sah die Spinnen sowohl auf Grashalmen, als auch auf den Blättern niedrigerer Gewächse auf ihre Beute lauern und ihre Liebesspiele aufführen. Kannibalismus ist bei den untersuchten Arten gang und gäbe, weshalb der Transport in Einzelkästen geschehen mußte. Im Laboratorium wurden die Tiere dann in besondere geräumige und lichte Käfige gesetzt. Sie gewöhnten sich sehr rasch an die neue Umgebung, da ihnen genügend Bewegungsfreiheit geboten war.

Neben der eingehenden Beobachtung der Tiere in ihrer natürlichen Umgebung und in großen Behältern mit annähernd normalen Lebensbedingungen wurden eine erhebliche Anzahl von Versuchen (1300) angestellt. Um hierbei subjektive Einflüsse nach Möglichkeit auszuschließen, wurden die Versuchsanordnungen weitgehend mechanisiert.

A. Die Instinkte der Salticiden.

1. Instinkte des Beutefangs.

Über das Verhalten der Salticiden bei der Jagd nach Beutetieren sind wir durch die Schilderungen von PECKHAM (1887, 1894), RAINBOW (1898) und HOMANN (1922) zum Teil schon recht gut unterrichtet.

Bemerkt eine hungrige *Evarcha* aus einer gewissen Entfernung ein Beutetier, etwa eine Stubenfliege, so dreht sie die Körperachse sofort in die Richtung nach dem Objekt und läuft darauf zu. Das Laufen geht in Schleichen über, um so langsamer und vorsichtiger, je näher die Spinne dem Ziel kommt. Ist sie schließlich auf Sprungdistanz heran, so bleibt sie einen Moment ruhig sitzen, um den Überfall vorzubereiten. Unter zitternden Bewegungen scheiden die Spinnwarzen ein Tröpfchen Sekret aus, mit dem sich das Tier an der Unterlage festheftet. Gleichzeitig mit dem Anheften werden die Beine in eine charakteristische

¹ Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg. Rat Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken.

Sprungstellung gebracht¹. Nach dem Sprung erfolgt, wenn es sich um eine genießbare Beute handelt, sofort das Aussaugen. Anders ungenießbaren Objekten gegenüber: sind solche besprungen worden, so werden sie alsbald wieder verlassen. In diesem Punkte scheinen aber bei den Salticiden Unterschiede zu bestehen. ZUR STRASSEN, der seine Versuche mit Tieren der Gattungen *Ergane*, *Aelurillus* und *Epiblemum* machte, gibt an, daß die Spinnen von den nicht genießbaren Beuteobjekten blitzschnell wieder zurücksprangen, während die von mir untersuchten *Evarcha*-Arten mindestens einige Augenblicke darauf sitzen blieben. Ein blitzschnelles Zurückspringen wurde nie beobachtet.

2. Sicherungsinstinkte.

Über Flucht- und Schreckbewegungen der Salticiden finden sich in der Literatur wenig Angaben, doch ist ihre Bedeutung keineswegs gering.

Die einfachste Sicherung bei nahender Gefahr ist das „Sich-Totstellen“. Dabei kauert sich die Spinne zusammen, zieht die Extremitäten eng an den Körper und verharrt als kleines Klümpchen, das sich kaum von der Umgebung unterscheidet, völlig regungslos. Eine andere Form ist der „weite Sprung“. Von ihrem Lauerplatz aus springt die Spinne bei drohender Gefahr weit hinaus in den Raum und landet dann meist im Grase oder dürren Laube, wo sie den Blicken des Verfolgers entzogen ist. Ein Sicherheitsfaden, der ja die Wucht des Sprunges hemmen würde, wird in diesem Falle nicht produziert. Auch durch rasches Weglaufen können sich die behenden Tierchen in Sicherheit bringen.

Außer diesen einfachen Reaktionen zeigen die *Evarcha*-Arten zuweilen noch ein sehr merkwürdiges und kompliziertes Verhalten, das vielleicht als Abschreckungs oder primitiver Verteidigungsinstinkt gedeutet werden kann. Es kommt nämlich vor, daß ein Tier vor einem herannahenden Feind nicht sofort die Flucht ergreift, sondern sich hoch aufrichtet, das 1. Beinpaar fast senkrecht in die Luft streckt, die Chelizeren spreizt und in dieser Haltung stehen bleibt. Kommt dann der Feind noch näher, so erfolgt schleunige Flucht.

3. Begattungsinstinkte.

Die Liebstanze der reifen Männchen beginnen damit, daß das I. Beinpaar erhoben und winkend bewegt wird. Bei starker geschlechtlicher

¹ Das kraftige und wehrhaft bestachelte I. Beinpaar, das niemals zum eigentlichen Sprung benutzt wird, wird hierbei nach vorwärts gestreckt. Das 2. Paar hat wohl, genau wie das 4., lediglich die Aufgabe, den Körper in der halb aufgerichteten Stellung im Gleichgewicht zu halten. Der eigentliche Sprung wird von dem 3. Beinpaar ausgeführt. Das Femur etwas nach oben oder gar nach hinten gerichtet, Patella, Tibia, Metatarsus und Tarsus im spitzen Winkel gegen die Unterlage gestemmt, wirken diese Extremitäten wie gespannte Federn, die auf einen Druck hin ihre größte Schnellkraft entwickeln können. Vielleicht funktioniert das 2. Beinpaar auch als Widerlager für die Sprungbeine, denn es wird immer, leicht nach vorne gerichtet, direkt vor die Tarsen der 3. Beine gestellt. Sind die Absprungsverhältnisse ungünstig, so wird erst längere Zeit probiert, bis die richtige Stellung erreicht ist.

]*

4

Karl Hubert Heil:

Erregung wird schließlich der ganze Körper des Tieres bald nach der einen, bald nach der anderen Seite gebeugt, so daß oft die ausgestreckten Beine den Boden erreichen. Das eigentliche Tanzen geschieht in der von HOMANN angegebenen Art und Weise.

Nicht immer findet sogleich ein Naherkommen statt, zumeist dann, wenn das umworbene Weibchen noch nicht genügend geschlechtlich erregt ist. Normalerweise wird das letzte Stück Wegs in gerader Richtung auf die Partnerin zurückgelegt, oft tanzen die Männchen aber auch so lange, bis sie ihr Ziel berühren. In einer Anzahl von Fällen wurde beobachtet, daß die Tanzbewegungen ganz unterblieben: es geschieht dies dann, wenn das Männchen das Weibchen erst aus nächster Nähe bemerken konnte. In einem Falle betrug z. B. die Entfernung 3 cm. Das Männchen hob das 1. Beinpaar und stürzte sogleich mit großer Schnelligkeit auf die Partnerin. Es kam aber auch vor, daß Männchen in der gleichen Situation zunächst einige Schritte zurückwichen und dann erst balzten.

Zusammengekauert und regungslos sitzt das geschlechtlich erregte Weibchen da und beobachtet den Tanz des Männchens. Nach dem Bespringen verfällt es in völlige Apathie und leistet keinen ernsthaften Widerstand. Ist es nicht zur Begattung bereit, so flieht es entweder schon bei den ersten Balzbewegungen des Partners, oder aber dann, wenn derselbe näher herangekommen ist.

In bestimmten Fällen erkennen die männlichen Spinnen offenbar an dem Verhalten der Weibchen,

daß es nicht zur Begattung kommt und stellen ihre Werbungen ein. Hochgradig geschlechtlich erregte Tiere allerdings balzen auch noch vor der fliehenden Partnerin.

B. Die Reaktionen der Salticiden auf Reize der Umwelt.

1. Taktile Reize.

HOMANN hat bereits richtig erkannt, daß auch den Springspinnen ein ausgeprägter, feiner Tastsinn zukommt. Ein gespanntes Gewebe als Übertrager von Erschütterungs- und Vibrationsreizen besitzen zwar die Salticiden normalerweise nicht, doch habe ich in engen Käfigen einige Male folgendes beobachten können: Die Spinnen hatten an der dem Lichte zugekehrten Wand durch ihre zahlreichen Sprünge nach Futtertieren so viele Sicherungsfäden gezogen, daß schließlich ein richtiges Netzwerk entstanden war. Dieses wirkte, ähnlich den Geweben anderer Spinnen, als Fangvorrichtung und meldete den Salticiden die zappelnden Opfer. Unter natürlichen Bedingungen wird aber niemals ein solches Gebilde zustande kommen.

Hin und wieder geschieht es, daß ein umherlaufendes Beutetier die ruhende Spinne *berührt*. Im selben Augenblick, also offenbar auf taktilen Reiz, dreht sich diese um. So schnell nun aber auf diese Reaktion das Ergreifen der Beute erfolgt, so vergeht doch zwischen den beiden Bewegungen eine gewisse Zeitspanne, in der die Beute auf optischem Wege erkannt worden sein könnte.

Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen.

5

Ein entsprechendes Verhalten zeigten die geschlechtsreifen Männchen bei zufälliger Berührung mit einem Weibchen. Meist sieht das Tier nach rascher Umdrehung die Partnerin einen Augenblick an, weicht dann einige Schritte zurück und beginnt mit dem Balztanz. Daneben wurden aber einige Fälle beobachtet, in denen *unmittelbar nach der Berührung* Begattungsversuche unternommen wurden. Ohne bemerkbare Pause und ohne jedes Vorbereitungsspiel hielt das Männchen das weibliche Tier fest, um es zu besteigen, und man könnte geneigt sein anzunehmen, hier sei das Erkennen des Weibchens nicht auf optischem, sondern auf taktilen Wege geschehen. Durch reine Beobachtung war diese Frage nicht zu klären, es mußte zu Versuchen gegriffen werden. Zunächst galt es, die optischen Reize auszuschalten. Die einfachste Methode, nämlich die Spinnen durch Lackieren der Augen völlig zu blenden, führte zu überhaupt keinem Ergebnis. Offenbar bewirkt die Ausschaltung eines so wichtigen und lebensnotwendigen Organsystems eine weitgehende Störung des gesamten Nervenapparates. Die Lösung des Problems wurde auf andere Weise versucht.

Das Aussehen der Versuchsobjekte — Fliegen oder Weibchen — wurde so verändert, daß sie in ihrer Gestalt nicht mehr an lebende normale Tiere erinnerten. Oder es wurden getrocknete Körperteile der genannten Objekte mit Hilfe von Plastilin an einem dünnen Draht befestigt und damit vorsichtig an die Spinne herangeschoben, bis sie diese berührten, worauf der Draht losgelassen wurde, damit nicht die Vibration desselben die Ursache einer Reaktion sein könnte. In beiden Fällen wurde die Möglichkeit eines Erkennens chemischer Reize durch starkes Austrocknen der Versuchsobjekte mittels großer Hitze (von ZUR STRASSEN zuerst angewandt) ausgeschlossen. Die Resultate dieser Versuche waren alle eindeutig. Auf den Berührungreiz hin erfolgte jedesmal ein schnelles Umdrehen, jede weitere spezifische Reaktion unterblieb. Erfolgte die Berührung etwas unsanft, so beantworteten die Tiere den Reiz mit Flucht- und Schreckbewegungen. Das Experiment zeigt uns also deutlich, daß den Tastreizen bei der Auslösung der Beutefang- und Begattungsinsteinstenke nur eine bescheidene Rolle zukommt. Aus den Versuchen läßt sich weiter schließen, daß selbst da, wo unmittelbar nach der Berührung das Weibchen bzw. die Beute gepackt wurden, der Tastreiz nicht die eigentliche Handlung, sondern nur die Umdrehreaktion hervorrief.

Bei der Auslösung der Fluchtreaktionen spielen Tastreize eine größere Rolle. Nähert man sich ohne

die nötige Vorsicht einer Stelle, wo sich Springspinnen aufhalten, so sind sie langst verschwunden, ehe man herangekommen ist. Erschütterungsreize wirken dabei als Warnsignale, die die Tiere veranlassen, nach der Gefahr zu sehen. In vielen meiner Versuche fand ich diese Annahme bestätigt.

Als Beispiel sei hier nur ein einziger erwähnt: Vor einer Spinne wurde mit Hilfe eines Drahtes eine Attrappe hin- und hergeführt. Da sich die Fördereinrichtung

6

Karl Hubert Heil:

etwas geklemmt hatte, gab es plötzlich einen Ruck, <lurch den der Kasten erschüttert und die Attrappe gleichzeitig fortgeschwungen wurde. Die Spinne fuhr aus ihrer Ruhestellung auf, sah, durch die Bewegung des Objektes aufmerksam gemacht, nach diesem hin und floh in weiten Sätzen. Die eigentliche Erschütterung bewirkte nur die Alarmierung des Tieres; erst die Bewegung der Attrappe verursachte die Fluchtreaktion. In zahlreichen anderen Versuchen wurde genau das gleiche festgestellt.

Setzt man eine Spinne auf den Tisch und erzeugt durch Kratzen oder Schlagen starke Vibrationen, so reagiert das Tier immer mit Zusammenzucken und Anziehen der Extremitäten, nie mit eigentlicher Flucht. Auf stärkere Berührungsreize hin springt eine Salticide meist in großen Sätzen davon; in einer Anzahl von Versuchen stellten sich die Tiere aber auch für einige Zeit tot. Schwächere direkte Berührungen, wie sie etwa kleine Verfolger und angreifende Artgenossen hervorbringen, werden durch Einnehmen der beschriebenen Abwehr- und Schreckstellung beantwortet. Der optische Eindruck scheint dabei keine Rolle zu spielen. Es gelang mir nämlich, mit einem Bleistift die gleiche Wirkung zu erzielen. Durch gelindes Stoßen mit der Spitze wurde eine Spinne gereizt. Sie wendet sich sogleich um, hebt das 1. Beinpaar, spreizt die Chelizeren und wedelt heftig mit den Pedipalpen. Bei erneutem Stoßen wird der „Feind“ angegriffen. Die Spinne flieht, sobald die Reize heftiger werden oder öfters hintereinander erfolgen. Zieht sich der Angreifer zurück, so kommt es nicht selten vor, daß er verfolgt wird.

Es läßt sich also aus den Versuchen und Beobachtungen schließen: Die von Artgenossen und Futtertieren ausgehenden Vibrationen sind viel zu schwach, als daß sie die entsprechenden Instinkte auf Entfernung hin auslösen könnten. Lediglich direkte Berührungen veranlassen die Umdrehreaktion und bringen dadurch die Reizquelle in den Prüfungsbereich anderer Sinnesorgane. Bei der Auslösung der Flucht-, Schreck- und Abwehrbewegungen spielen Tastreize eine etwas größere Rolle.

2. Chemische Reize.

Die von manchen Forschern [DAHL, PECKHAM, PRITCHET (1904), zum Teil auch PETERS] angewandte Methode zur Untersuchung der Chemorezeption der Spinnen, nämlich die Reizung mit ätherischen Ölen und ähnlichen Substanzen, ist aus Gründen, auf die bereits FOREL (1888) hingewiesen hatte, abzulehnen. FOREL vertritt, wie auch ZUR STRASSEN, den Standpunkt, daß zur Prüfung des Geruchs nur solche Substanzen verwandt werden dürfen, die von Beutetieren und Geschlechtspartnern ausgehen, d. h. den Sinnesorganen der Spinnen adäquat sind.

Um zu prüfen, ob die Salticiden, wie DAHL behauptet hatte, imstande sind, Fliegen und Wespen optisch zu unterscheiden, legte ZUR STRASSEN seinen Spinnen sowohl Fliegen als auch stechende Insekten, in *Glaskörbchen eingeschlossen*, vor. Beide wurden, solange sie sich bewegten, trotz Ausschaltung chemischer Reize eifrig verfolgt. Der Autor schließt daraus, daß Salticiden Fliegen und Wespen, wenn überhaupt, jedenfalls nicht auf optischem Wege, sondern höchstens an ihrem Geruche unterscheiden können. Diese Experimente wurden von mir in 45 Versuchen dahingehend erweitert, daß ich den Spinnen auch tote Fliegen in einer

abgedichteten Glaskugel eingeschlossen vorsetzte. Alle Versuche verliefen positiv. Verschiedenheiten der Reaktion, die durch den Ausfall chemischer Reize erklärt werden konnten, waren nie zu beobachten. Ebenso wurden mit Fliegenpreßsaft getränkte und in die Nähe der Tiere gebrachte Wattebäusche nie beachtet. Entsprechende Ergebnisse erhielt ich, als ich geschlechtsreifen Männchen ein in hermetisch

geschlossenen Glaskasten sitzendes Weibchen darbot, oder Wattebäusche mit Saft aus frisch getöteten Weibchen den Spinnen näherte.

Andererseits ist gewiß, daß die Spinnen beim *Berühren* eines Objektes die davon ausgehenden chemischen Reize perzipieren können. Nach ZUR STRASSEN unterscheiden die Salticiden nach dem Bespringen sehr wohl zwischen einem alten Fliegenleichen und einer frisch durch Hitze getöteten Fliege. Da nun in beiden Fällen die Objekte die gleichen Tastreize hervorrufen, sind für das verschiedene Verhalten — Aussaugen in einem, sofortiges Verlassen im anderen Falle — nach seiner Meinung ungleiche chemische Reize verantwortlich zu machen. Ich selbst stellte fest, daß mit Fliegenpreßsaft getränkte Wattebäusche sogleich als genießbar erkannt wurden, wenn eine Berührung mit der Spinne zustande kam. Über den *Sitz* der Chemorezeptoren ist noch nichts bekannt. Ebenso wie BARTELS hatte ich mit Amputationsversuchen keinen Erfolg. Folgende Beobachtungen geben vielleicht einen Hinweis, wo derartige Sinnesorgane sitzen können: Einige Tropfen Fliegenpreßsaft wurden auf den Boden einer Petrischale gebracht und mit feuchtem Fließpapier überdeckt. Nach dem Einsetzen des Versuchstieres wurde die Schale mit einer Glasplatte verschlossen und mit der Fernrohrlupe von der Seite her beobachtet. Die Spinnen begannen alsbald mit ihren Sucherkursionen und kamen dabei sowohl an Stellen, die nur mit Wasser befeuchtet waren, als auch an solche, wo eine Diffusion des Fliegensaftes stattgefunden hatte. In den meisten Fällen nahmen die Tiere den letzteren wahr und versuchten an dem Papier zu saugen. Es war deutlich zu bemerken, wie die Spinnen beim Vorwärtslaufen über den feuchten Untergrund mit Beinen und Pedipalpen das Fließpapier betasteten, bis sie in die Gegend kamen, wo die Nährstoffe durchdiffundiert waren. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß andere als chemische Reize das beschriebene Verhalten hervorgerufen haben. In diesem Zusammenhange sei an die Versuche an *Pyrameis atalanta* und Fliegen erinnert, die WEIS (1930) und MINNICH (1921, 1926) angestellt haben. Tatsächlich wurden dort Chemorezeptoren an den Tarsen entdeckt. Es ist zu hoffen, daß spätere histologische Untersuchungen hierüber Klarheit schaffen werden.

3. Optische Reize.

Wesentlich wichtiger als die eben besprochenen Reizarten sind die optischen Reize. HOMANN erwähnt bereits in seiner Arbeit über die

8

Karl Hubert Heil:

Augen der Salticiden, daß die Springspinnen eine leichte positive Phototaxis zeigten. Eine solche konnte ich ebenfalls feststellen, und zwar sowohl bei den Spinnen, die in den Käfigen lebten, als auch bei solchen, die sich frei im Zimmer bewegten. Letztere brauchte ich nach einer gewissen Zeit nur an hellen Stellen zu suchen. Dabei wurden besonders die Grenzgebiete zwischen Hell und Dunkel bevorzugt.

Bei gewissen Gelegenheiten und in bestimmten Lebenslagen kann sich auch eine ausgesprochen *negative Phototaxis* bemerkbar machen. Gelegentlich der Beschreibung der Fluchtreaktionen wurde erwähnt, daß sich die Tiere bei der Annäherung eines Feindes schleunigst auf die Unterseite eines Blattes zurückziehen. Ganz sicher spielt dabei negative Phototaxis eine wesentliche Rolle. Noch auffälliger erscheint ihre Wirkung bei ausgedehnteren Fluchtbewegungen. Wenn z. B. eine Spinne auf einem Grashalm sitzt und einen sich nähernden Gegenstand, der eine Gefahr für sie darstellen konnte, bemerkt, läuft sie an dem Stengel herab nach dem Boden. Jedesmal werden dabei die dunklen Stellen aufgesucht, bis der Feind nicht mehr zu bemerken ist.

Aber auch noch bei anderen Gelegenheiten zeigen die Springspinnen ein negativ phototaktisches Verhalten. Schreiten die begatteten Weibchen zur Eiablage, so werden wiederum dunkle, geschützte Stellen aufgesucht, an denen der Eikokon abgelegt wird. Endlich ist noch zu erwähnen, daß zuzeiten des Wasser- und Nahrungsmangels die Spinnen sich ebenfalls vorwiegend in dunkle Ecken und Verstecke zurückziehen. Gleiches gilt für altersschwache und kranke Tiere.

Auf einen Wechsel zwischen starker Helligkeit und Verdunkelung erfolgen keine besonders charakteristischen Reaktionen.

Zurn Erkennen von *Gegenständen* sind andere optische Sinneseindrücke notwendig, und zwar wirken

hierbei vor allem Größe, Bewegung und Form als Reiz.

Größe. Daß die wirkliche Größe von Objekten und die Entfernung, in der dieselben erscheinen, von Bedeutung für das Verhalten der Springspinnen sind, geht bereits aus den Untersuchungen von HOMANN hervor. Eigene Versuche und Beobachtungen sollten darüber Klarheit schaffen, welche Rolle die Größe bei der Auslösung der Instinkte spielt. Experiment und Beobachtung der natürlichen Verhältnisse müssen auch hierbei in gleichem Maße berücksichtigt werden.

Die Größe der *Beutetiere* ist im ganzen ziemlich einheitlich und schwankt nur innerhalb gewisser Grenzen, deren unterste jedoch sehr unsicher ist. So konnte ich beobachten, daß die Tiere frisch geschlüpfte Junge der eigenen Art und kleine Häufchen von Fliegen- und Spinnenkot besprangen. Versuche mit Attrappen verschiedenster Größe zeitigten dieselben Ergebnisse. Schwarz ausgefüllte Kreise von 3, 2 und 1 mm Durchmesser wurden noch regelmäßig besprungen. Einige Tiere beschlichen sogar, allerdings aus ganz geringer Entfernung, einen mit spitzem Bleistift auf weißes Papier gemalten winzigen Punkt.

Der obere Reizschwellenwert liegt bei der Größenordnung von *Calliphora*, worauf Beobachtungen bei Fütterungen schon hinwiesen. Auch dies wurde durch Experimente bestätigt, aus denen hervorging, daß Gegenstände von 8-10 mm Durchmesser noch öfters besprungen, größere

jedoch niemals mehr als Beuteobjekte betrachtet und verfolgt wurden. Das Erscheinen solcher Objekte im Blickfelde der Spinnen hat vielmehr Schreck- und Fluchtreaktionen zur Folge oder wenigstens die Bereitschaft zur schnellen Flucht.

Sehr eindeutig sind die *Geschlechtspartner* der Größe nach bestimmt. Die Variationsbreite ist hier nur gering, da ja ausschließlich geschlechtsreife, ausgewachsene Tiere in Frage kommen. So ist auch der ganze Sinnesapparat nur auf jene wenig veränderliche Größe abgestimmt, wodurch ein Erkennen der Geschlechter sehr erleichtert wird. Der Begattungsinstinkt wird nur dann ausgelöst, wenn die räumliche Ausdehnung des Geschlechtspartners oder einer als solchen fungierenden Attrappe in die natürlich bedingte Größenklasse hineinfällt. Die Darbietung zu großer oder zu kleiner Objekte wurde stets mit anderen Reaktionen beantwortet.

Bewegung. Daß Reize, die von bewegten Gegenständen ausgehen, von größter Bedeutung für das Verhalten der Springspinnen sind, wurde von anderen Autoren schon immer wieder hervorgehoben. Aus zahlreichen meiner Beobachtungen ging deutlich hervor, daß es gerade die *Art* der Bewegung ist, die bei der Auslösung der Instinkte bestimmend wirkt. Selbst beim Beutefang läßt sich der Einfluß der Bewegungsart, obwohl die Beutetiere hierin eine große Mannigfaltigkeit zeigen, einwandfrei feststellen. Es ist keineswegs gleichgültig, wie ein Objekt vor den Augen der Spinne vorbeigeführt wird. Wohl findet in allen Fällen ein aufmerksames Beobachten statt, zum Näherlaufen und Bespringen kommt es aber hauptsächlich nur dann, wenn der Gegenstand in seiner Bewegungsart etwas Fliegenähnliches zeigt, wozu meiner Meinung nach die ruckweise Art der Fortbewegung und kleine zitternde Bewegungen an Ort und Stelle gehören, wie sie Fliegen häufig ausführen. Wohl werden auch öfters Objekte besprungen, die nicht jene Eigenart der Bewegung zeigen, auf Grund von vielen Hundert Versuchen konnte aber unverkennbar eine Abhängigkeit der Beutefangreaktionen von der Bewegungsart festgestellt werden.

In viel höherem Maße sind die *Spinnen selbst* zur Zeit der Geschlechtsreife an Besonderheiten der Bewegungsart erkennbar. Gerade die Tänze der Männchen sind so charakteristisch, daß hierdurch allein ein Erkennen möglich sein dürfte. Typisch sind dabei die winkenden Bewegungen mit den Vorderextremitäten, das Hin- und Herwippen mit dem ganzen Körper und das Herankommen in bogenförmigen Bahnen. Bereits aus großen Abständen werden diese auffallenden Bewegungen bemerkt und können einen Einfluß auf das Verhalten des Partners ausüben. Oft schließt die Entfernung, in der die Reaktionen erfolgen, die Wahrscheinlichkeit der Formwahrnehmung aus. Da aber so gut wie niemals ein in dem gleichen Abstand daherlaufendes Beutetier geschlechtliche Erregung hervorrufen kann, bleibt

nur die Möglichkeit, daß in solchen

10

Karl Hubert Heil:

Fällen die Bewegungsart als auslösender Reiz gewirkt hat. Das Gebaren eines geschlechtlich erregten Weibchens wurde bereits beschrieben. Verharrt es in der charakteristischen Kauerstellung, so ist dies ein Reiz für das werbende Männchen, seine Tätigkeit fortzusetzen; flieht es aber, oder beginnt es gar anzuschleichen, so bewirkt dies wiederum ganz andere Reaktionen. Maßgebend ist also auch hier die Art der Bewegung des Geschlechtspartners. Recht verwickelt wird die Angelegenheit noch dadurch, daß auch Männchen vor Männchen tanzen und Weibchen ebenfalls beim Anblick eines anderen Zeichen von geschlechtlicher Erregung von sich geben. PECKHAM berichtet von sog. Scheinkämpfen der Männchen, die im Beisein der Weibchen erfolgen sollen, letztere sollen höchst interessiert den Verlauf der Kämpfe beobachten. Wie ich mich selbst viele Male überzeugen konnte, ist dies aber bestimmt nicht der Fall. Bemerkenswert ist es aber, daß nicht nur eine, sondern zwei ganz verschiedene Bewegungsarten für das gegenseitige Erkennen der Salticiden wichtig sind.

Auch die *Feinde* der Springspinnen zeigen in ihrer Bewegungsart gewisse Besonderheiten, die als auslösende Reize für Fluchtreaktionen wirken können. Experimentell wurde folgendes festgestellt: Große Flächen in weiter Entfernung wurden, wenn sie sich *senkrecht* zur Körperachse bewegten, meist nur fixiert und dabei die Bereitschaftstellung eingenommen. Dies war z. B. der Fall, wenn der Beobachter selbst in 1-2 m Entfernung vor den Käfigen erschien oder die Hand in geringeren Abständen (bis zu 50 cm) an den Tieren vorbeigeführt wurde. Es gelang bis jetzt noch nicht, durch Verwendung von Pappscheiben und anderen genau gemessenen Gegenständen einwandfreie Zahlenwerte für die Reaktionsentfernungen zu erhalten. Erfolgte eine *schnelle* Bewegung *auf das Tier zu*, so wurde sogleich die Flucht ergriffen. Auch wenn sich kleine Gegenstände in ähnlicher Weise den Spinnen näherten, durch das *schnelle* Herankommen also eine *plötzliche starke Vergrößerung des Flächenwertes* stattfand, wurde der Fluchtinstinkt ausgelöst, oder, wenn der Reiz weniger stark war, das Einnehmen der Abwehrstellung veranlaßt. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß beim Darreichen großer Futtertiere, wie z. B. *Calliphora*, häufig ein Umschlag von Beutefanginstinkt zu Fluchtinstinkt und umgekehrt zu bemerken war, wobei sicher auch die Art der Bewegung eine mitbestimmende Rolle spielte.

Form. Eines der Hauptziele der vorliegenden Untersuchungen war es, zu ergründen, ob auch die *Form* der Objekte die Auslösung der Instinkte wirksam beeinflusst.

Histologische und physikalische Untersuchungen von HOMANN, PETRUNKEVITCH u. a. haben ergeben, daß die Hauptaugen der Salticiden mit ihrer großen Brennweite und ihren geringen Rhabdomabstand sehr wohl für ein Bildsehen geeignet sind; ob nun aber die Form tatsächlich rezipiert wird, kann erst aus dem Verhalten der lebenden Tiere geschlossen

werden. Es liegen schon vereinzelte Beobachtungen hierüber vor (DAHL, ZUR STRASSEN, PECKHAM, RAINBOW), planmäßige Untersuchungen sind jedoch noch nicht angestellt worden. GRENACHER, SCHEURING und DEMOLL sprechen sich nicht eindeutig darüber aus, ob sie den Springspinnen ein Formsehen zuschreiben. HOMANN hat diese Frage auf Grund seiner anatomisch-physikalischen Befunde bejaht, unternahm aber keine speziellen Versuche mit lebenden Tieren.

In annähernd 950 Experimenten bot ich den Spinnen allerlei indifferente Objekte und Attrappen dar, die in *verschieden hohem Grade fliegen- bzw. spinnenähnlich* waren, um zu sehen, ob die *Form* dieser Dinge einen Einfluß auf das Verhalten der Tiere ausübt.

I. Zunächst sollen die Versuche mit *flächenhaften* Mustern beschrieben werden, die mit dem in Abb. 1 abgebildeten Apparat ausgeführt wurden. Spinnen, die längere Zeit gehungert hatten, wurde eine Anzahl ruhender gemalter Muster vorgesetzt, wie sie Abb. 2a—f zeigt. Auf ihren Erkundungsgängen kamen die Tiere häufig in die Nähe der Objekte, ohne sie weiter zu beachten. Erst wenn die Muster etwas

hin- und herbewegt wurden, wandten sich die Spinnen nach diesen hin, begannen anzuschleichen und besprangen sie. Eine Abhängigkeit der Reaktionen von dem Grad der Ähnlichkeit des Musters mit Beutetieren konnte bei *bewegten* Zeichnungen nicht festgestellt werden.

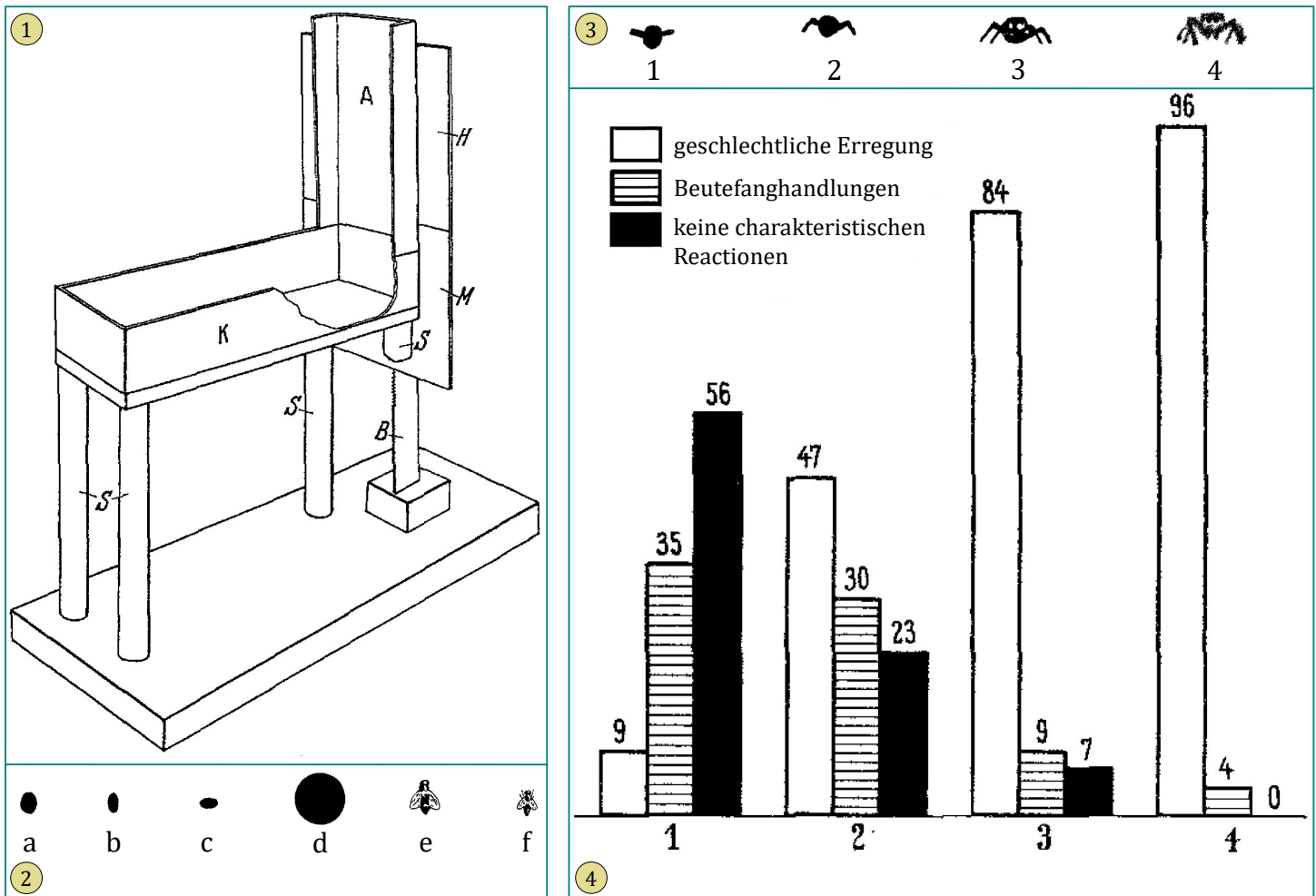


Abb. 1-4 [originally on pp. 11, 12, 12, 13 respectively]. **Abb. 1.** Versuchsanordnung zur Darbietung flächenhafter Muster. An dem auf Holzsäulen *S* stehenden Versuchskasten *K* ist eine Schmalwand entfernt und an ihrer Stelle eine bewegliche Wand *H* an dem Stahlband *B* angebracht. Die Blätter mit den gemalten Mustern werden bei *M* befestigt. *A* Abschirmvorrichtung. (Zur besseren Übersicht ist ein Stück einer Seitenwand herausgeschnitten und eine Säule nur zum Teil dargestellt.). **Abb. 2a—f.** Flächenhafte Muster, die als Beuteobjekte verwandt wurden. Natürliche Größe. **Abb. 3.** Die den geschlechtsreifen Männchen vorgesetzten Bilder von "echselnder Spinnenähnlichkeit". Natürliche Größe. **Abb. 4.** Ergebnisse der Versuche mit den Spinnenbildern von Abb. 3. 1-4.

Wurde die Bewegung (ZUR STRASSEN 1908) kurz nach dem Beginn des Heranlaufens abgebremst, so blieben die Spinnen entweder sogleich still sitzen, oder sie liefen nur noch einige Schritte, um dann in regungsloser Haltung das wahrgenommene Objekt zu fixieren. Später wandten sie sich dann regelmäßig ab. *Bilder von Fliegen* (Abb. 2e und f) wurden nicht länger beachtet als solche von anderen Dingen. Auch reichlich gefütterten geschlechtsreifen Männchen, die in Kontrollversuchen vor

jedem Weibchen tanzten, wurden solche einfachen Zeichnungen (Abb. 2a bis d) vorgesetzt. Bei Bewegungen derselben erfolgte sofort ein Hinwenden nach der Reizquelle und in 14 von 45 Versuchen wurden Beutefangreaktionen unternommen; irgendwelche Anzeichen geschlechtlicher Erregung waren

nicht zu bemerken. Ein einziges Männchen tanzte vor einer *gemalten Fliege* (Abb. 2e), die sich in Bewegung befand.

Sodann wurden noch andere flächenhafte Bilder angefertigt und den Tieren vorgesetzt, die auf Abb. 3 abgebildet sind, und die in vereinfachter Form den Anblick eines *Weibchens* darstellen sollen. Das Muster 1 hat mit einer normalen Spinne die geringste Ähnlichkeit. Die beiden seitwärts herausstehenden Striche deuten ganz grob die Stellung der Extremitäten an. Es unterscheidet sich dadurch wesentlich von den glatten Kreis- und Fleckmustern. Die Ähnlichkeit mit einer Spinne ist bei Muster 2 noch etwas größer und steigert sich noch bei Muster 3 und 4. Wenn diese Attrappen sich in Bewegung befanden, wandten ihnen die Spinnen sofort ihre Aufmerksamkeit zu, und es erfolgte entweder ein Tanz, Sprung oder keine spezifisch Reaktion, wie es in den Kurven auf Abb. 4 zahlenmäßig wiedergegeben ist. Durch die große Zahl der Versuche (von jeder Reihe 100) und die besonders ausprobierte Methodik sind Fehler soweit wie möglich ausgeschaltet, so daß die Zahlen als einigermaßen sicher angenommen werden können.

Von den insgesamt 100 Versuchen mit der Attrappe 1 fielen 9 positiv aus, d. h. die Tiere gerieten beim Anblick des bewegten Musters in geschlechtliche Erregung. 35 mal wurde die Attrappe als Beute verfolgt, in weiteren 56 Fällen wurden keine charakteristischen Reaktionen ausgeführt.

Bei der Verwendung des Musters 2 tanzten die Tiere in 47 Versuchen vor der Attrappe, der Beutefanginstinkt wurde 30 mal ausgelöst, während 23 Experimente ohne sichere Resultate verliefen.

Die Zahl der positiv ausgefallenen Versuche mit dem Muster 3 ist weiterhin wesentlich erhöht, offenbar weil die Spinnenähnlichkeit größer geworden ist. 84 Tiere reagierten mit Tanzen, 9 mit Anschleichen und Bespringen und 7 verhielten sich indifferent.

Noch starker kommt die Abhängigkeit der Reaktionen von dem Grad der Spinnenähnlichkeit der Attrappe bei der nächsten Versuchsreihe mit dem Muster 4 zum Ausdruck, in der 96 von 100 Fällen als positiv zu bezeichnen sind.

II. Nun haben aber die Beuteobjekte und Artgenossen der Salticiden nicht nur flächenhafte, sondern auch *körperliche* Ausdehnung, und es ist nicht ausgeschlossen, daß zum Erkennen der Geschlechtspartner und Futtertiere auch gewisse räumliche Eindrücke gehören.

Zunächst soll dies in bezug auf die Beutefanginstinkte näher geprüft werden. Als Beutetiere fungierten eine Anzahl geeignet großer Gegenstände aus Plastilin, Holz und Wattbausche.

Beutefangreaktionen lösten alle Objekte aus, die in Größe und Bewegungsart den normalen Futtertieren gleichen. Bei *bewegten* körperlichen Gegenständen spielt also die Form ebensowenig eine Rolle wie bei flächenhaften.

Wie verhalten sich aber nun die Tiere, wenn sie durch eine Bewegung zum Heranlaufen veranlaßt worden waren, dann aber das Objekt in völliger Ruhe verblieb? Nach dem Aufhören der Vibrationen blieben die Spinnen zunächst ruhig sitzen, ohne ihr Ziel aus den Augen zu lassen. Erfolgte dann kein weiterer Bewegungsreiz, so wandten sich viele der Versuchstiere einfach ab, andere drehten nach einiger Zeit den Cephalothorax hin und her, als ob sie die Umgebung und das Objekt mit den Augen abtasten wollten. Nur in einer geringen Anzahl von Versuchen konnte beobachtet werden, daß Plastilinkügelchen, Holzstückchen oder Wättebausche auch nach dem Aufhören der Bewegung weiter verfolgt wurden.

30 Versuche mit *geschnitzten Fliegen*, die dunkel angemalt und mit Papierflügeln versehen waren, zeitigten wesentlich andere Ergebnisse. Wurden diese Objekte auch nur 1—3 Sek. bewegt und dann stillgestellt, so erfolgte trotzdem in 30% der Fälle die Beutefangreaktion; hieraus ist zu erkennen, daß die Form bei der Auslösung des Instinktes beteiligt ist, wenn andere Reize (Bewegung) nach Beginn der 1. Phase der Fanghandlung ausgeschaltet werden.

Im Anschluß daran sei nochmals auf die Versuche von ZUR STRASSEN hingewiesen, der als Beuteobjekte tote Fliegen verwandte. Er bewegte sie mit Hilfe eines Drahtes so lange hin und her, bis die Spinne mit dem Anschleichen begann, worauf die Bewegung sofort abgebremst

wurde. In allen Fällen behielten die Tiere ihr Ziel im Auge, und es gelang ihnen, die Beute zu ergreifen.

III. Zeigen die oben geschilderten Versuche schon deutlich einen Einfluß der Form auf die Reaktionen der Spinnen, so war damit aber noch nicht bewiesen, ob Form und Größe *allein*, ohne Mitwirkung anderer Faktoren (Bewegung) die Instinkte auszulösen vermögen. Um diese Frage zu klären, wurden den Tieren alle schon beschriebenen Objekte in *völliger Ruhe* dargeboten.

Sprünge auf bewegungslose einfache Muster (Abb. 2) wurden nie beobachtet. Desgleichen wurden sie, solange sie unbewegt waren, von geschlechtsreifen Männchen niemals beachtet. Selbst die Bilder von Weibchen (Abb. 3) riefen keine geschlechtliche Erregung hervor.

Kaum anders war das Verhalten der Spinnen einfachen körperlichen Attrappen gegenüber. Lediglich geschnitzte Korkfliegen wurden in vereinzelt Fällen auch bei völligem Fehlen der Bewegung beschlichen und besprungen.

Endlich wurden noch Versuche mit toten Fliegen als Beuteobjekte ausgeführt; sie verliefen *alle* wie das hier geschilderte erste Experiment: Als die Spinne in den Kasten gesetzt worden war, machte sie zuerst einen kleinen Erkundungsgang und bemerkte dabei aus 12 cm Entfernung die völlig bewegungslose tote Fliege. Sofort begann sie heranzulaufen und besprang nach kurzem Zögern die Beute.

In der Literatur finden sich gelegentlich Angaben, wonach auch „ruhig dasitzende“ Fliegen besprungen werden. ZUR STRASSEN macht aber schon mit Recht darauf aufmerksam, daß lebende Beutetiere, auch wenn sie sich anscheinend ganz ruhig verhalten, doch immer kleine Bewegungen ausführen, die unter Umständen von den Spinnen wahrgenommen werden können, derartige Versuche also keinen sicheren Beweis für ein Formsehen darstellen würden. Eben deshalb führte er für diese Experimente die Verwendung toter Fliegen ein. HOMANN schreibt, daß tote Fliegen vermutlich „nur selten“ angesprungen würden. Demgegenüber ist festzustellen, daß von 90 von mir angestellten Versuchen keiner negativ ausfiel. Das Heranlaufen geschah allerdings vorsichtiger, manchmal zögernd, und ging schon auf größere Entfernung in Schleichen über. Oft dauerte es 20—30 Min., ehe die normale Sprungdistanz erreicht war. Dann konnte gelegentlich nochmals längere Zeit vergehen, bis der Sprung unternommen wurde. Sehr häufig war wiederum zu beobachten, wie die Spinnen ab und zu sitzen blieben und beim Fixieren ihres Zieles den Cephalothorax bald nach der einen, bald nach der anderen Seite bewegten. Solche seitlichen Wendungen wurden nicht nur an Ort und Stelle unternommen, vielmehr wurden oft durch Hinund Herlaufen vor dem Objekt Kreisbögen beschrieben. Offenbar dienen diese Bewegungen dazu, den Gegenstand von verschiedenen Seiten auf seine Eigenart zu prüfen. Sehr auffallend war in vielen dieser Versuche

auch die Haltung der Vorderextremitäten. Das erste Beinpaar wurde manchmal wie tastend in die Luft gestreckt, und mit den Pedipalpen wurden ähnliche Greifbewegungen nach oben gemacht. Über den Zweck dieser Bewegungen besteht noch keine Klarheit.

In den oben beschriebenen Versuchen mit der toten Fliege in der Glaskugel, die genau so verliefen wie jene, in denen den Spinnen die gleichen Beuteobjekte *direkt* dargeboten wurden, war eine chemische Reizung gänzlich ausgeschaltet. Es kann daher für die Auslösung des Beutefanginstinktes außer der Größe nur die *Form* verantwortlich gemacht werden. Aus den bisher erhaltenen Resultaten geht sogar hervor, daß das Formunterscheidungsvermögen der Salticiden sehr gut sein muß.

Für die Auslösung der Begattunginstinkte ist offenbar die Formwahrnehmung von noch größerer Bedeutung als beim Beutefang. Dies zeigen bereits die Versuche mit flächenhaften Mustern. Statt der zweidimensionalen Zeichnungen wurden nun geschlechtsreifen Männchen *tote Springspinnen* vorgesetzt, die auf einer Torfplatte festgesteckt waren. Die Ergebnisse dieser 30 Versuche sind ganz erstaunlich:

Nicht weniger als 22 Tiere bemerkten die tote Spinne schon aus größerer Entfernung (bis 15 cm) und tanzten mehr oder minder intensiv. Nur ein einziges Mal wurde die tote Spinne als Beute besprungen.

Die Art und das Geschlecht des toten Tieres wurden mit Sicherheit nicht erkannt. Sowohl Männchen von *Evarcha marcgravi* als auch solche von *Evarcha blancardi* tanzten vor dem getrockneten Männchen der ersten Art. Es können nur optische Eindrücke das Verhalten der Tiere bestimmt haben, und da Bewegung völlig ausgeschaltet war, so kommen als auslösende Reize nur Größe und Form der Objekte in Betracht.

4. Versuche über die maximale Sprungweite und Ergänzungen zur Frage der Entfernungslokalisation.

Ob die Springspinnen *beim Beutefang* den Sprung auch aus größeren Abständen wie gewöhnlich unternehmen, ist bisher noch nicht beschrieben worden. Bereits bei den Versuchen mit toten Fliegen konnte ich mehrfach beobachten, wie Spinnen aus 5, 5,5 und 6 cm Entfernung Sprünge unternahmen, die auch größtenteils glückten. Im Sommer 1933 wurden dann noch weitere 52 Experimente unternommen, um die maximale Sprungweite nach gewöhnlichen Beutetieren festzustellen. In Abb. 5 ist die Versuchsanordnung, die auch für andere Untersuchungen sehr geeignet war, abgebildet.

Die Spinnen, die in den Wagenteil des Apparates gebracht wurden, liefen schnell bis zum Rande des Abgerundes heran, sobald sie das bewegte Objekt vor der Bühne bemerkten. Von dort aus wurde dieses aufmerksam fixiert und meist schon nach wenigen Sekunden der Sprung

16

Karl Hubert Heil:

nach ihm unternommen. 4—5 cm Abstand wurde von fast allen Spinnen sicher geschätzt, aber auch über Abgrunde von 7—9 cm sprangen sehr viele Tiere (12 von 20) genau auf die Fliege. Eine Spinne traf das Ziel aus 10 cm Entfernung. Sprünge über größere Abstände fielen zu kurz aus, wahrscheinlich nur deshalb, weil die Kraft der Sprungmuskulatur nicht ausreichte.

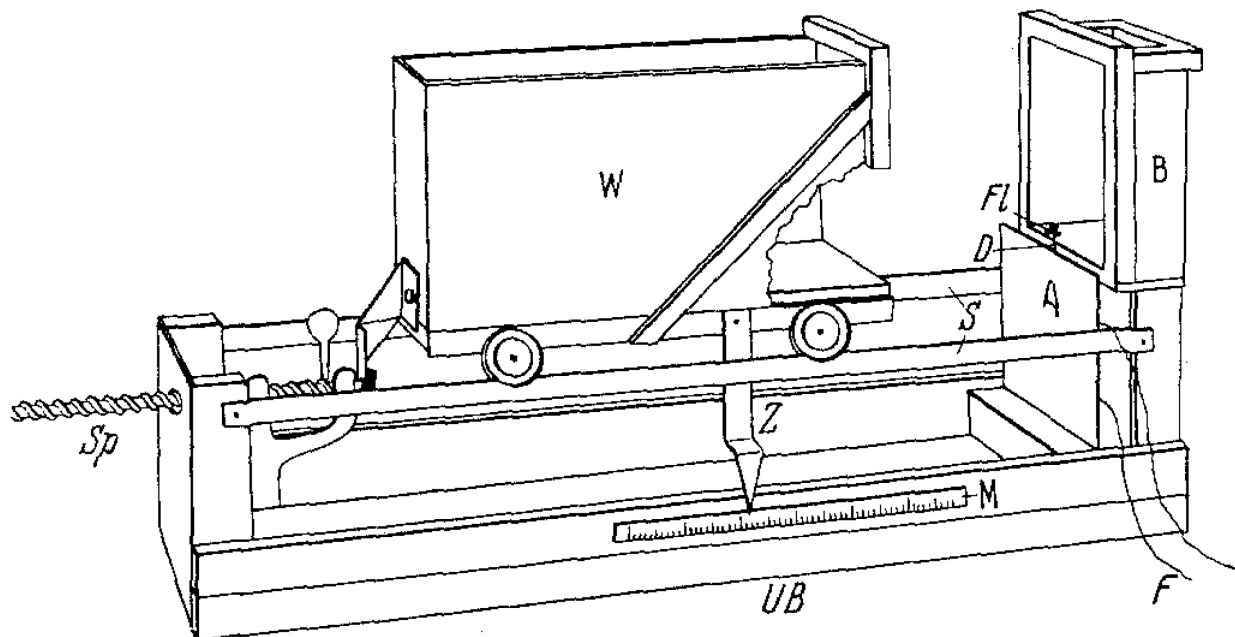


Abb. 5. Apparat zur Messung der maximalen Sprungweite. UB Unterbau, S Blechschiene, W Wagen, Z Zeiger, B Bühne, Sp Spindel, A Pappwand, M Maßstab, D Kupferdraht, Fl Fliege, F Garnfäden.

Die Tiefenperzeption der Spinnen kann nach HOMANN sowohl durch Querdisparation, als auch auf

Grund der parallaktischen Verschiebung der Bilder bewegter Objekte erfolgen. Während die Vorderseitenaugen durch ihr großes gemeinsames Gesichtsfeld allein die Voraussetzungen für ein binokulares Sehen erfüllen, scheinen die Hauptaugen nur befähigt zu sein, auf die letztgenannte Art und Weise eine Entfernungslokalisation zu ermöglichen. Hierin leisten sie meiner Meinung nach mehr, als HOMANN angenommen hat; denn, ob bei 6—10 cm Abstand schon ein binokulares Sehen mit den schlecht auflösenden Vorderseitenaugen möglich ist, erscheint von vornherein fraglich. Zudem ist zu bemerken, daß in den Versuchen, in denen die Tiere über den Abgrund sprangen, das Ziel stets bewegt wurde. Scheinbar im Gegensatz dazu stehen diejenigen Beobachtungen, die eingangs dieses Abschnittes erwähnt wurden. Es waren ja *bewegungslose* tote Fliegen, die in diesen Fällen aus großen Entfernungen besprungen wurden. Nun ist aber zu bedenken, daß durch gewisse Eigenbewegungen der Spinne, bogenförmiges Herankommen, Drehen des Cephalothorax oder auch nur kleine Lageveränderungen des Augenhintergrundes mit Hilfe der Muskeln parallaktische Verschiebungen auftreten, durch die das Tier über die Entfernung zum Ziel unterrichtet wird. Eine deutliche Trennung der beiden Arten der Entfernungslokalisation ist aber offenbar nicht vorhanden, vielmehr werden Vorderseitenaugen und Hauptaugen auch in dieser Hinsicht eng zusammenarbeiten und ihre Leistungen sich weitgehend ergänzen.

Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen.

17

5. Das Verhalten der geblendeten Spinnen.

Die Versuche mit teilweise geblendeten Spinnen ergaben zwar nicht die erhofften Resultate, aus denen die genaue Funktionsweise der einzelnen Augentypen erkannt werden könnte, sie scheinen mir jedoch wichtig genug, an dieser Stelle geschildert zu werden, da sie uns einige Ergänzungen zu HOMANNs Befunden zu geben vermögen.

Die Versuchsobjekte wurden nach ihrem physiologischen Zustand sorgfältig ausgewählt und mittels Zaponlack *kalt* geblendet.

Bei den Tieren, denen *alle Augen der einen Seite* geblendet waren, fiel vor allem die merkwürdige Haltung auf. HOMANN schreibt nur darüber, daß die Spinnen das erste Beinpaar der geblendeten Seite hochheben und damit tastende Bewegungen ausführen. Daneben beobachtete ich aber in allen Fällen, daß der Cephalothorax ganz schief gehalten wird, besonders beim Fixieren von Objekten, wobei der geblendete Teil nach oben zeigt. Den Unterschied im Verhalten von HOMANNs Versuchstieren und den meinigen erkläre ich mir daraus, daß er nur jeweils das Vorderseitenauge und Hauptauge einer Seite mit Wachs überdeckt hat, während meinen Spinnen *alle Augen der einen Seite* lackiert worden waren. Durch die schiefe Körperhaltung bedingt, liefen die Spinnen immer in Kurven heran. Bei diesen „Manegebewegungen“ befand sich der erhobene geblendete Teil stets an der Außenseite der Kurve.

Alle bewegten Objekte wurden in der geschilderten Art und Weise beschlichen und besprungen. Ruhende Gegenstände bildeten dagegen niemals einen Reiz zu Beutefangreaktionen. Die Bewegungen wurden sehr langsam, fast zögernd ausgeführt. Der Unterschied zwischen Anlaufen und Schleichen war niemals so ausgeprägt wie im Normalfalle, so daß ich es nicht für angebracht halte, dafür bestimmte Zahlenwerte anzugeben. Diese Tatsache tritt ja auch bei normalen Tieren auf, dann nämlich, wenn sich das Beuteobjekt in völliger Ruhe befindet. Es mag dies zum Teil auf eine Unsicherheit in der Entfernungsschätzung zurückzuführen sein, wahrscheinlich spielt aber auch das Fehlen bestimmter Reizkategorien, dort der Bewegung, hier der optischen Eindrücke der einen Seite, eine Rolle, wodurch die einzelnen Instinkte nicht mit der gewöhnlichen Entschiedenheit ausgelöst werden.

Einseitig geblendeten Spinnen ist auch noch auf größere Entfernungen hin eine Entfernungsschätzung möglich. Es wurden noch Abstände von 2, 2,5, 3, 3,5 und 5 cm genau geschätzt und übersprungen.

Bezüglich der Versuche mit Spinnen, denen die *Hauptaugen* ausgeschaltet waren, ist den Ergebnissen HOMANNs nur wenig hinzuzufügen. Eine Behinderung beim Klettern konnte ich allerdings auch hier nicht feststellen. Sollte diese Anormalität vielleicht doch auf nervösen Störungen beruhen, die infolge der Wärmewirkung während der Blendung mit dem geheizten Draht entstanden sein könnten? Ergänzend ist noch

z. f. vergl. Physiologie. Bd. 23.

2a

18

Karl Hubert Heil:

zu bemerken, daß *bewegungslose* Gegenstände nicht beachtet und selbst schmale Abgründe nicht übersprungen wurden.

Sind nun die *Vorderseitenaugen* geblendet, so ist das Verhalten der Tiere gegenüber dem der normalen nicht sehr abweichend. Sogar die Balztänze werden noch mit sehr großer Lebhaftigkeit ausgeführt. Bewegte Objekte aller Art werden eifrig verfolgt und besprungen, wobei sich Fehlsprünge relativ selten ereignen. Ihren Spiegelbildern gegenüber, die von Spinnen mit geblendeten Hauptaugen nicht beachtet wurden, verhielten sie sich ganz normal, nur kam es öfters vor, daß sie erst einige Sekunden, manchmal sogar Minuten, regungslos davorsaßen, ehe der Balztanz begann.

Völlig bewegungslose Fliegen, auch solche, die in der Glaskugel montiert waren, wurden aus beträchtlichen Entfernungen (bis 8 cm) bemerkt und erjagt. Dies geschah ebenfalls wieder sehr langsam und vorsichtig. Schließlich wurden einige an den Vorderseitenaugen geblendete Männchen beider Spinnenarten vor ein totes Männchen von *Evarcha marcgravi* gesetzt. Es war verblüffend, auf welche große Entfernungen hin die Salticidenform schon erkannt wurde. Tänze in 6, 7,5 und 9 cm Abstand wurden dabei mehrfach gemessen. In einem Falle betrug die Entfernung sogar 11,5 cm, doch wurden erst nach langem Fixieren schwache Balzbewegungen unternommen.

Ein ungefähres Maß für die Fähigkeit der Entfernungslokalisierung bewegter Objekte kann ich auch hier wieder in den Zahlen für die maximale Sprungweite geben. Die Mittelwerte bewegen sich etwa um 4 cm, aber auch Sprünge von 5 cm Weite waren nicht selten. In einem Versuch wurden sogar noch 6 cm Abgrund genau übersprungen, allerdings wurde dabei die Fliege nicht getroffen.

Das Ausschalten der Hauptaugen hat also die stärksten Wirkungen bezüglich der optischen Wahrnehmungsfähigkeit zur Folge. Offenbar fehlt den Tieren dann völlig die Möglichkeit der Formrezeption, gleichzeitig ist auch die Entfernungslokalisierung aufs weitgehendste gestört. Meiner Auffassung nach spricht dies dafür, daß den Hauptaugen in dieser Beziehung doch eine größere Rolle zukommt, als es HOMANN angenommen hat. Die Vorderseitenaugen tragen viel zu einer Steigerung der Leistungsfähigkeit bei, was einwandfrei aus den Resultaten einiger Versuchsreihen hervorgeht. Normale Tiere überspringen noch 8—10 cm, solche mit geblendeten Vorderseitenaugen aber nur etwa 4—5 cm, während nach der Blendung der Hauptaugen keine Distanzsprünge mehr ausgeführt werden.

Recht auffallend ist noch die Fähigkeit *einseitig* geblendeter Spinnen, Abstände bis zu maximal 5 cm zu überspringen, was zu der Annahme führen muß, daß das Zusammenwirken des Hauptauges und Vorderseitenauges einer Seite genügt, um eine Entfernungsschätzung zu ermöglichen.

Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen.

19

C. Höhere Leistungen der Salticiden.

Aus den bisher geschilderten Beobachtungen und Versuchsergebnissen geht hervor, daß sich sehr viele Lebenserscheinungen der Springspinnen auf Wechselwirkungen von Reizen und Reaktionen zurückführen lassen, zu deren Deutung keine gewagten Annahmen gemacht zu werden brauchen. Höchst erstaunlich war es daher, als bei den doch immerhin recht tiefstehenden Springspinnen Fähigkeiten entdeckt wurden, die auf höhere Begabungen schließen lassen.

Während der Durchführung der Versuche über die Feststellung der größten Sprungweite wurde am 24. 6. 1933 vormittags folgende Beobachtung registriert: Die beiden Teile des Versuchsapparates sind 8 cm voneinander entfernt. Auf dem Kupferdraht ist eine frisch getötete Fliege festgesteckt. Die Spinne Nr. 222, ein Weibchen von *Evarcha marcgravi*, wird in den fahrbaren Teil gesetzt und nach einiger Zeit die tote Fliege mit Hilfe der Garnfäden bewegt. Sofort reagiert das Tier mit Umdrehen und Anlaufen bis zum Abgrund. Hier stutzt es einen Augenblick, läuft seitwärts an der Kante entlang, den Cephalothorax immer nach dem Objekt gerichtet, das nunmehr in Ruhe ist. Die Spinne sieht sich dann nach allen Seiten um und springt nach der rechten Schiene, wobei sie aber ihr Ziel verfehlt und an dem Sicherheitsfaden wieder hochklettert. Daraufhin wird der Abstand um $\frac{1}{2}$ cm verringert. Es erfolgt der gleiche Vorgang. Bei 7 cm wird die Erregung der Spinne immer größer, sie läuft sehr schnell hin und her, setzt öfters zum Sprung an, ohne ihn aber zu unternehmen. Das Beuteobjekt wird nach einer kurzen Vibration wieder vollkommen abgebremst. Plötzlich wendet sich die Spinne nach der Schiene zu, springt darauf und von da nach dem Karton A, über dem die Fliege befestigt ist. Mit vorsichtigen Schritten schleicht sie näher und bespringt die Fliege aus normaler Distanz.

Es schien mir nicht eindeutig klar, ob der Umweg, bei dem die Spinne sich einige Zeit ganz von dem Beuteobjekt abwenden mußte, absichtlich gewählt oder nur zufällig gefunden wurde, weswegen dann noch weitere 48 Experimente angestellt wurden. Eine kleine Abänderung der Anordnung erleichterte den Spinnen die Aufgabe. Zwischen den beiden 10 cm voneinander entfernten Teilen des Versuchsapparates wurde in gleicher Höhe des Kastenbodens eine Plattform aus Pappe so angebracht, daß sie zwischen dem Bühnen- und Wagenteil 3 cm seitlich der Mittellinie des Versuchsapparates hing. Der Zwischenlandeplatz lag bei Beginn des Versuches nie in der Blickrichtung Spinne — Beute. In der Mehrzahl der Fälle fixierten die Versuchstiere erst eine Weile die sich bewegende Fliege, liefen auch bisweilen aufgeregt hin und her, ohne das Ziel aus den Augen zu lassen, bis sie ganz plötzlich die Plattform entdeckten und sie als Umweg benutzten. Bisweilen verlief der Versuch in erstaunlich kurzer Zeit, es kam aber auch vor, daß er sich über eine halbe Stunde hinzog. Gelegentlich wurden auch zuerst einige direkte Sprünge probiert.

2*

20

Karl Hubert Heil:

Nur in 8 von 49 Experimenten fanden die Spinnen selbst nach langer Zeit den Umweg nicht.

Auch wenn die zwischengeschaltete Plattform 1,5 cm unter dem Niveau des Kastenbodens war, wurde sie als Weg zum Ziel erkannt und benutzt. Außerdem sprangen in drei weiteren Versuchen die Tiere nach der Schiene, um von dort aus die Beute zu erlangen.

Der hohe Prozentsatz der positiv verlaufenen Versuche zeigt klar und eindeutig, daß es sich nicht um Zufallstreffer handelt. Unterschiede im Verhalten von älteren und jüngeren, frisch gefangenen Tieren und solchen, die längere Zeit in den Käfigen gehalten worden waren, waren nicht festzustellen. Erinnerung an bereits erlebte ähnliche Situationen kommt daher zur Erklärung nicht in Betracht, obwohl ich durchaus nicht anstehe, den Salticiden eine gewisse Befähigung zum Lernen aus Erfahrung zuzuerkennen.

Weiterhin wurde der Abstand Fliege—Wagen auf 10,5 cm vergrößert und dazwischen ein *gekrümmter* Pappstreifen eingeschoben, wie es Abb. 6 im Aufriß wiedergibt. Sodann wurde noch ein waagerechter Maßstab an der einen Seite des Apparates angebracht, mit dem die verschiedenen Messungen über den Ort, wo die einzelnen Reaktionen sich ereigneten, vorgenommen werden konnten. Zum Verständnis der folgenden Angaben sei noch bemerkt, daß alle angeführten Zahlen sich auf den waagerechten Maßstab beziehen, d. h. als Projektionen von der gekrümmten Unterlage auf die Ebene des Versuchskastenniveaus aufzufassen sind.

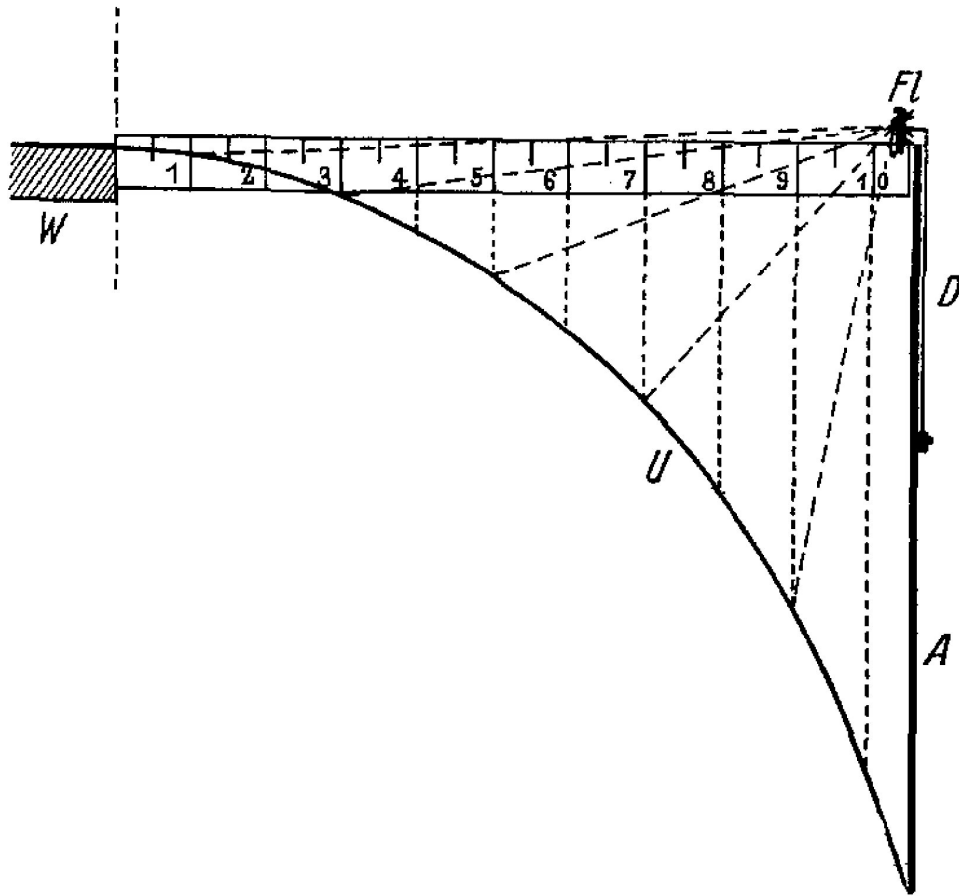


Abb. 6. Seitenansicht der Versuchsanordnung mit der gekrümmten Unterlage. *W* Ein Stück des Wagenbodens, *U* gekrümmte Unterlage, *A* Pappwand, *D* Kupferdraht, *Fl* Fliege.

Läuft die Spinne von 0 aus in gerader Linie auf das Ziel zu, so verringert sich zunächst der Abstand. An einer ganz bestimmten Stelle ist er am geringsten. Überschreitet das Tier nun diesen Punkt, so *entfernt* es sich wieder von dem Objekt, obwohl es die Anlaufrichtung nicht ändert. Es sollte durch diese Anordnung festgestellt werden, ob die Springspinnen imstande sind, ihr Ziel zu erreichen, selbst wenn sie sich eine Zeitlang von ihm entfernen müssen.

In 6 Fällen liefen die Spinnen geradeaus auf die Fliege zu, auch über den Punkt hinweg, bei dem der Mindestabstand erreicht war. Entweder bewegten sie sich so weit vorwärts, bis sie mit den Vorderextremitäten die Wand *A* berührten, oder sie sprangen kurz vorher

hinauf, um von dort die Beute zu erreichen. 4 Tiere benutzten wiederum die Schiene des Apparates als Umweg, ebenso wurde in einer Reihe von Experimenten der waagerechte Maßstab als Brücke zu dem anderen Teil des Apparates benutzt, und offenbar bereitete die Lösung dieser Aufgabe den Spinnen keine besondere Schwierigkeit, wenn sie sich noch ziemlich weit oben in gleicher Höhe mit dem Maßstab befanden. Waren die Spinnen weiter nach unten gelaufen, so war für sie das Erkennen dieses Umweges zum Ziel viel schwerer; denn um ihn einschlagen zu können, mußten sie nach der Seite abbiegen, oft sogar nach *hinten* zu laufen. Tatsächlich beschrieben die Versuchstiere in 12 Fällen seitliche Wendungen von etwa 90°, in weiteren 12 Fällen aber erfolgte ein *völliges Abwenden* von der Reizquelle und ein *Zurücklaufen* bis an die Stelle, von der aus der Maßstab bequem erreicht werden konnte.

Hervorheben möchte ich noch, daß in all diesen Versuchen die Beutefliege nur zu Anfang ganz kurz bewegt wurde.

Am 28.8.1933 wurde folgender Vorgang registriert : Die Spinne Nr. 242 (Männchen von *Evarcha blancardi*) wird auf die Pappunterlage der Versuchsapparatur gebracht, wo sie beider Marke 1 mit seitlich gewendetem Cephalothorax sitzt. Sowie die Fliege bewegt wird, dreht sie sich sofort danach um und läuft bis 5 heran. Unter lebhaftem Hin- und Hertänzeln folgt sie mit den Augen den einzelnen Bewegungsphasen der Beute. Als diese sich dann in Ruhe befindet, wendet sich die Spinne nach der Seite hin, springt auf die Schiene, an der sie schnell entlangläuft. Von hier aus springt sie auf den Rand des Brettchens *Br* (Abb. 7), klettert von da weiter nach der Seitenwand *Sw* des bühnenartigen Aufbaues, läuft an diesem schräg hoch um den Eckpfosten *P* herum, wie es die Abbildung zeigt, bis an dessen Vorderseite, etwa 3 cm über dem Niveau der Fliege. Diese wird sofort wieder gesehen und nach kurzem Zögern besprungen. Der nächste Versuch verlief bis auf einige kleine Unterschiede fast ebenso. Am übernächsten Tag wurden die Ergebnisse durch weitere zwei ganz gleichartige Versuche bestätigt. Von dem ursprünglichen Ausgangspunkt der Spinne konnte nur der bühnenartige Teil mit dem Pfosten *P* als Begrenzung gesehen werden nebst der

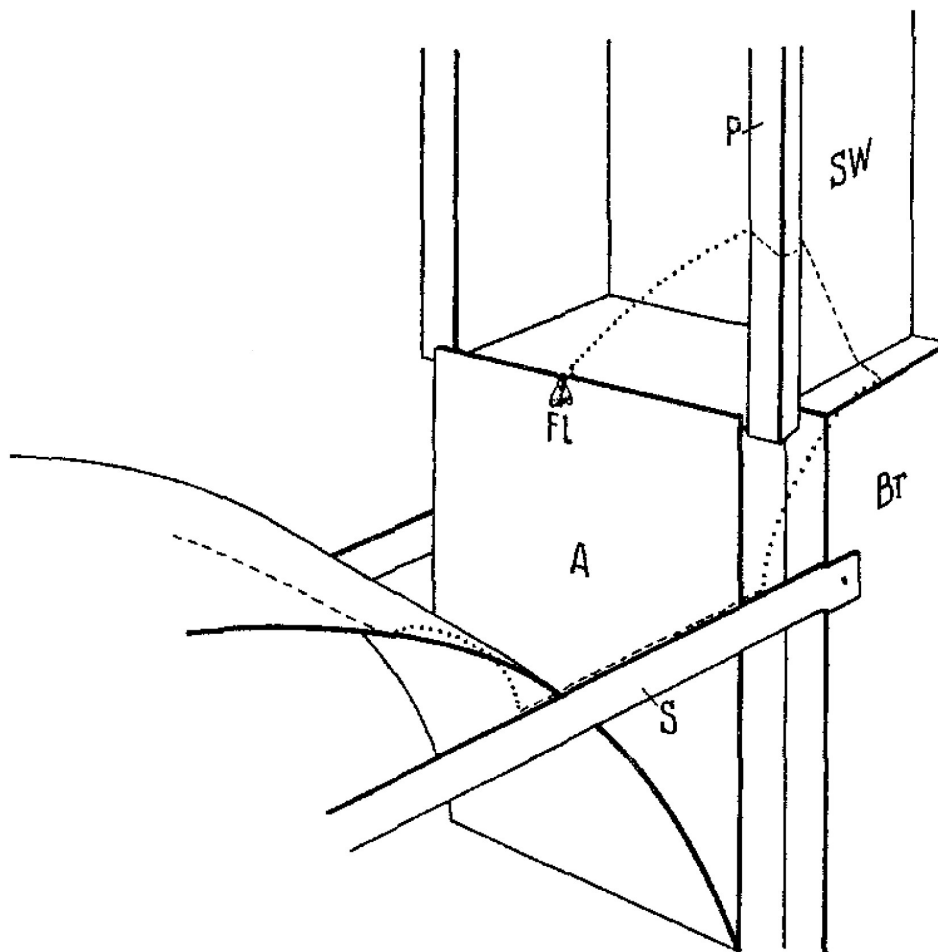


Abb. 7. Umwegversuch Nr. 955. (Der Weg der Spinne ist gestrichelt, im Sprung zurückgelegte Strecken sind punktiert.) *S* Schiene, *Br* Brettchen des Untergestells, *SW* Seitenwand der Bühne, *P* Eckpfosten, *FL* Fliege.

darunter befestigten Schiene, während die anderen Stellen des Umwegs erst in dessen weiteren Verlauf in dem Gesichtskreis des Tieres aufgetaucht sind.

Neben einer gewissen Erinnerungsfähigkeit tritt noch in den meisten Experimenten ein Faktor in Erscheinung, auf den bisher noch nicht in genügendem Maße geachtet worden ist, die Orientierung im

Raum, oder, nach Hertz, die Raumerfassung. Mochte der Umgehungsweg noch so groß und die dadurch bedingten Körperwendungen noch so mannigfaltig sein, jedesmal wurde von den Tieren, natürlich mit geringen Abweichungen, die Richtung nach dem Ziel wiedergefunden.

Nach den von mir gemachten Beobachtungen neige ich der Ansicht zu, daß hierfür in der Hauptsache wohl kinästhetische Reize verantwortlich zu machen sind, jedoch ist bei diesen ausgesprochenen Augentieren eine Orientierung nach optischen Wegweisern nicht ausgeschlossen. Beide Faktoren werden vermutlich zusammenwirken und sich ergänzen, wobei je nach den vorliegenden Verhältnissen bald der eine, bald der andere eine dominierende Rolle spielt.

Die hier niedergelegten Beobachtungen und Versuchsergebnisse zeigen, wie bei den Salticiden auch schon erstaunlich hoch ausgebildete Fähigkeiten zu erkennen sind, die stark an die von Vögeln und Säugetieren bekannt gewordenen erinnern. Den Leistungen von Vögeln sind die der Spinnen zum Teil sogar voraus (vgl. KÖHLER 1917, S. 14, Abb. a). Es ist nicht daran zu zweifeln, daß es sich in allen beschriebenen Fällen um *echte Leistungen* im KÖHLERSchen Sinne gehandelt hat.

D. Ökologie.

Es erhebt sich nun die Frage, in welchem Zusammenhange die durch experimentelle Methoden erforschten Leistungen mit den ökologischen Bedürfnissen der Tiere stehen; denn erst durch ihre Berücksichtigung werden die festgestellten Einzelleistungen verständlich.

Für die Jagd nach der Beute sind die Springspinnen gut ausgerüstet. Auf das Prinzip der Versuchsmethode ist bei ihnen verzichtet und dafür die Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane erheblich vergrößert. Sie vermögen schon aus beträchtlichem Abstand die Beute wahrzunehmen, verfügen über ein gutes Entfernungsschätzungsvermögen und können auch die *Form* der Beuteobjekte perzipieren, was uns beim Vergleich mit den Leistungen von Spinnen anderer Familien höchst erstaunlich vorkommen muß. Wieso fehlen nun aber alle jene Fähigkeiten den Lycosiden, Thomisiden und erst recht den Netzspinnen, während sie bei den Salticiden in so hohem Maße ausgebildet sind? Die Betrachtung der ökologischen Verhältnisse verschafft uns darüber Klarheit.

In der freien Natur sitzen die Springspinnen zumeist ruhig auf ihrem Lauerplatz und warten auf die Opfer. Es wird nur selten vorkommen, daß sich ein Beutetier gerade so vor die Spinne setzt, daß diese nur

zuzupacken braucht; in der Mehrzahl der Fälle wird sich die Beute vielmehr weiter von ihr entfernt niederlassen und wäre somit für sie unerreichbar, fehlte der Spinne die gute optische Wahrnehmungsfähigkeit. Weiterhin *muß* ein Entfernungsschätzungsvermögen ausgebildet sein, da beim Fang der Fliege das letzte Stück Wegs im Sprung zurückgelegt wird, zu dessen Gelingen die Entfernungslokalisation Voraussetzung ist. Ich hatte in den vergangenen Sommern oftmals Gelegenheit, die Tiere in ihrer natürlichen Umgebung zu beobachten. Insekten aller Art schwirrten da umher und ließen sich ab und zu auf den Blättern der Sträucher nieder. Hätten die Spinnen immer warten müssen, bis sich eins davon gerade auf das als Lauerplatz erkorene Blatt setzte, so hätten sie bestimmt nie genug Nahrung erbeuten können. Nun läßt es sich verstehen, warum die Salticiden ein Lokalisationsvermögen besitzen, aus welchem Grunde ihnen eine Formrezeption zukommen muß und weshalb alle jene höheren Begabungen ausgebildet sind, die die Tiere befähigen, auch auf Urnwegen ihr Ziel zu erreichen.

Wie kommt es aber, daß gerade die Salticiden in dieser Hinsicht so gut ausgestattet sind, während z. B. die Lycosiden, die doch ebenfalls vagabundierende Spinnen sind und ihre Beute ohne Netz fangen müssen, keine jener besonderen Fähigkeiten aufweisen? Werden nicht an sie ähnliche Anforderungen gestellt? Bis zu einem gewissen Grade trifft dies sicher zu, aber sie können ihnen auf Grund ihrer körperlichen Beschaffenheit in ganz anderer Weise gerecht werden. Die Wolfsspinnen sind schnelle und

geschickte Läufer, die an warmen Tagen sehr lebhaft hin- und herhuschen und dabei relativ große Strecken zurücklegen. Durch die Überproduktion der Eigenbewegung wird die Möglichkeit, in die Nähe einer Beute zu kommen, sehr groß, so daß deshalb auf eine bessere Ausbildung des Gesichtssinnes verzichtet werden konnte. Bei den Thomisiden wird der gleiche Effekt, das Erhaschen der Beute, wiederum auf andere Weise erreicht. Sie sitzen auf Blüten und lauern Insekten auf, die dort ihre Nahrung suchen. Die Umgebung selbst lockt die Opfer heran, und die Spinnen brauchen nur zu warten, um im gegebenen Augenblick zuzupacken. All die komplizierten instinktiven und sinnlichen Veranlagungen, die die Salticiden benötigen, sind daher bei den Thomisiden überflüssig und werden nicht ausgebildet.

Auch manche Besonderheiten des Begattungsinstinktes werden durch das Studium der natürlichen Verhältnisse besser verständlich.

Von Ausnahmen abgesehen leben die Salticiden in relativ weitläufigen Bezirken, und es muß dafür gesorgt sein, daß sie sich bereits aus großen Entfernungen bemerken und erkennen, was durch die hohe Ausbildung des optischen Wahrnehmungsvermögens gewährleistet ist. Besonders das Erkennen der *Salticidenform* ist dabei von Wichtigkeit. Hat ein Männchen einmal einen Gegenstand ins Auge gefaßt, der dem Anblick einer Springspinne von vorne entspricht, so beginnt es, Balzbewegungen

24

Karl Hubert Heil:

auszuführen. Dadurch wird erreicht, daß *keine* Gelegenheit versäumt wird, eine Begattung zu vollziehen und damit den Bestand der Art zu garantieren. Eine gewisse Überproduktion wird hier in Anbetracht der Wichtigkeit der Fortpflanzung in Kauf genommen. Zwecklose Reaktionen, also etwa solche gegenüber Springspinnen anderer Art, Männchen oder salticidenähnlichen indifferenten Dingen, werden ja auch schon nach kurzer Zeit abgebrochen, da aus dem Verhalten der Partner hervorgeht, ob eine weitere Bewerbung zum Erfolg führt oder nicht.

Zusammenfassung.

1. Die Instinkte der Salticiden sind nicht starr, sondern durch äußere Einflüsse modifizierbar.
 2. Taktile Reize vermögen anscheinend nicht die Beutefang- und Begattungsinstinkte auszulösen.
 3. Von normalen Beutetieren und Artgenossen ausgehende chemische Reize haben auf die Entfernung hin keine Wirkung auf das Verhalten der Springspinnen. Die Genießbarkeit eines *besprungenen* Objektes kann mit Hilfe des chemischen Sinnes erkannt werden.
 4. Über das Formunterscheidungsvermögen wurde folgendes festgestellt:
 - a) Flächenhafte Muster rufen nur dann Beutefanghandlungen hervor, wenn sie sich in Bewegung befinden.
 - b) Eine Abhängigkeit der Reaktionen von der Form trat nur dann in Erscheinung, wenn Männchen gemalte Muster von wechselnder Spinnenähnlichkeit vorgesetzt wurden.
 - c) Bei *bewegten körperlichen* Attrappen tritt eine Formunterscheidung erst dann ein, wenn die Bewegung der Objekte abgebremst wird.
 - d) Von *völlig stillstehenden Objekten* wurden in wenigen Fällen Korkfliegen besprungen, tote Fliegen dagegen *stets* erkannt und bejagt. Männchen tanzen vor einer toten Springspinne.
 5. Nach bewegten Fliegen werden Sprünge bis zu 10 cm Entfernung ausgeführt, unbewegte werden noch aus 6 cm Abstand besprungen.
 6. Einseitig geblendete Spinnen nehmen eine schiefe Haltung ein und nähern sich dem Ziel auf bogenförmigen Bahnen. Es können noch Entfernungen bis zu 5 cm geschätzt werden.
- Die größten Ausfallserscheinungen treten bei Blendung der Hauptaugen auf, eine verminderte Kletterfähigkeit war aber nicht festzustellen.
- Das Ausschalten der Vorderseitenaugen hatte keine so große Wirkung. Bewegungslose tote Fliegen werden noch aus großen Entfernungen wahrgenommen und lösen Beutefangreaktionen, tote Spinnen die

Begattungsinstinkte aus. Das Entfernungsschätzungsvermögen bleibt bis zu einem gewissen Grade erhalten.

7. Die Spinnen vermögen zur Erreichung ihres Zieles Umwege zu machen. Dabei kann sogar ein völliges Abwenden von der Reizquelle stattfinden.

Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen.

25

Literaturverzeichnis.

1. **Alverdes, F.:** Beobachtungen an Ephemeriden- und Libellenlarven. Biol. Zbl. 43 (1923/24). — 2. **Baldus, K.:** Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — 3. **Baltzer, F.:** Beiträge zur Sinnesphysiologie und -psychologie der Webespinnen. Mitt. Naturforsch. Ges. Bern 1923. — 4. **Bartels, M.:** Über den Freißmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen. Rev. Suisse Zool. 37 (1930). — 5. **Dahl, F.:** Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Vjschr. wiss. Phil. 9 (1884). — 6. **Dahl, F.:** Das Hör- und Geruchsorgan der Spinnen. Arch. mikrosk. Anat. 24 (1885). — 7. **Forel, A.:** Sensations des Insects. Rec. Zool. Suisse, Geneve 4 (1888). — 8. **Gaffron, M.:** Untersuchungen über das Bewegungssehen bei *Aeschna*-Larven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. 20 (1934). — 9. **Homann, H.:** Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Untersuchungsmethoden. II. Das Sehvermögen der Salticiden. Z. vergl. Physiol. 7 (1922). — 10. **Homann, H.:** Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen III. Das Sehvermögen der Lycosiden. Z. vergl. Physiol. 14 (1931). — 11. **Homann, H.:** Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen IV. Das Sehvermögen der Thomisiden. Z. vergl. Physiol. 20 (1932). — 12. **Kafka, G.:** Tierpsychologie. Handbuch der vergleichenden Psychologie, Bd. 1. 1922. — 13. **Kohler, W.:** Intelligenzprüfungen an Anthropoiden I. Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. K1. 1917. — 14. **Meyer, E.:** Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 12 (1928). — 15. **Minnich, D. E.:** An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. J. of exper. Zool. 33 (1921). — 16. **Minnich, D. E.:** The chemical sensitivity of the tarsi of certain muscid flies. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 51 (1926). — 17. **Peckham, G. W. u. E. G.:** Some observations on the mental power of spiders. J. Morph. a. Physiol. 1 (1887). 18. **Peckham, G. W. u. E. G.:** The sense of sight in spiders with some observations on the color sense. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts and Letters 10 (1894). — 19. **Peters, H.:** Die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata*). Z. vergl. Physiol. 15 (1931). — 20. **Peters, H.:** Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* im Netz. Zool. Jb. 51 (1932). — 21. **Peters, H.:** Weitere Untersuchungen über die Fanghandlung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. Z. vergl. Physiol. 19 (1933). — 22. **Petrunkevitch, A.:** Studies in adaptation: The sense of sight in spiders. J. of exper. Zool. Baltimore 1907. — 23. **Pritchett, A.H.:** Observations on hearing and smell in spiders. Amer. Naturalist 38 (1904). — 24. **Rainbow, W. J.:** Notes and observations on the range of vision in some Araneidae. Austr. Ass. f. t. Adv. of Science Sidney 1898. — 25. **Strassen, O. zur:** Die neuere Tierpsychologie. Leipzig 1907. — 26. **Strassen, O. zur:** Die Spinnen und die Tierpsychologie. Zool. Anz. 33 (1908). — 27. **Weis, I.:** Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals, *Pyrameis atalanta* L. Z. vergl. Physiol. 12 (1930).
