

**FUNKTION UND EVOLUTION KOMPLEXER KOPULATIONSORGANE.
EINE ANALYSE VON SCHNITTSERIEN
DURCH IN COPULA SCHOCKFIXIERTE SPINNEN**

Bernhard A. Huber

Institut für Zoologie der Universität Wien

Abstract. Function and evolution of complex copulatory organs. An analysis of serial sections through freeze-fixed spiders in copula.

The method of freeze-fixation of animals in copula by liquid nitrogen and subsequent preparation of serial sections of the copulatory organs in functional contact was applied for the first time to spider genitalia. Representatives of eight families were investigated, and the results indicate that previous ideas on the functional morphology of spider genitalia, based on artificial expansion of the male copulatory bulbs and simulation experiments, must be rejected or at least doubted.

Furthermore, the results provide significant stimulations for theoretical considerations on sexual selection (especially the role and mechanism of female choice) and on the causes for species-specificity and complexity in genitalia.

Key words: spiders, copulatory organs, coupling-mechanism, freeze fixation, sexual selection.

Dipl.-Biol. B. A. Huber, Institut für Zoologie der Universität, Althanstraße 14,
A-1090 Wien

Über die Kopulationsorgane der Spinnen ist aufgrund ihrer Artspezifität seit über hundert Jahren eine unübersehbare Fülle an Arbeiten publiziert worden. Da hierbei jedoch fast ausschließlich deskriptive Morphologie betrieben wurde, ist erstaunlich wenig über die Funktionsmorphologie und die evolutive Entstehung dieser kompliziert gebauten Organe bekannt. Ein Großteil der funktionsmorphologischen Ergebnisse wiederum beruht auf Versuchen mit abgetrennten Kopulationsorganen (z.B. GERING 1953; BHATNAGAR & REMPEL 1962; LOERBROKS 1983, 1984; MARTIN 1981; SCHULT & SELLENSCHLO 1983; WEISS 1981, 1982, 1983; WEISS & HEIMER 1982). Nur wenigen Arachnologen ist es bisher gelungen, Spinnen-Paare in copula zu fixieren (OSTERLOH 1922; MELCHERS 1963; COOKE 1966; GRASSHOFF 1968, 1973; VAN HELSDINGEN 1965, 1969). Noch nie wurden Schnittserien von den verklammerten Organen hergestellt. Nur diese ermöglichen jedoch eine genaue Analyse der Passung, der Kontaktstellen sowie der zahlreichen Artierungsmechanismen.

Material und Methoden

Neun Arten aus acht Familien wurden bisher untersucht: *Pholcus phalangioides* (Pholcidae), *Dictyna uncinata* (Dictynidae), *Histoipona torpida* (Agelenidae), *Anyphaena accentuata* (Anyphaenidae), *Enoplognatha ovata* (Theridiidae), *Nesticus cellulanus* (Nesticidae), *Neriene montana* und *N. clathrata* (Linyphiidae). Die Spinnen wurden als Subadulti gesammelt und bis zur Reife einzeln gehalten. Die Schockfixierung kopulierender Paare erfolgte mit flüssigem N₂ (-196°C), die chemische Fixierung durch Gefriersubstitution in 80%igem Alkohol (-25°C, 2-4 Wochen). Die Kopulationsorgane wurden im verklammerten Zustand entwässert,

in Kustharz (ERL-4206) eingebettet, und anschließend semidünn (1 μm) in Serie geschnitten. Die Rekonstruktion erfolgte mit Hilfe eines Computer-Programmes (PC-3D). Zusätzlich wurden REM-Aufnahmen der Kopulationsorgane in Ruhe und in funktionellem Zustand angefertigt.

Ergebnisse

Es bestehen deutliche Unterschiede zwischen der künstlichen (KOH- oder Milchsäure-Behandlung) und der natürlichen Expansionsweise des männlichen Kopulationsorganes. Abb. 1 zeigt den Genitalbulbus von *Nesticus cellulanus* (a) im Ruhezustand, (b) im künstlich expandierten Zustand sowie (c) im funktionellen Zustand. Während der künstlich expandierte Bulbus jenem in Ruhe sehr ähnlich ist, zeigt sich im funktionellen Zustand eine völlige Umlagerung der Sklerite, welche durch die Funktion der weiblichen Epigyne als Widerlager bedingt ist.

Die Schnittserien ermöglichen eine funktionelle Deutung zahlreicher Sklerite. Zwei Beispiele seien zur Verdeutlichung angeführt: Abb. 2 zeigt, daß der Prokursor von *Pholcus phalangioides* das weibliche Genitalatrium beinahe völlig ausfüllt und damit primär als Anker für das Männchen dient. Abb. 3 verdeutlicht die Funktion der lateralen Taschen am weiblichen Opisthosoma von *Dictyna uncinata* als Widerlager für die männliche Tibia-Apophyse. REM-Aufnahmen jener weiblichen Kontaktstellen, die bei der Kopulation mit männlichen Strukturen in Berührung kommen, zeichnen sich durch das völlige Fehlen äußerer Sinnesorgane (Haare, Spalt-sinnesorgane) aus.

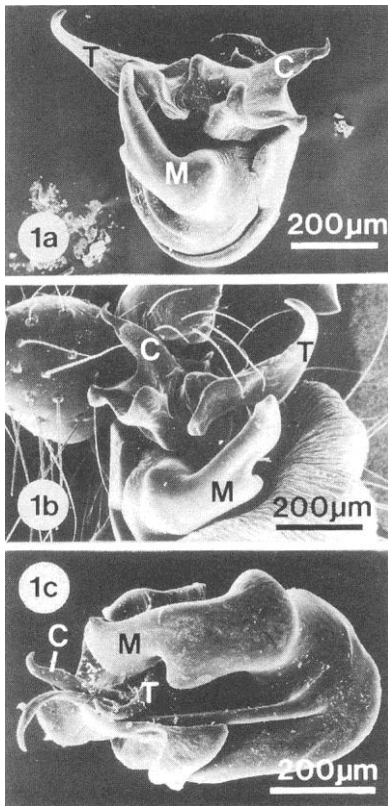


Abb. 1: a-c. *Nesticus cellulanus*. Bulbus genitales (a) in Ruhestellung, (b) nach künstlicher Expansion in KOH und (c) in funktioneller Stellung nach Schockfixierung in copula. M: Median-Apophyse; C: Conductor; T: "Terminalapophyse".

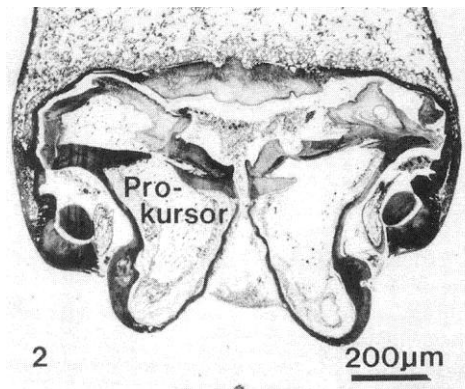


Abb. 2: *Pholcus phalangioides*. Schnitt durch die verklammerten Kopulationsorgane. Der männliche Prokursor ist im weiblichen Genitalatrium verankert.

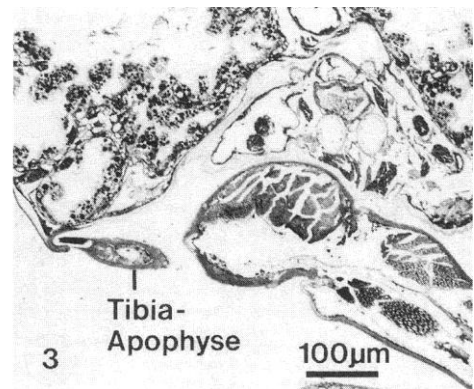


Abb. 3: *Dictyna uncinata*. Schnitt durch die männliche Tibia-Apophyse, welche in copula in eine laterale Tasche am weiblichen Opisthosoma eingeführt ist.

Diskussion

Die Methode der künstlichen Expansion der männlichen Genitalbulbi erweist sich als nicht aussagekräftig für funktionsmorphologische Aspekte der Kopulation von Spinnen. Sie liefert zwar wertvolle Einblicke für taxonomische Arbeiten (SHEAR 1967), kann aber zugleich zu einem völlig falschen Bild der natürlichen Expansion während der Kopulation führen. Dies gilt sowohl für *Nesticus cellulanus* (vgl. Abb. 1c mit HEIMER 1982 und WEISS 1981, 1983) als auch für die übrigen untersuchten Arten.

Die Ergebnisse stehen ferner im Widerspruch zu zahlreichen Hypothesen über die Verklammerung männlicher und weiblicher Kopulationsorgane. So meinte z.B. GERHARDT (1927), daß der Prokursor der *Pholcus*-Männchen außen an der weiblichen Epigyne abgestützt wird (vgl. dazu Abb. 2). KARPINSKI (1882) nahm an, daß die Tibia-Apophyse des *Dictyna*-Männchens in das weibliche Genitalatrium eingeführt wird (vgl. dazu Abb. 3).

Darüberhinaus liefern die Ergebnisse neue Möglichkeiten zur Überprüfung von Hypothesen über die evolutive Entstehung hochkomplexer Kopulationsorgane. So kann etwa bei den untersuchten Arten eine sensorische Stimulation des Weibchens durch den männlichen Bulbus als sehr unwahrscheinlich gelten (vgl. female choice-Hypothese von EBERHARD 1985; ausführliche Diskussion in Vorbereitung). Demgegenüber erweisen sich zahlreiche Strukturen des Genitalbulbus als entscheidend für die interne Arretierung der hydraulisch gegeneinander beweglichen Teile. Solche konstruktiven Zwänge dürften neben anderen Faktoren (wie Sicherung der Spermaübertragung im Netz: KRAUS 1968; "technischer Selektionsdruck": GRASSHOFF 1975) eine wesentliche Ursache für die Entstehung der Komplexität und der Artpezifität der Spinnen-Kopulationsorgane darstellen.

Literatur

- BHATNAGAR, R. D. S. & REMPEL, J. G. (1962): The structure, function, and postembryonic development of the male and female copulatory organs of the black widow spider *Latrodectus curacaviensis* (Müller). – Can. J. Zool. 40: 465-510.
- COOKE, J. A. L. (1966): Synopsis of the structure and function of the genitalia of *Dysdera crocata* (Araneae, Dysderidae). – Senck. biol. 47: 35-43.

- EBERHARD, W. G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. - Harvard Univ. Press, Cambridge: 244pp.
- GERHARDT, U. (1927): Neue biologische Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen. - Z. Morph. Ökol. Tiere 8: 96-186.
- GERING, R. L. (1953): Structure and function of the genitalia in some American agelenid spiders. - Smithson. Misc. Coll. 121: 1-84.
- GRASSHOFF, M. (1968): Morphologische Kriterien als Ausdruck von Artgrenzen bei Radnetzspinnen der Subfamilie Araneinae (Arachnida: Araneae: Araneidae). - Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 516: 1-100.
- GRASSHOFF, M. (1973): Bau und Mechanik der Kopulationsorgane der Radnetzspinne *Mangora acalypha* (Arachnida, Araneae). - Z. Morph. Tiere. 74: 241-252.
- GRASSHOFF, M. (1975): Die Evolution komplizierter Kopulationsorgane - ein separater Adaptationsablauf. - Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges. 27: 61-68.
- HEIMER, S. (1982): Interne Arretierungsmechanismen an den Kopulationsorganen männlicher Spinnen (Arachnida, Araneae). - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 45: 35-64.
- KARPINSKI, A. (1882): Ueber den Bau des männlichen Tasters und den Mechanismus der Begattung bei *Dictyna benigna* Walck. - Biol. Centralblatt 1: 710-715.
- KRAUS, O. (1968): Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. - Zool. Anz. 81: 22-38.
- LOERBROKS, A. (1983): Revision der Krabbspinnen-Gattung *Heriaeus* Simon (Arachnida: Araneae: Thomisidae). - Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)26: 85-139.
- LOERBROKS, A. (1984): Mechanik der Kopulationsorgane von *Misumena vatia* (Clerck, 1757) (Arachnida: Araneae: Thomisidae). - Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)27: 383-403.
- MARTIN, D. (1981): Bau und Funktion der Kopulationsorgane bei Zwergspinnen: 1. *Tapinocyba insecta* (L. Koch) (Arachnida, Araneae, Erigonidae). - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 44: 81-86.
- MELCHERS, M. (1963): Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (Keyserling), einer amerikanischen Ctenide. - Zool. Jb. Syst. 91: 1-90.
- OSTERLOH, A. (1922) Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates einiger Spinnen. - Z. wiss. Zool. 119: 326-421.
- SCHULT, J. & SELLENSCHLO, U. (1983): Morphologie und Funktion der Genitalstrukturen bei *Nephila* (Arach., Aran., Araneidae). - Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 80: 221-230.
- SHEAR, W. A. (1967): Expanding the palpi of male spiders. - Breviora 259: 1-27.
- VAN HELSDINGEN, P. J. (1965): Sexual behaviour of *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert) (Araneida, Linyphiidae), with notes on the function of the genital organs. - Zool. Mededel. 41: 15-42.
- VAN HELSDINGEN, P. J. (1969): A reclassification of the species of *Linyphia* Latreille based on the functioning of the genitalia (Araneida, Linyphiidae). Part I. *Linyphia* Latreille and *Neriene* Blackwall. - Zoologische Verhandlungen 105: 1-303.
- WEISS, I. (1981): Der Kopulationsmechanismus bei *Nesticus cibiensis* n.sp., einer neuen Höhlenspinne aus Rumänien (Arachnida: Araneae: Nesticidae). - Reichenbachia 19: 143-152.
- WEISS, I. (1982): Konstruktions- und Funktionsanalyse der Kopulationsorgane von *Zodarion aurorae* n.sp. aus Rumänien (Arachnida: Araneae: Zodariidae). - Reichenbachia 20: 77-83.
- WEISS, I. (1983): *Carpathonesticus lotriensis* n.sp. eine neue Höhlenspinne aus Rumänien (Arachnida, Araneae, Nesticidae). - Reichenbachia 21: 107-112.
- WEISS, I. & HEIMER, S. (1982): Zwei neue *Carpathonesticus*-Arten aus Rumänien nebst Betrachtungen über Kopulationsmechanismen und deren Evolution (Arachnida, Araneae, Nesticidae). - Reichenbachia 20: 167-174.