

ARANEOPHAGIE EN POOT-ANATOMIE BIJ WALCKENAERIA SOORTEN (ARACHNIDA, ARANEAE)

Boudewijn Heuts en Tibor Brunt

*Universiteit van Amsterdam, Swammerdam Institute for Lifesciences, Kruislaan 320, 1098SM Amsterdam
(b.a.heuts@uva.nl)*

ABSTRACT

Seven *Walckenaeria* spider species preyed significantly quicker upon spiders of various families than 41 non-*Walckenaeria* linyphiid species that confronted similar spiders in the laboratory.

When presenting a fly and a spider, *Walckenaeria* significantly preferred to kill and consume the spider first, in contrast to non-*Walckenaeria* linyphiid species that significantly more often killed the fly before the spider. *Walckenaeria*, further, showed an anatomical specialization, i.e. significantly shorter forelegs than hindlegs compared to non-*Walckenaeria* linyphiids and also significantly more 'top-heavy' foreleg tibiae. Other behavioural and anatomical specializations of the genus *Walckenaeria* deserve further study and might give support to its araneophagic specialization in spite of its araneophagy being less extreme than in mimetid and some other spiders that exclusively feed on spiders.

Key words: araneophagy, leg anatomy, food preference, *Walckenaeria*

POOT-ANATOMIE EN VOORKEUR VOOR SPINPROOI BIJ WALCKENAERIA SOORTEN

Er zijn geen gegevens in de literatuur over de natuurlijke prooi van *Walckenaeria*, maar de prooi van andere Linyphiiden is wel onderzocht, zowel in het wild als in het laboratorium (zie Kiritani *et al.*, 1972; Gunnarsson 1985; Sunderland *et al.*, 1986; Nyffeler & Benz, 1988; Sunderland *et al.*, 1994; Samu *et al.*, 1996; Sunderland, 1996; Nyffeler, 1999). Uit vroegere laboratoriumobservaties (Heuts & Brunt, 2001; Heuts *et al.*, 2001) weten we dat nagenoeg alle onderzochte spinsoorten zich voeden met kleine spinnetjes van zowel de eigen als vreemde soorten. We maken hier onderscheid tussen araneophagie (zich voeden met spinnen) in de strikte betekenis van obligaaf afhankelijk zijn van spin-prooi om te kunnen overleven (zoals bij Mimetidae en sommige Theridiidae) en een minder extreme vorm van araneophagie waarbij een spin-prooi verkozen wordt boven andere prooivormen. Het viel ons op dat dit het geval was bij enkele *Walckenaeria*-soorten die zelfs andere soorten spinnen van gelijke grootte opvallend snel doodden (en opaten) en de tegelijkertijd aangeboden niet-vliegende fruitvliegjes veronachtzaamden. Dit spoorde ons aan om *Walckenaeria* te vergelijken met andere Linyphiiden-genera die ook kleine spinnen en fruitvliegjes aangeboden kregen. Hierbij lieten we kannibalisme (het opeten van soortgenoten) buiten beschouwing omdat dit reeds onderzocht werd bij Linyphiiden in het wild (Rovner, 1968; Kiritani *et al.*, 1972; Gunnarsson, 1985; Watson, 1998; ook Samu *et al.*, 1996, en Sunderland, 1996, met gegevens uit het wild en in gevangenschap).

MATERIAAL EN METHODE

Het voedsel bestond uit kleine levende of stukgewreven fruitvliegjes (voor zeer jonge gekweekte spinnen; zie ook Bilde & Toft (2001) die dit voedsel aanbevelen).

Voor *Walckenaeria* en een deel van de niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden werd directe wildvang gebruikt in de tests. Veel Linyphiiden zoals bijv. *Lessertia dentichelis*, *Neriene peltata*, en *Oedothorax fuscus* waren voor het grootste deel nakweek van zwangere wildvang-wijfjes. Dit geldt ook voor de zeer jonge *Enoplognatha ovata*, *Achaearanea tepidariorum*, *Theridion melanurum*, en *Pholcus phalangioides* die als mogelijke prooi aangeboden werden. Zeer jonge aangeboden *Tetragnatha montana*, *Araneus diadematus*, *Lariniodes sericatus*, en *Zygiella x-notata* waren wildvang.

De spinnen werden individueel getest in petri-schaaltjes (9 cm diameter x 1,5 of 2 cm diepte) voorzien van vochtig filtreerpapier op de bodem. De temperatuur varieerde tussen 5 en 31 °C naargelang het seizoen (onverwarmde kamer). De geteste spin was kort (1 uur) tot veel langer (soms zelfs enkele maanden) geïsoleerd in zijn petri-schaal op het moment dat een kleine spin aangeboden werd (soms iets groter dan de geteste spin). In ongeveer de helft van de gevallen werden beide tegelijk (binnen dezelfde minuut) in een voor de geteste spin onbekende petri-schaal gebracht. Uit vroegere experimenten wisten we dat 'resident-status' (getest worden in de eigen bekende petri-schaal) geen invloed had op de snelheid waarmee de aangeboden spin gedood werd indien dit vergeleken werd met 'nieuwkomer-status'. In ieder geval zorgden we er voor dat *Walckenaeria*- en niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden ongeveer even vaak de resident- als nieuwkomer-status toebedeeld kregen. Lang geïsoleerde spinnen hadden natuurlijk een web gemaakt op het moment van de test. Dit werd vernietigd net voor de introductie van de nieuwkomer-spin met uitzondering van een klein deel van het web (1 cm diameter) waarop de resident-spin zat. In de tests bleek dat dit kleine web-restant geen invloed kon hebben op de kans of snelheid dat de nieuwkomer-spin gedood werd omdat die nooit verstrikt raakte in het kleine web-restant. In de keuze-tests tussen een nieuwkomer-spin en een fruitvliegje (de allerkleinste die in de handel verkrijgbaar zijn) werden beide tegelijkertijd (binnen 10 sec) in de petri-schaal van de resident-spin gebracht.

Tabel 1. Mediane predatie-latentietijd (in uren) van 7 *Walckenaeria*-soorten* (11 soort/sexe-klassen: bijv. zowel mannetjes als wijfjes van *W. acuminata* getest, dus twee soort/sexe-klassen voor *W. acuminata*) tegenover 40 niet-*Walckenaeria*-linyphiiden-soorten** (61 soort/sexe-klassen).

| | |
|---------------------------|-------|
| <i>Walckenaeria</i> | 9.50 |
| Niet- <i>Walckenaeria</i> | 36.26 |

Tweezijdige Mann-Whitney-U-test: $p < 0.05$; $n_1 = 11$; $n_2 = 61$; $U = 214$

* *W. acuminata*, *W. atrotibialis*, *W. clavicornis*, *W. cucullata*, *W. nudipalpis*, *W. unicornis*, *W. vigilax*

** *Bathyphantes approximatus*, *B. gracilis*, *Centromerita bicolor*, *Dicymbium nigrum*, *Diplocephalus cristatus*, *D. picinus*, *Diplostyla concolor*, *Entelecara acuminata*, *Erigone atra*, *E. dentipalpis*, *Floronia bucculenta*, *Gongylidium rufipes*, *Hypomma bituberculatum*, *Kaestneria dorsalis*, *Tenuiphantes cristatus*, *T. tenuis*, *T. zimmermanni*, *Pallidiphantes insignis*, *Lepthyphantes leprosus*, *Lessertia denticheles*, *Linyphia hortensis*, *L. triangularis*, *Macrargus rufus*, *Maso sundevalli*, *Meioneta rurestris*, *Microlinyphia impigra*, *M. pusilla*, *Microneta viaria*, *Neriene clathrata*, *N. montana*, *N. peltata*, *Oedothorax fuscus*, *O. apicatus*, *Ostearius melanopygius*, *Porrhomma microphthalmum*, *P. pygmaeum*, *Saaristoa abnormis*, *Troxochrus scabriculus*.
Walckenaeria en niet-*Walckenaeria* doodden vnl. linyphiiden, zeer jonge *Enoplognatha ovata*, *Achaearana tepidariorum*, *Theridion melanurum*, en *Zygiella x-notata*. The linyphiiden- en niet-theridiiden-soorten die zowel door *Walckenaeria* als niet-*Walckenaeria* gedood (en opgegeten) werden, waren *Diplocephalus cristatus*, *Dicymbium nigrum*, *Troxochrus scabriculus*, *Microneta viaria*, *Lepthyphantes tenuis*, *Lessertia denticheles*, *Gongylidium rufipes*, *Neriene clathrata*, en niet geïdentificeerde linyphiiden, *Tetragnatha montana*, *Zygiella x-notata* en *Lariniodes sericatus*. De soorten die uitsluitend door *Walckenaeria* gedood werden, waren *Centromerita bicolor*, *Diplocephalus picinus*, *Walckenaeria cucullata*, en *Sitticus pubescens*. De soorten die uitsluiten door niet-*Walckenaeria*-linyphiiden gedood werden, waren *Tenuiphantes leprosus*, *T. zimmermanni*, *Bathyphantes approximatus*, *B. gracilis*, *Linyphia hortensis*, *L. triangularis*, *Entelecara acuminata*, *Floronia bucculenta*, *Diplostyla concolor*, *Neriene montana*, *N. peltata*, *Oedothorax fuscus*, *Saaristoa abnormis*, *Pholcus phalangoides*, *Tegenaria atrica*, en *Scotophaeus blackwalli*.

1. *Walckenaeria* doodt sneller

Zeven *Walckenaeria*-soorten doodden vreemde soorten spinnen significant sneller dan dat 41 niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden-soorten dit deden (tabel 1; deze en volgende resultaten getoetst met tweezijdige significantietests met een kritische overschrijdingswaarde van $p < 0.05$, zie Siegel, 1956).

2. *Walckenaeria* verkiest spinnen boven fruitvliegjes

Alle 12 geteste *Walckenaeria*-individuen (vier verschillende soorten) doodden (en aten) de aangeboden spin eerder dan het aangeboden levende fruitvliegje (dat vaak niet eens gedood werd; tabel 2). Dit in tegenstelling tot 43 niet-*Walckenaeria*-individuen (22 verschillende soorten) waarvan slechts 13 individuen de aangeboden spin eerst doodden (en opaten) en de overige 30 het fruitvliegje eerst opaten. Dit toont aan dat de voorkeur voor spin-prooi zeer significant sterker is bij *Walckenaeria* dan bij niet-*Walckenaeria* (of dat de afkeer voor fruitvliegjes sterker is bij *Walckenaeria*). De meeste niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden doodden het fruitvliegje na één of twee dagen, terwijl *Walckenaeria* het vliegje zelden zo snel doodde, en soms niet eens na twee of drie weken vasten. Het is zeer onwaarschijnlijk dat *Walckenaeria* de spin doodde 'uit verdediging' omdat we nooit een duidelijke aanval op *Walckenaeria* zagen.

3. *Walckenaeria* heeft afwijkende poten

Het viel ons op dat *Walckenaeria*-soorten relatief korte en dikke voorpoten (of relatief lange achterpoten) hadden in tegenstelling tot vele andere Linyphiiden. Exacte metingen gaven nader uitsluitsel. Bij de drie *Walckenaeria*-soorten (alleen maar zes adulte wijfjes) waarvan we de gave lijken konden behouden - geen andere *Walckenaeria*-soorten omdat die vaak ontsnapten of reeds verteerd waren door mijten!! - bleken de 1^{ste} voorpoten significant korter in verhouding tot de 4^{de} (achter)poten te zijn dan bij 27 adulte wijfjes van 12 niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden-soorten. De mediane 1^{ste}/4^{de}-poot-lengteverhouding voor *Walckenaeria* was 0.83 (spreiding tussen 0.80 en 0.94), tegenover 1.02 voor niet-*Walckenaeria* (spreiding tussen 0.91 bij *Gongylidium rufipes* en 1.29 bij *Linyphia triangularis*). Het verschil was zeer significant in een tweezijdige Mann-Whitney U-test ($p < 0.001$, $n_1 = 6$, $n_2 = 27$, $U = 5$). De zes *Walckenaeria*-individuen waren *W. vigilax*-wijfjes (2), *W. acuminata*-wijfjes (3), en *W. unicornis*-wijfje (1). De 12 niet-*Walckenaeria*-soorten waren *Gongylidium rufipes*, *Neriene montana*, *Saaristoa abnormis*, *Lessertia denticheles*, *Lepthyphantes leprosus*, *Tenuiphantes tenuis*, *Diplostyla concolor*, *Erigone dentipalpis*, *Macrargus rufus*, *Bathyphantes gracilis*, *Linyphia hortensis*, en *L. triangularis*. In alle gevallen werd de pootlengte gemeten als de lengte van metatarsus en tarsus samen genomen, in feite dus een ruwe schatting van de hele pootlengte.

Tabel 2. – Aantal adulte *Walckenaeria*-individuen (van 4 soorten*) dat de aangeboden spin eerst doodde (en opat) en het fruitvliegje pas later of helemaal niet, in tegenstelling tot niet-*Walckenaeria*-individuen (van 22 soorten**) die het fruitvliegje veel vaker eerst doodden (en later altijd opaten).

| | Spin eerst gedood | Fruitvliegje gedood voor spin | |
|---------------------------|----------------------|----------------------------------|-------------|
| <i>Walckenaeria</i> | 12 | 0 | (p < 0.001) |
| Niet- <i>Walckenaeria</i> | 1 | 30 | (p < 0.01) |

(χ^2 , Yates correction, = 15.71; p < 0.001)

De 12 *Walckenaeria*-individuen behoorden tot *W. cucullata*, *W. vigilax*, *W. acuminata*, en *W. atrotibialis*.

** De 30 niet-*Walckenaeria* linyphiiden die het fruitvliegje doodden (en de spin pas later of helemaal niet) behoorden tot 22 soorten, nl. *E. dentipalpis*, *Gongylidium rufipes*, *Centromerus sylvaticus*, *Microneta viaria*, *Saariosta abnormis*, *Diplostyla concolor*, *Centromerita bicolor*, *Gnathonarium dentatum*, *Gongylidium rufipes*, *Tenuiphantes tenuis*, *Lessertia denticheleis*, *Linyphia hortensis*, *Meioneta rurestris*, *Neriere clathrata*, *N. montana*, *N. peltata*, *Oedothorax fuscus*, *Bathyphantes approximatus*, *B. gracilis*, *Floronia bucculenta*, *Stemonyphantes lineatus*, en *Diplocephalus cristatus*.

De 13 niet-*Walckenaeria*-individuen die de aangeboden spin eerst doodden (en opaten), behoorden tot 6 soorten, nl. *Centromerus sylvaticus*, *Gnathonarium dentatum*, *Gongylidium rufipes*, *Hypomma bituberculatum*, *Oedothorax fuscus* en *Troxochrus scabriculus*.

Een andere ‘pootspecialisatie’ van *Walckenaeria* was de relatieve dikte van de 1^{ste} poot, gemeten (geschat) als de verhouding tussen tibia-dikte en tibia-lengte (het omgekeerde van deze verhouding weergegeven in tabel 3). Voor deze metingen werden bijna uitsluitend de zeer natuurgetrouwe tekeningen op basis van in alcohol gepreserveerde spinnen in Roberts (1985, 1987, 1995) gebruikt (zie tabel 3). Het bleek dat de 1^{ste} poten van *Walckenaeria* significant ‘dikker’ (‘zwaarder’) waren dan die van niet-*Walckenaeria* (tabel 3).

4. Is *Walckenaeria* het enige ‘spin-etende’ linyphiiden-genus?

Het antwoord op deze vraag is “zeer waarschijnlijk niet”. De reden hiervoor is dat we nog andere linyphiiden-genera onderzochten die spinnen doodden en opaten die groter waren dan zichzelf (groter qua prosoma en pootmaten), met name het genus *Gnathonarium* (met slechts één geteste soort in dit genus). Maar de araneophagie van *Gnathonarium* (en van alle overige genera buiten *Walckenaeria*) was minder uitgesproken dan die van *Walckenaeria* omdat al deze genera in een deel van de tests het fruitvliegje eerder doodden dan de aangeboden spin. Bovendien waren deze genera minder gespecialiseerd in hun pootmorfologie: zij hadden alle langere voorpoten in verhouding tot hun achterpoten dan *Walckenaeria* en bovendien relatief dunnere 1^{ste}-poot-tibiae (behalve *Maso* en *Troxochrus*, zie tabel 3). Een pootmorfologie zoals die van *Walckenaeria* zou dus kunnen wijzen op een specialisatie tot araneophagie. Een opvallend, hier niet gemeten, gedrag van de *Walckenaeria*-soorten was dat zij met de rug naar boven op de bodem van de petrischaal fourageerden, min of meer zoals *Pardosa* dit doet. Bij niet-*Walckenaeria*-Linyphiiden kwam dit gedrag alleen maar sporadisch en minder uitgesproken voor bij *Gongylidium*, *Microneta*, en *Oedothorax fuscus*.

De kritische lezer zal opmerken dat wij selectief waren in onze analyse omdat wij alleen maar het genus *Walckenaeria* contrasteerden tegen de groep van de overige genera en niet bijv. het genus *Gnathonarium*. Deze analyse - die vooral zin had voor de dodingslatentietijden - laten we hier achterwege, o.a. omdat er geen enkel genus was met een kortere gemiddelde (of mediane) dodingslatentietijd dan *Walckenaeria*. We concluderen dat *Walckenaeria* het meest extreem gespecialiseerd is in araneophagie, niet alleen qua gedrag, maar ook qua pootmorfologie. Het is zeker de moeite waard om zowel de dodingstechniek als andere morfologische kenmerken van *Walckenaeria* nauwkeuriger te onderzoeken.

LITERATUUR

- Bilde, T. & S. Toft, 2001. The value of three cereal aphid species as food for a generalist predator. – *Physiological Entomology* 26: 58-68.
- Gunnarsson, B., 1985. Interspecific predation as a mortality factor among overwintering spiders. – *Oecologia* 65: 498-502.
- Helsdingen, P.J. van, 1999. Catalogus van de Nederlandse spinnen (Araneae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 10: 1-191.
- Heuts, B.A. & T.M. Brunt, 2001. Transitive predatory relationships of spider species (Arachnida, Araneae) in laboratory tests. – *Behavioural Processes* 53: 57-64.
- Heuts, B.A., M. Witteveldt, L.M. Dionisio Pires & F. van Wageningen, 2001. Long-duration whirling of *Pholcus phalangioides* (Araneae, Pholcidae) is specifically elicited by Salticid spiders. – *Behavioural Processes* 55: 27-34.

Tabel 3. Ratio (verhouding) tussen de tibia-lengte en tibia-dikte (halverwege de lengte gemeten) van de 1^{ste} (voor)poot van adulte *Walckenaeria*-wijfjes (3 soorten) tegenover die van niet-*Walckenaeria*-linyphiiden-adulte-wijfjes (28 soorten). Elke soort telde mee als 1 geval op basis van een tekening in Roberts (1985, 1987, 1995), behalve *Walckenaeria unicornis*, *Micrargus subaequalis*, *Porrhomma microphthalmum*, *Tenuiphantes tenuis* en *T. zimmermanni* die gemeten werden op onze gepreserveerde spinnen.

| | Ratio < 6.00 | Ratio > 6.00 |
|--------------------------------------|--------------|--------------|
| <i>Walckenaeria</i> -soorten* | 3 | 0 |
| Niet- <i>Walckenaeria</i> -soorten** | 6 | 22 |

Tweezijdige Fisher exact probability test: $p < 0.05$

Ratio in parentheses: *Walckenaeria acuminata* (< 5.60), *W. atrotibialis* (4.23), *W. unicornis* (< 6.00)

** *Dicymbium nigrum* (7.17), *Entelecara erythropus* (7.44), *Gnathonarium dentatum* (5.46), *Gongylidium rufipes* (7.49), *Hypomma bituberculatum* (6.47), *Maso sundevalli* (4.09), *Oedothorax fuscus* (5.80), *Troxochrus scabriculus* (5.12), *Porrhomma pygmaeum* (6.63), *P. microphthalmum* (> 6.00), *Meioneta rurestris* (7.22), *Microneta viaria* (5.94), *Centromerus sylvaticus* (6.97), *Centromerita bicolor* (7.00), *Saaristoa abnormis* (8.26), *Macrargus rufus* (6.80), *Bathyphantes approximatus* (10.93), *Floronia bucculenta* (> 18.29), *Stemonyphantes lineatus* (6.45), *Linyphia triangularis* (>12.13), *Linyphia hortensis* (10.34), *Neriere peltata* (10.74), *Neriere clathrata* (7.28), *Neriere montana* (7.24), *Microlinyphia pusilla* (> 14.29), *Micrargus subaequalis* (< 6.00), *Tenuiphantes tenuis* (> 9.00), *T. zimmermanni* (> 9.00)

Kiritani, K., S. Kawahara, T. Sasaba & F. Nakasuji, 1972. Quantitative evaluation of predation by spiders on the green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps* Uhler, by a sight-count method. – Research in Population Ecology 13: 187-200.

Nyffeler, M., 1999. Prey selection of spiders in the field. – Journal of Arachnology 27: 317-324.

Nyffeler, M. & G. Benz, 1988. Prey and predatory importance of Micryphantid spiders in winter wheat fields and hay meadows. – Journal of Applied Entomology 105: 190-197.

Roberts, M.J., 1985. The spiders of Great Britain and Ireland. Vol. 1 & Vol. 3. – Harley Books, Colchester.

Roberts, M.J., 1987. The spiders of Great Britain and Ireland. Vol. 2. – Harley Books, Colchester.

Roberts, M.J., 1995. Spiders of Britain & Northern Europe. – Harper Collins Publishers, London.

Rovner, J.S., 1968. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). – Zeitschrift für Tierpsychologie 25: 232-242.

Samu, F., K.D. Sunderland, C.J. Topping & J.S. Fenlon, 1996. A spider population in flux: selection and abandonment of artificial web-sites and the importance of intraspecific interactions in *Lepthyphantes tenuis* (Araneae: Linyphiidae) in wheat. – Oecologia 106:228-239.

Siegel, S., 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. – McGraw-Hill Book Company Inc., New York.

Sunderland, K.D., 1996. Studies on the population ecology of *Lepthyphantes tenuis* (Araneae: Linyphiidae). – Bulletin SROP/WPRS 19: 53-68.

Sunderland, K.D., S.J. Ellis, A. Weiss, C.J. Topping & S.J. Long, 1994. The effects of polyphagous predators on spiders and mites in cereal fields. – Proceedings BCPC Conference - Pests & Diseases, 1994: 1151-1156.

Sunderland, K.D., A.M. Fraser & A.F.G. Dixon, 1986. Distribution of Linyphiid spiders in relation to capture of prey in cereal fields. – Pedobiologia 29:367-375.

Watson, P.J., 1998. Multi-male mating and female choice increase offspring growth in the spider *Neriere litigiosa* (Linyphiidae). – Animal Behaviour, 55: 387-403.



SPINNEN IN DE BOOMKRUIJEN IN ZUIDOOST AZIE

Christa Deeleman-Reinhold

Sparrenlaan 8, 4641 GA Ossendrecht (cdeeleman@planet.nl)

De spinnen in Nederland, daar wordt goed voor gezorgd, die zijn er aan het eind van deze eeuw waarschijnlijk ook nog. Maar in de tropen, in het bijzonder in de zo befaamde regenwouden, waar naar men zegt de grootste soortenrijkdom leeft en waarvan men nog zo weinig weet, worden ze in een sneltreinvaart uitgeroeid door snelle ontwikkelingen van het mensenras en de daarmee gepaard gaande gigantische aanslagen en plunderingen van de aarde en haar bewoners. Binnen een generatie zullen de mensapen uitgestorven zijn door vernietiging van hun leefmilieu, zegt het Wereld Natuurfonds. Maar hoe staat het met de diversiteit van de spinnen, en de kennis daarover?

Dat is mijn belangrijkste drijfveer geweest, 25 jaar geleden, toen ik mij op de taxonomie van de spinnen van Indonesië en omliggende gebieden ging toeleggen, voordat het definitief te laat zou zijn. Ik verkeerde in een