

Barbara Baehr

Zoologische Staatssammlung

Münchhausenstr. 21

D-8000 München 60

Zur Systematik, Phylogenie und Zoogeographie der *Tamopsis arnhemensis* - *circumvidens* - *tropica* Gruppe (Araneae, Hersiliidae) aus Australien.

Einleitung

Die Hersiliidae sind mit 5 Gattungen (*Hersilia*, *Hersiliola*, *Muricia*, *Tama*, *Tamopsis*) eine relativ kleine Spinnenfamilie mit tropischer bis warm gemäßigter Verbreitung. Leicht zu erkennen sind die Hersiliidae an ihren extrem langen hinteren seitlichen Spinnwarzen. Die meist arboricolen australischen Arten (MAIN 1967, RAINBOW 1900, 1904) besitzen zudem noch überaus lange Beine. Bis vor kurzem waren 4 Arten aus Australien bekannt. Heute umfaßt die australische Hersiliidenfauna 33 Arten (BAEHR & BAEHR 1987, Im Druck, In Vorb.) aus 2 Gattungen (*Hersilia*, *Tamopsis*).

Die Gattung *Tamopsis* wurde in unserer Revision 1987 neu eingeführt, weil die australischen als *Tama* beschriebenen Arten:

- a) Einen stark abgeleiteten ♂ Palpus besitzen.
- b) Baumbewohner ohne Netze sind, während die *Tama*-Arten anderer Länder unter Steinen oder in Mauerritzen in "Pholcus-ähnlichen" Netzen leben (RAINBOW 1904, SIMON 1892, SMITHERS 1945).

Merkmale

Die Merkmale und ihr Wert für die Aufspaltung in Guppen und Arten sind in BAEHR & BAEHR (1987) ausführlich beschrieben. Die Gliederung der Gruppen geschieht vor allem nach der Form des Prosomas. Während 3 der 4 *Tamopsis*-Gruppen einen relativ niedrigen bzw. gar keinen Augenhügel besitzen, zeichnet sich die *arnhemensis-circumvidens-tropica* (=a-c-t-) -Gruppe durch einen besonders hohen Augenhügel aus (Abb. 1).

Von besonderem Wert für die Artabgrenzung sind vor allem

die Merkmale der ♂ Palpen, die bei den Arten der a-c-t-Gruppe relativ kompliziert gebaut sind. Der Bulbus gliedert sich bei ihnen in ein außen, lateral gelegenes Tegulum (T), das mit der innen liegenden Lateratapophyse (LA) verbunden ist. An bzw. in dieser befindet sich der Embolus, der als Einführungs-embolus oder Anschlußembolus (sensu WIEHLE 1956) ausgebildet sein kann. Median erhebt sich eine tütenartig geformte Medianapophyse (MA), die immer einen Haken (H) besitzt (Abb. 2).

Auswertung der Palpenmerkmale nach phylogenetischen Kriterien
Die Verwandtschaftsverhältnisse der Hersiliidae sind im Ganzen gesehen sicherlich noch unzureichend bekannt. Dies hängt wahrscheinlich mit speziellen Anpassungen an die Umwelt zusammen. LEHTINEN (1967) stellt die Hersiliidae zwar in die Nähe der Urocteidae. Für diese Stellung sprechen jedoch nur wenig gute Merkmale. In Bezug auf die ♂ Palpen ist die australische Gattung *Tamopsis* vermutlich hoch abgeleitet und eine in sich recht einheitliche Gruppe. Sowohl an der MA wie an der LA lassen sich eine Reihe von Merkmalsänderungen erkennen, die eine morphologische Reihe mit ansteigender Kompliziertheit bilden. Die Merkmale sind in der Tabelle zusammengefaßt.

Den ursprünglichsten Zustand zeigt *T. arnhemensis*: MA tütenförmig, der glatte, obere Rand besitzt im hinteren Bereich einen kleinen Haken, die Membran innerhalb der MA ist ohne weitere Organe (Abb.3). LA gerade, spatelförmig; Einführungs-embolus frei und gerade (Abb. 8).

Bei allen übrigen Arten der a-c-t-Gruppe vergrößert sich der Haken an der MA und die LA verdreht sich (Synapomorphien).

Dieser Zustand bleibt bei *T. circumvidens* erhalten. Als abgeleitet gilt hier der in eine Schleife gelegte Einführungs-embolus auf der LA (Abb. 9).

Die restlichen Arten besitzen als Synapomorphie einen Anschlußembolus.

Als einfachste Form dieser Reihe kann *T. sp. 1* angesehen werden, bei der ein einfacher Anschlußembolus vorhanden ist. Als autapomorph anzusehen ist sicherlich der mediane Haken der MA (Abb. 2).

Die folgenden Arten tragen in der MA-Membran ein scopula-

Ähnliches Organ, das das Anheften der MA an die Epigyne vermutlich erleichtert. Außerdem sind die Fortsätze an der LA mit einer Membran (M) verbunden (Abb. 11), wie dies bei *T. tropica* der Fall ist (Synapomorphien).

Bei den anschließenden Arten erhöht sich der MA-Rand vor dem Haken (Abb. 6,7).

T. forresti und *T. trionyx* bilden einen Seitenzweig in der Entwicklungsreihe, so daß es fraglich ist, ob sie schon vor *T. tropica* oder erst jetzt abzweigen. Das LA-Ende spaltet sich in 3 lange Spitzen (Abb. 12, 13). Der MA-Haken vergrößert sich zu einem löffelförmigen Gebilde (Synapomorphien). Bei *T. forresti* rutscht das scopula-ähnliche Organ an den Rand und bildet dort eine Art zweiten Haken (Abb. 5; Autapomorphie für *T. forresti*).

Bei den 6 weiteren Arten ist das LA-Ende nur wenig ausgebuchtet (plesiomorph), die LA-Membran vergrößert sich und bekommt eine pigmentierte Schleife (Abb. 14-18), der Seitenrand knickt nach hinten um und bildet eine Falte (Abb. 14, F). Der MA-Rand erhöht sich stark vor dem Haken und die Seitenwand buchtet sich zu einem großen seitlichen Höcker aus (Abb. 6,7; Synapomorph). *T. fickerti* repräsentiert diesen Zustand.

Alle folgenden Arten besitzen einen Einschnitt an der LA-Membran (Abb. 15), wie es bei *T. perthensis*, als der ursprünglichsten Art dieser Gruppe der Fall ist.

Bei den übrigen Arten bildet sich eine sclerotisierte Spange (S) um den Einschnitt (synapomorph), die bei *T. occidentalis* und *T. sp. 2* gut ausgeprägt ist. Während *T. sp. 2* den ursprünglichen Zustand repräsentiert, kann *T. occidentalis* wegen ihrer gezähnten, umgeknickten Falte am LA-Ende als weiter abgeleitet gelten (Abb. 16).

Die restlichen beiden Arten gehören zu den höchst entwickelten Formen der behandelten Monocline. Synapomorphien: LA-Ende: Eine zweite Membran entwickelt sich im Einschnitt. Der Einschnitt selbst verkleinert sich. Die nach hinten umgeknickte Falte (F) wird zu einer Kante reduziert. *T. sp.* entspricht diesem Zustand. Autapomorphie: Die zur Kante reduzierte Falte des LA-Endes bildet einen Sporn (Abb. 18).

T. fitzroyensis steht am Ende dieser Entwicklungsreihe. Bei ihr hat sich auch die MA deutlich weiterentwickelt. Der MA-Rand bekommt Zähne, er ist gespalten und vor dem Haken stark aufgewölbt (Abb. 7). Die Membran am LA-Ende ist reduziert, während die Membran im Einschnitt vorhanden ist (Abb. 19). Ein Cladogramm verdeutlicht die hier erläuterten Verwandtschaftsverhältnisse (Abb. 20).

Die zoogeographische Verbreitung der behandelten *Tamopsis*-Arten und ihr Ursprung

Offensichtlich handelt es sich bei den *Hersiliidae* um eine pantropische Spinnenfamilie. Entsprechend der paleogeographischen Gegebenheiten können die *Hersiliidae* erst im Miozän von New Guinea aus über die Cape York Halbinsel nach Australien eingedrungen sein. Es ist jedoch auch eine Einwanderung über die asiatische Inselwelt ins Northern Territory und nach Westaustralien denkbar. Da relativ wenig über die *Hersiliiden*fauna des indopazifischen Raumes bekannt ist, kann die Rekonstruktion des Immigrationsweges nur an Hand der Verteilung der Arten und ihres phylogenetischen Status geschehen.

Die a-c-t-Gruppe hat sehr wahrscheinlich ihren Ursprung - wenn nicht außerhalb Australiens - in Nordaustralien, wo die ursprünglichste Art, *T. arnhemensis*, zu finden ist.

Ganz früh haben sich wahrscheinlich *T. circumvidens* und *T. sp. 1* abgespalten, die neben recht ursprünglichen auch hoch abgeleitete Merkmale besitzen. Die Arten leben im Südwesten und Westen von w.A. (Abb. 21; T_2 , T_3).

Gut nachvollziehbare Ausbreitungslinien zeigen die übrigen Arten. Der 1. Einwanderungsschritt geschah nach Nordqueensland (*T. tropica*). Danach teilen sich die Ausbreitungsrichtungen. Westlich der Great Dividing Range in Richtung Süden entstehen *T. forresti* (T_5) und *T. trionyx* (T_6). Entlang der Küste von Südqueensland, New South Wales über Victoria bis South Australia bleibt *T. fickerti* (T_7) als Art erhalten. In Südwestaustralien entsteht *T. perthensis*. Danach sind wieder 2 Ausbreitungsrichtungen zu erkennen. Die eine Linie führt entlang der Westküste Richtung Norden (*T. sp.2*; T_9) bis südlich des Great

Sandy Desert (*T. occidentalis*; T₁₀). Die andere Linie zieht im Innern nordwärts (*T. sp. 3*; T₁₁) bis nördlich der Great Sandy Desert (*T. fitzroyensis*; T₁₂) (Abb. 21).

Heute bildet diese Artenkette einen fast kompletten Kreis, der im Uhrzeigersinn rund um Australien verläuft (Abb. 21). Dabei sind die ursprünglichsten Arten an der Küste im Nordosten Australiens zu finden. Die offenen trockenen Wälder westlich der Great Dividing Range bieten andere klimatische Verhältnisse als der feuchte, küstennahe, östliche Teil, so daß hier neue Arten entstehen konnten. Entlang der Ostküste von Südqueensland bis zur Südküste von Südaustralien sind keine größeren Barrieren vorhanden. Entsprechend wird dieser Teil von nur einer Art besiedelt. Erst die Nullarbor Plain in Südaustralien bietet ein Hindernis für die weitere Ausbreitung. Während der Pluvialzeiten des Pleistozän, in dem ein feuchtes Klima herrschte, konnte die Barriere jedoch wiederholt überwunden werden. Entsprechendes gilt für die Halbwüstengebiete und die Great Sandy Desert in W. A.. Während der trockenen Interglacialphasen wurden die eingewanderten Populationen isoliert und entwickelten sich zu eigenen Arten. Der wiederholten Einwanderung über die Nullarbor Plain und der Aufspaltung in verschiedene Refugien ist es zu verdanken, daß heute in Südwestaustralien überraschend viele Arten aus der behandelten Gruppe vorkommen.

Literatur

- Baehr, B. & Baehr, M.: The Australian Hersiliidae (Arachnida: Araneae): Taxonomy, Phylogeny, Zoogeography. Invertebr. Taxon. 1, 351-437 (1987), Melbourne.
- Baehr, B. & Baehr, M.: On Australian Hersiliidae from the South Australian Museum (Arachnida, Araneae). Supplement to the Revision of the Australian Hersiliidae. Rec. South Austr. Mus.
- Hennig, W.: 'Phylogenetic Systematics'. University of Illinois Press: Urbana. (1966).
- Main, B. Y. : 'Spiders of Australia'. Jacaranda Press: Melbourne 1967.

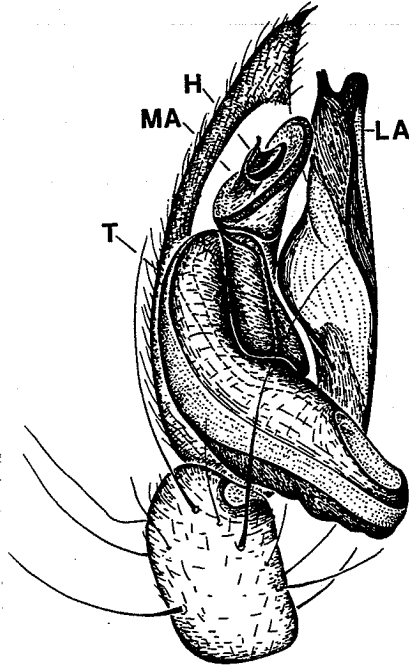
- Rainbow, W.J.: Description of some new Araneidae of New South Wales. No. 9. Proc. Linn. Soc. N.S.W. 25, 438-494 (1900).
- Rainbow, W.J.: Notes on the architecture, nesting habitats, and the life histories of Australian Araneidae, based on specimens in the Australian Museum. Rec. Aust. Mus. 5, 317-325 (1904).
- Simon, E. 'Histoire Naturelle des Araignées' Vol. 1 (1892).
- Smithers, R. H. N.: The Hersiliidae of South Africa. Trans. R. Soc. S. Afr. 31, 1-18 (1945).
- Wiehle, H.: Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). 28. Familie: Linyphiidae-Baldachinspinnen. In 'Die Tierwelt Deutschlands'. (Ed. F. Dahl) Vol. 44 (1956), Jena.

- Abb. 1: Prosoma;
T. circumvidens
 Abb. 2: Palpus lateral;
T. sp. 1
 Abb. 3-7: Medianapophyse
 von außen;
 (3) *T. arnhemensis*
 (4) *T. tropica*
 (5) *T. forresti*
 (6) *T. sp. 3*
 (7) *T. fitzroyensis*

H: Hacken
 LA: Lateralapophyse
 MA: Medianapophyse
 T: Tegulum



1



2



3



4



5



6



7

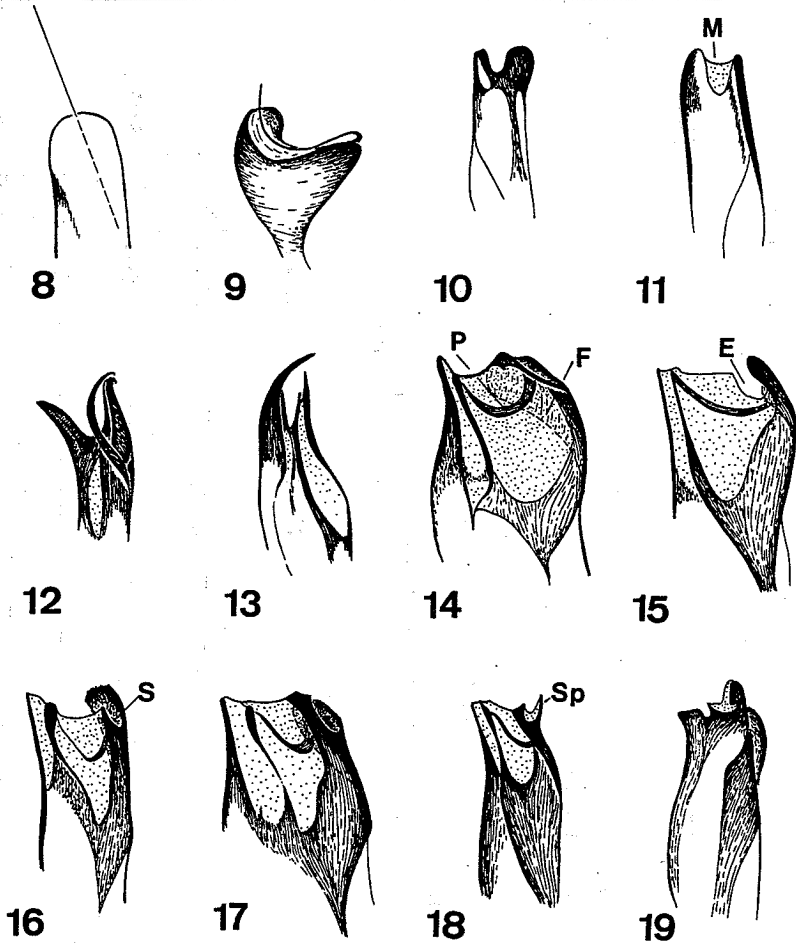
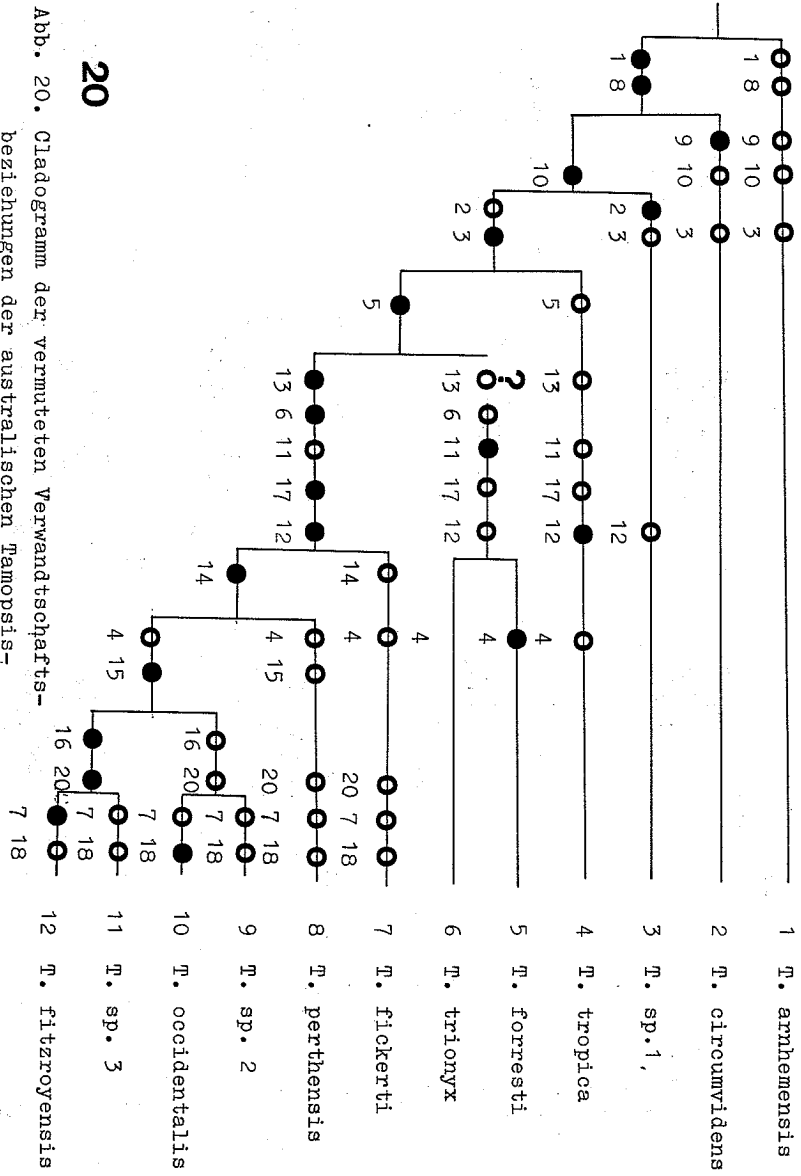


Abb. 8-19: Lateralapophysenende von außen; (8) *T. arnhemensis*, (9) *T. circurvidens*, (10) *T. T. sp. 1*, (11) *T. tropica*, (12) *T. trionyx*, (13) *T. forresti*, (14) *T. fickerti*, (15) *T. perthensis*, (16) *T. occidentalis*, (17) *T. sp. 2*, (18) *T. sp. 3*, (19) *T. fitzroyensis*.

E: Einschnitt, F: nach hinten umgeknickte Falte, M: Membran, P: pigmentierte Schleife, S: Spange, Sp: Sporn

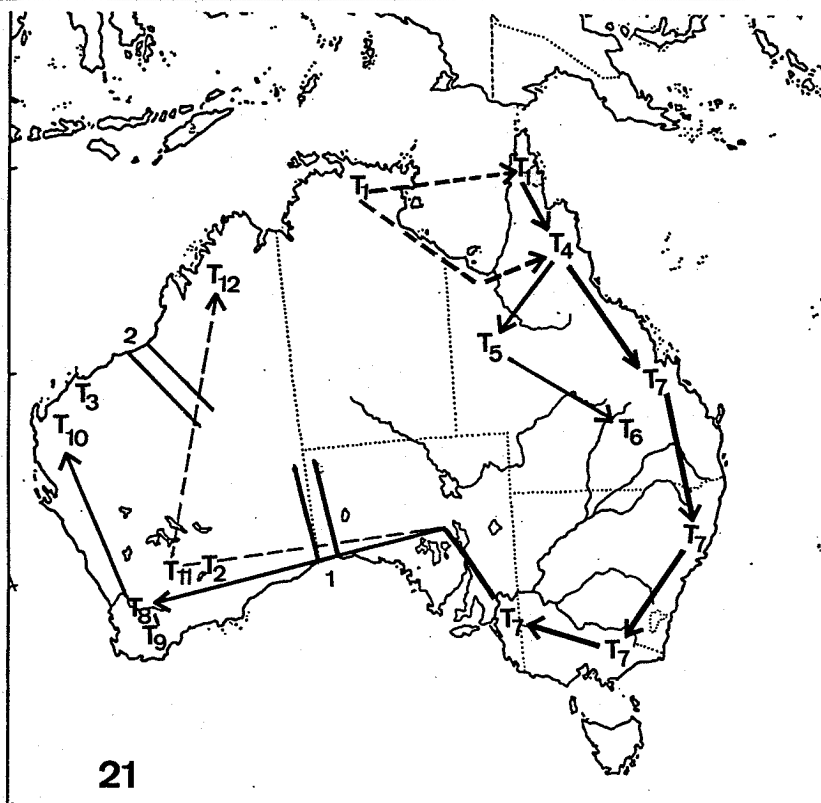


20

Abb. 20. Cladogramm der vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen der australischen *Ptilinopus*-Arten aus der a - c - t - Gruppe.

Tab.: Merkmale, die für die phylogenetische Konstruktion der australischen Tamopsis-Arten der arnhemensis-circumvidens-tropica-Gruppe benötigt werden.

Merkmale	Plesiomorpher Status	Apomorpher Status
1. MA-Apex-Rand	Mit kleinem Haken Abb. 3	Mit großem Haken Abb. 2, 4-7
2. Haken	Randständig Abb. 3	Mittelständig Abb. 2
3. MA-Membran	Ohne scopulaähnliches Organ Abb. 3	Mit scopulaähnlichem Organ Abb. 4-7
4. Scop.-ähnll. O.	Innerhalb der Membran Abb. 4, 6, 7	Außerhalb der Membran Abb. 5
5. MA-Apex-Rand	Ohne Erhebungen Abb. 4	Mit Erhebungen Abb. 6, 7
6. MA-Apex	Ohne Höcker Abb. 5	Mit Höcker Abb. 6, 7
7. MA-Apex-Rand	Ungezähnt Abb. 6	Gezähnt Abb. 7
8. IA	Gerade, spatelförmig Abb. 8	Gedreht Abb. 9-19
9. Embolus	Gerade Abb. 8	Schleifenförmig Abb. 9
10. Embolus	Einführungsembolus Abb. 8, 9	Anschlußembolus Abb. 10-19
11. IA-Spitze	Wenig ausgebuchtet Abb. 10	3 getrennte Spitzen Abb. 12, 13
12. IA-Spitze	Membran fehlt Abb. 10	Membran vorhanden Abb. 11, 14-19
13. IA-Membran	Ohne pigmentierte Schleife Abb. 11	Mit pigmentierter Schleife Abb. 14-18
14. IA-Membran	Ohne Einschnitt Abb. 11, 14	Mit Einschnitt Abb. 15-19
15. Einschnitt	Nicht sclerotisiert Abb. 15	Sclerotisiert Abb. 16-19
16. Sclerot. E.	Ohne Membran Abb. 15-17	Mit Membran Abb. 18, 19
17. Falte (F)	Nicht vorhanden Abb. 10-13	Vorhanden Abb. 14-17
18. Falte (F)	Ungezähnt Abb. 14, 15, 17	Gezähnt Abb. 16
19. Falte (F)	Nicht reduziert Abb. 14-17	Reduziert zu einer Kante Abb. 18, 19



21

Abb. 21. Migrationsrouten der a-c-t-Gruppe:
 (T₁) *T. arnhemensis*, (T₂) *T. circumvidens*
 (T₃) *T. sp. 1*, (T₄) *T. tropica*, (T₅) *T.*
forresti, (T₆) *T. trionyx*, (T₇) *T. fickerti*,
 (T₈) *T. perthensis*, (T₉) *T. sp. 2*, (T₁₀) *T.*
occidentalis, (T₁₁) *T. sp. 3*, (T₁₂) *T.*
fitzroyensis. Barrieren: 1 Nullarbor Plain,
 2 Great Sandy Desert.

Ch. Küchler: Wurde der vorgestellte Stammbaum, beruhend auf den männlichen Geschlechtsorganen, auch anhand anderer Merkmale überprüft?

Baehr: Eine Überprüfung fand anhand der Epigynen statt. Dabei ließ sich kein so eindeutiger Entwicklungsverlauf feststellen.

Haupt: Inwieweit wurden die Palpenorgane südostasiatischer Arten in die phylogenetischen Betrachtungen mit einbezogen?

Baehr: Soweit Material aus Museen und aus der Literatur verfügbar war, wurden die männlichen Palpen mit dem australischen Material verglichen. Es ergaben sich deutliche Unterschiede hinsichtlich Median- und Lateralapophyse, so daß keine direkten Verwandtschaftsbeziehungen zu den untersuchten Tamopsis-Arten zu erkennen waren.

Deeleman: Haben Sie in dieser Gruppe sympatrische Arten gefunden?

Baehr: Ja, im Südwesten von Australien.

Moter: Haben Sie auch Material aus Zentral-Australien gesammelt?

Baehr: Nein. Ich selbst habe nur in Nordwest-Australien gesammelt. Das übrige Material stammt aus Museen. Sicherlich kommen aber noch weitere Arten vor, was durch ergänzende Untersuchungen bestätigt werden müßte.