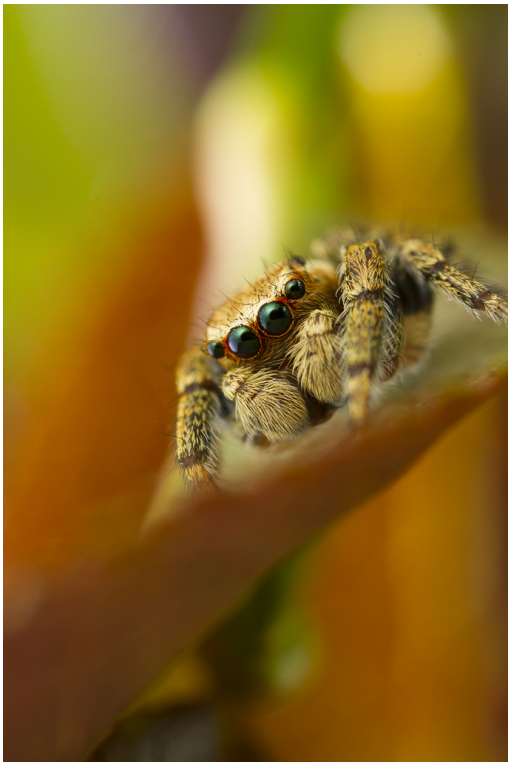
UPPSALA
UNIVERSITET

Ögonens inverkan på Hoppspindlar och hur detta reflekteras i form av beteende och kognition.



Erik Karlsson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2015
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Ögonens inverkan på hoppspindlar och hur detta reflekteras i form av beteende och kognition.

Erik Karlsson

Sammandrag
Hoppspindlar är den största gruppen av arter inom gruppen spindlar, inom palpkäkar. Spindlar är duktiga jägare och är allmänt kända för sitt byggande av fångstnät som bland annat hjälper dem i deras jakt på föda. Spindlar har två delar, framkropp och bakkropp.
De har åtta ögon som kan vara placerade på olika ställen på framkroppen även om minst ett par alltid är riktade framåt. Ögonen hos hoppspindlar är uppdelade efter funktion, de ögon som är riktade framåt är de primära och de på sidan är laterala hjälpögon. Hos de främre ögonen är retinan uppdelad i fyra lager som har olika mottaglighet för olika våglängder. Ögonen på sidan är betydligt mindre och kan inte skapa bilder, istället är de känsliga för rörelser och hjälper spindeln att se i periferi.
Andra grupper av spindlar har betydligt sämre syn och förlitar sig oftare på vibrationer i marken istället. Undantag är krabbspindlar, vargspindlar och hjulspindlar som har bra syn, men inte i närheten så bra som hoppspindlarna.
Jakttaktikerna är väldigt blandade hos hoppspindlarna, men deras taktik bygger ofta på att de smyger sig nära bytet och hoppar på det. Vissa arter har satt i system att jaga andra spindlar, medan andra äter nektar. Hoppspindlar uppvisar även komplicerade och färgglada parningsdanser, hanen visar upp sig för honan och förutom att han dansar, ”spelar” han även genom att skapa vibrationer i marken.
På senare tid har hoppspindlarnas läraktighet och kognition fått mer uppmärksamhet. Mycket tyder på att de är betydligt mer intelligenta än vad man tidigare trott, och man har börjat undersöka hur ett så enkelt och litet nervsystem kan ge upphov till så många komplicerade och plastiska uttryck. Allt detta anser jag har sitt ursprung i spindelns välutvecklade ögon.
I denna uppsats kommer jag beskriva hur hoppspindlarnas ögon ser ut och hur de fungerar. Jag kommer även att presentera några beteenden samt diskutera hur ögonen gett upphov till något som liknar kognition.

Inledning

Familjen Hoppspindlar (Lat. salticidae) är den största gruppen organismer inom ordningen spindlar (Arachnida) med ca 5000 arter (Maddison *et al.* 2008). De är lätt igenkännbara med sina två stora framåtriktade ögon, och flertalet mindre ögon runtom. Bara de främre ögonen skapar en bild, de andra är till för att upptäcka rörelser. Andra spindlar har inte lika stora och välutvecklade ögon, utan använder oftare ögonen enbart för att upptäcka rörelse. Spindlar i allmänhet har olika konfiguration när det kommer till ögon, vissa har större ögon riktade framåt medan andra har flera ögon riktade framåt. Oftast reflekterar detta spindelns levnadssätt. Oftast har spindlar åtta ögon (Hu *et al.* 2012). Precis som alla andra spindlar har hoppspindlar sina åtta ben placerade på framkroppen (cephalothorax), där även ögon och käkar är placerade, samt deras ”hjälpben” (pedipalperna). Bakkroppen (abdomen) innehåller alla större organ. Hoppspindlar är inte särskilt stora, de är mellan 1-22 mm och storleken beror på art.
Spindlar skiljer sig från andra grupper av artropoder, genom att de har tvådelad kropp och chelicerae – palpkäkar– som gett gruppen dess namn. Spindlarnas palpkäkar är ofta modifierade och innehåller giftblåsor, dessa används för att injicera byten med enzymer som både dödar och påbörjar nedbrytningen av födan. Spindlar kan bara äta flytande föda och med hjälp av enzyminjektionen kan de effektivt dricka sin mat. Spindlar producerar silke från ett par körtlar på bakkroppen och tråden används till att bygga nät och för att fånga föda. Det finns undantag: vissa spindlar jagar sina byten på andra sätt och bygger därmed inte nät. Detta

eftersom det är mycket resurs- och energikrävande process att bygga nät.
Hoppspindlars speciella förmåga är att de är bra på att hoppa. De gör detta genom att förskjuta kroppsvätskan till benen och därmed få kraft för att förflytta sig långa sträckor. Spindlar är även kända för att ha en stor variation i fråga om livsstil och har stor utbredning. De finns på alla kontinenter utom Antarktis. (Invertebrate Zoology, 7th edition)

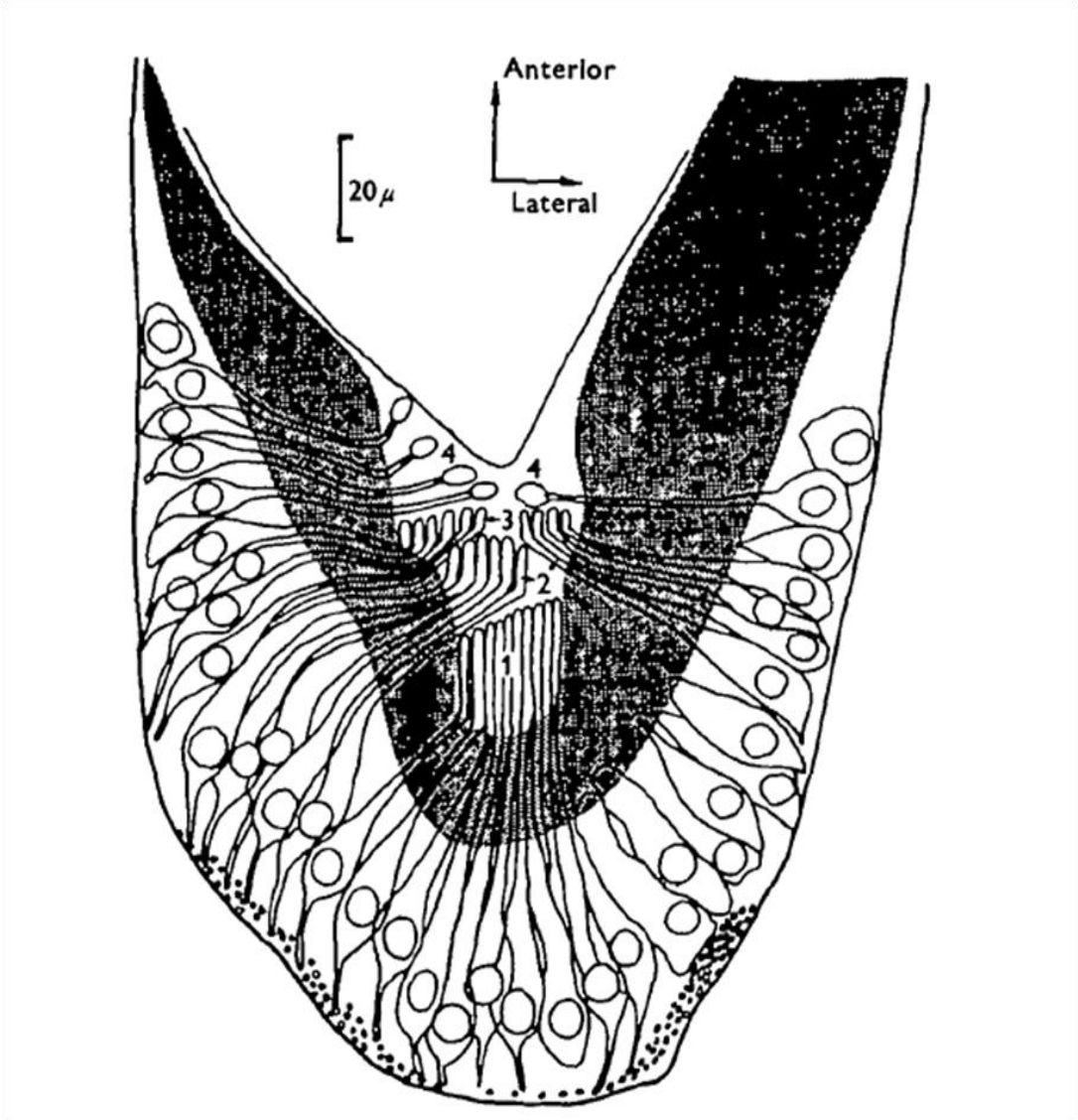
Ett av de viktigaste sinnesorganen som djur har är ögon. De enklaste ögonen kan inte skapa bilder, utan kan bara uppfatta ljusintensitet. Det finns många olika lösningar för att skapa ett effektivt öga och bara inom leddjuren finns en enorm mängd exempel på olika sådana lösningar.
Både Insecta (insekter) och Crustacea (kräftdjur) har facettögon som är uppbyggda av sammansatta enheter bestående av små linser med en fotoreceptor vardera som skapar en sammansatt bild av omgivningen. Konstruktionen är utmärkt för att se rörelser men upplösningen av omgivningen blir betydligt sämre.
Spindlar (och skorpioner) har inte facettögon, utan enkla ögon med en lins. Hos spindlar är ögonen uppdelade efter funktionalitet, där perifera och främre ögonen har olika uppgifter. Periferiögonen på sidan av cephalotorax, är specialiserade för att uppfatta rörelse och är byggda av ett enkelt lager av receptorer, dessa ögon kan inte röra sig (Land 1969) .
De primära ögonen (eller de främre ögonen) är annorlunda byggda och betydligt viktigare för spindeln än de perifera ögonen (eller de laterala ögonen). Det verkar som om periferiögonen fungerar som hjälpögon för att uppfatta objekt i periferin, medan de främre ögonen är vitala för all annan form av visuellt input. Det vill säga, utan det främre paret kan spindeln inte se, jaga byten eller uppfatta sin omgivning på ett effektivt sätt (Land 1969).
De flesta andra grupper av spindlar har inte lika bra syn som hoppspindlar, utan använder oftare vibrationer och kemiska ämnen som sensoriska stimuli (Hu *et al.* 2012). Några av de få undantagen är vargspindlar, krabbspindlar och vandringsspindlar som har bra syn, men inte i närheten av den syn som hoppspindlarna uppvisar.

På senare tid har forskning om hoppspindlar tagit en spännande vändning. Förutom att hantera ämnen som beteenden och jakt, börjar nu forskning titta på saker så komplicerade och kontroversiella som kognition och avancerade beteenden av olika slag hos dessa små djur. Allt detta anser jag har sitt ursprung i hoppspindelns ögon, baserat på den information som jag funnit i tillgänglig litteratur.
I denna text kommer jag gå igenom hoppspindlars ögon och syn, och hur detta kopplas till deras beteenden i form av jakt och parningsritualer. Jag kommer även att göra jämförelser med några andra grupper av spindlar som också har välutvecklad syn. Jag kommer slutligen att diskutera kopplingen mellan kognition och väl utvecklad syn.

Ögonens uppbyggnad och funktion

Hoppspindlars syn
De primära ögonen har en hornhinna som är en del av exoskelettet i cephalotorax. Bakom hornhinnan sitter en lins som även den är fast, däremot verkar retinan kunna flyttas framåt och bakåt med hjälp av sex stycken muskler för att kunna fokusera objekt på rätt sätt (Land 1969).
Ögonen är formade som tuber med retinan i botten. De primära ögonen har till skillnad från de laterala ögonen möjlighet att röra sig så de kan fokusera på olika objekt, spindelns ögon riktas 30°åt all håll utan att framkroppen behöver röra sig (Tarsitano och Andrew 1999).
Retinan består av flera olika lager med olika funktion, det finns totalt fyra olika lager(I,II,III och IV) med fotoreceptorer, där lager I ligger djupast på botten av tuben och lager IV ligger

närmast linsen. Lagren med receptorer överlappar varandra, skillnaden mellan lager I och II är inte så stora, men receptorerna i lager I sitter direkt i pigmentet i botten av ögat, medans lager II har sina fotoreceptorer i kanten av ögontuben (Land 1969).
Dessutom verkar avståndet mellan fotoreceptorerna skilja mellan lager I och II, där lager I har ett avstånd på 1,7µm mellan sina fotoreceptorer och lager II har 2,4µm (Land 1969).
Fotoreceptorerna ligger tätt packade i mitten av tuben, men de är mer spridda i kanten av tuben



Figur 1
Uppbyggnaden av ögat hos hoppspindlar, med lager I-IV markerade.
Använd med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren
(Land 1969)

Lager III liknar lager II på det sättet att III också sticker ut från kanten av tuben. Lager IV är dock annorlunda. Till skillnad från de tidigare lagren som har stavlika fotoreceptorer som är organiserade i hexagonala mönster, har inte lager IV samma organisation. Receptorerna ser annorlunda ut, de är korta, tjocka och ellipsformade. Dessutom verkar dessa celler reflektera ljus av vissa vågländer, men vad syftet med detta är verkar ännu vara oklart (Land 1969). Denna separation av lager kan vara kopplad till upptag av ljus av olika våglängder där mellanrummen i de olika lagren (II-III) tillåter ljus med viss vågländ att passera. Detta ger upptag på olika nivåer och hjälper till att skapa en skarpare bild av omgivningen (Land 1969). Land (1969) gjorde antagandet att receptorerna i lager I borde vara känsliga för långa våglängder (rött ljus) och receptorerna i lager II och III bör vara känsliga för kortare våglängder i det blå-gröna spektrat. Land (1969) diskuterade även att receptorerna i lager IV möjligen är känsliga för UV-strålning. Men det var Terikita och Nagata (2014) som slutligen fann att lager IV faktiskt är känslig för UV-ljus.

Enligt Nagata *et al* (2014) har spindlar en speciell mekanism för att kunna se olika djup. Djupseende är mycket viktigt om man vill kunna hoppa och inte hamna fel, speciellt när det kommer till hoppspindlar som har stort behov av att vara precisa, vars primära jaktstrategi är att smyga sig på sitt byte och överrumpla dem. Det verkar som om hoppspindlarna med hjälp av ögats uppdelningar i lager, kan få en ofokuserad bild på lager II som ger information om avstånd. Hjärnan jämför bilden som formas på lager I och lager II för att kunna avgöra hur långt det är till objektet framför spindeln. Det vill säga de bedömer avstånd beroende på vilken grad av fokus de olika bilderna har på de olika lagren (Terikita och Nagata 2014). Hoppspindeln behöver till skillnad från människor, endast ett öga för att uppfatta djup, detta eftersom djupseendet är beroende av ögats konstruktion och inte av binokulär syn. Hos människor kan man till viss grad uppfatta djup även med ett öga, men denna förmåga minskar snabbt med ökat avstånd (Terikita och Nagata 2014). Så är alltså inte fallet för hoppspindeln.

De laterala ögonen (sidoögonen) verkar enbart ha fotoreceptorer för grönt ljus vilket antyder att monokromatisk syn är viktigt för spindlars rörelsesyn (Terakita och Nagata 2014).
Det bakre ögonparet verkar vara känsliga för blått och ultraviolett ljus. Det finns skillnader i vilka tekniker som användes vid undersökningen av hoppspindlarnas ögon. Land (1969) gjorde tunna snitt av spindelns öga för att kunna undersöka ögats struktur och uppbyggnad i mikroskop. Land (1969) använde även ett oftalmoskop för att bestämma de olika nivåerna för fokusering av ljuset. Detta till skillnad från Terikita och Nagata (2014) som har använt immunohistologiska metoder för att färga in pigmenten och elektrofysiologi för att avgöra pigmentens känslighet för de olika ljusintensiteterna.

Hoppspindlar har således separerat hög färgupplösning i ett par ögon och periferiseende i de övriga sex ögonen, medan vi människor har allt i ett ögonpar. Denna uppdelning hos hoppspindlarna kan vara en kompensation för deras mindre storlek, det vill säga de får skapa en ny lösning eftersom de är så små. Det kan alltså vara så att det krävs viss storlek för att effektivt sätta samman rörelsesyn och fokuserad högupplöst syn i ett och samma öga. Dessutom tar den optiska tuben upp en stor del av cephalotorax bara för att kunna få rätt brännvidd för fokusering av objekt och föremål (Nagata *et al* 2012, Supèr and Romeo 2014). Retinan hos hoppspindlar regleras av muskler som kan rotera och flytta retinan vertikalt och lateralt beroende av vad som behövs för att fokusera bilden (Land 1969).
Allt detta för att kunna få så bra upplösning och fokus på valt objekt som möjligt.

Andra spindlars syn
Till skillnad från hoppspindlar har andra grupper av spindlar inte samma extraordinära syn. Detta märks också tydligt genom att det finns betydligt färre studier gjorda på synen hos

andra spindlar än hoppspindlar.
Flera spindelgrupper har någon form av färgseende, men inte i närheten av hoppspindelns nivå på upplösning. Några exempel på dessa inkluderar vargspindlar, krabbspindlar, vandringsspindlar och hjulspindlar som alla är beroende av syn för predation.
De flesta spindlar har i stället dålig syn, och förlitar sig oftare på kemiska stimuli och vibrationer för att uppfatta omvärlden (Rovner 1968). Enligt Hu *et al*. (2012) så verkar vissa spindlar (bland annat krabbspindlar) använda UV ljus för att skapa kontrastskillnader mellan byte och bakgrund vid predation på till exempel blommor.

Beteenden

Jakt

Eftersom hoppspindlar har så bra syn, är det kanske inte förvånande att ögonen är spindelns primära redskap för jakt. När hoppspindlar jagar så ser de till att vrida kroppen och ”analysera” miljön innan de försöker hoppa på sitt byte (Tarsitano och Andrew 1999) .

Hoppspindlar uppvisar ett flertal speciella beteenden, speciellt när det kommer till jakt, som är högst beroende av syn. Spindeln studerar sitt byte innan den likt en liten katt hoppar på det. Vissa arter av hoppspindlar är araneofager det vill säga de jagar andra spindlar. Dessa hoppspindlar är arter från underfamiljen Spartaeinae som anses vara en av de mest fylogenetiskt ursprungliga grupperna i släktträdet. Släktet *Portia* (Cross och Jackson 2015) har studerats och uppvisar beteenden som annars enbart återfinns hos ryggradsdjur. Araenofager använder olika taktiker för att ta sitt byte och en av anledningarna att just *Portia* är så välstuderad är att släktet är så flexibel när det kommer till sitt jaktbeteende (Jackson *et al.* 2002). Taktikerna de främst använder är att jaga byten genom att hoppa på dem, skapa fångstnät eller invadera andra spindlars nät. Och den mest välstuderade metoden är när de angriper spindlar i deras eget nät.(Jackson *et al.* 2002)

Det finns flera sätt för en araneofag att angripa sitt byte. Antingen kan de skapa vibrationer i bytets nät, för att locka den närmre och sedan äta den. Detta fungerar inte alltid eftersom nätbyggande spindlar har ett mycket välutvecklat vibrationssinne och luras inte alltid av detta. Men *Portia* har fler taktiker, när bytesspindeln väl fångar en insekt i sitt nät, kämpar insekten emot och det blir mycket rörelse i nätet. Araneofagen utnyttjar att bytet är upptagen av ”bakgrundsbuller” och närmar sig nätspindeln medans den är upptagen med sitt byte (Jackson *et al*. 2002). Eftersom araneofagen endast rör sig när nätet skakar, blir det mycket svårare för nätspindeln att upptäcka sin fiende (Jackson *et al*. 2002). Här dyker en av de märkliga egenskaperna som denna grupp med spindlar besitter, nämligen så kallad ”glue immunity” eller lim-immunitet (Su *et al*. 2007) som göra att araneofagen kan kliva på den klibbiga delen av nätet utan att fastna. Detta gör att de med lätthet kan röra sig på sitt offers nät.

Trots detta kan ändå nät-invasionen misslyckas, men det finns ännu ett sätt som spindeln kan angripa sitt offer. Det är här som planeringen och flexibiliteten verkligen syns tydligt Hoppspindeln kan ta sig upp för närliggande träd och använda sin silkestråd för att fira ned sig och anfalla sitt byte i dess eget nät. Vad är då det avancerade med detta? För att kunna ta sig till en plats där spindeln kan fira ned sig måste den flytta på sig på ett sådant sätt att den förlorar bytet ur sikte, men ändå vet spindeln var bytet kommer vara om den rör sig upp för stammen. Det vill säga spindeln måste aktivt planera i förväg vad den ska göra innan den utför sin handling. Denna typ av planerade beteenden brukar inte observeras hos evertebrater utan främst hos ryggradsdjur med betydligt större hjärna (Cross och Jackson 2015).
Förutom instinktiva jaktbeteenden verkar även hoppspindlar vara läraktiga när det kommer till att jaga. I en studie genomförd av Bartos och Szczepko (2012) testade de unga spindlars förmåga och taktik vid jakt, samt hur dessa ändrades över tid. Testgrupperna av spindlar var

uppdelade efter ålder; unga <1 vecka, juvenila mellan 13 och 16 veckor och adulter från 59 veckor och uppåt. I testen som genomfördes fick en spindel sitta i ett testområde, varpå ett bytesdjur släpptes in i arenan. Jaktbeteende och taktik noterades. Spindlarna uttrycker olika beteenden för jakt på byten av olika slag. Större byten som inte kan fly effektivt blev ofta anfallna framifrån utan att spindeln behövde vara försiktig eller smyga. Byten som har potential att snabbt fly, blev påsmugna med stor försiktighet. Det enda avvikande beteendet var att de unga spindlarna hade större svårigheter med att jaga tripsar än andra byten (stritar och fjärilslarver). Detta kan bero på flera saker, men den främsta enligt författarna var att tripsarna är mycket aktiva och de unga spindlarna hade större svårigheter med att anfalla dem direkt framifrån. Fångstfrekvensen var högre hos något äldre spindlar vilket tyder på att de genom erfarenhet blivit bättre jägare. Även avståndet innan spindeln hoppade på sitt byte, blev kortare hos äldre spindlar (Bartos och Szczepko 2012).

Även andra spindlar använder syn för att jaga och ett exempel på detta är krabbspindlarna som sitter på blommor i väntan på byten. Vanligen består dessa av bin eller fjärilar (Bhaskara *et al*. 2009). Även om de inte använder synen på samma sätt som hoppspindlarna, finns det en annan märklig egenhet hos krabbspindlarna. Vissa byter färg efter bakgrund (Oxford och Gillespie 1998, Chittka 2001) och det verkar som att de kan använda UV-ljus för att se kontrasten mellan Bakgrund och byte. Enligt Cihttka (2001) kan honor av arten *Misumena vatia* reversibelt ändra färg mellan vitt och gult.

I en studie av Ortega-Escobar och Ruiz (2014) studerade författarna hur vargspindeln *Lycosa tarantula* navigerade i mörker. *L. tarantula* navigerar genom så kallad vägintegrering (Path integration), något som flertalet evertebrater gör, bland annat arter inom Hymenoptera som bin och humlor, som använder polariserat ljus för att hitta till och från platser.
I de tester som författarna använde testades om syn eller känsel spelade störst roll för att navigera till spindelns bohål. Genom att täcka över ögonen kunde de se att synen spelade roll, då blinda spindlar inte kunde hitta tillbaka hem igen

Även spindelfamiljen vandringsspindlar (*Ctenidae*) har studerats när det kommer till ljus och navigation. Zopf *et al.* (2013) studerade hur Vandringsspindeln *Cupiennius salei* använde synen för att navigera på natten då den jagar. I en tidigare studie av Fenk *et al.* (2010), som Zopf *et al.* (2013) baserar sin studie på, studerade de hur *C. salei* använde syn i kombination med luftflöde och vibrationer i marken för att uppfatta omgivningen. Men de fann även att enbart syn räckte för att spindeln skulle uttrycka anfallsbeteenden. Baserat på detta kunde Zopf *et al.* (2013) genomföra experiment för att avgöra vilka väglängder som ögonen kunde uppfatta. De fann att de var mycket dåliga på att upptäcka korta vågländer inom det synliga spektrat, resten det vill säga den blå delen, samt grön och rött fungerade bra. Dessutom fanns receptorer för UV-strålning, men det är inte helt säkert att de aktivt används.

Rörelsemönster och dess betydelse för synen
Eftersom hoppspindlar använder sin syn till flera olika saker som jakt och att upptäcka hot, måste den kunna avläsa andra spindlars beteenden, både samma art och andra arter. Detta görs bäst genom att studera och använda specifika rörelsemönster.

Enligt en artikel av Land (1972) har hoppspindlar (i detta fall i form av arten *Metaphidippus harford*) sex olika rörelsebeteenden: gång framåt och bakåt, hopp, vrida kroppen åt höger och vänster samt att gå i sidled. Enligt Land (1972) ska detta beteende - det vill säga vilka ben som används vid rörelserna ovan – vara mer eller mindre universellt hos alla spindlar.
De olika rörelsemönstren används för olika typer av beteenden, men sätten som rörelserna används på är olika. Till exempel så är gång bakåt ett typiskt försvars- eller avvaktande

beteende hos spindeln. Ofta är det främre benparet lyft ovan marken i kombination med att den backar. Gång i sidled uppvisas ofta av hanhoppspindlar vid uppvaktning av honor. Hanen rör sig i sicksack likt en krabba när denne närmar sig honan, mer om detta nedan. När en spindel rör sig i naturen använder de självfallet en kombination av alla sorters rörelser för att ta sig fram.
Land (1972) diskuterar vidare att mekanismen bakom benrörelserna medieras av två neurologiska mekanismer, en för rörelse framåt och en för rörelse bakåt, det vill säga två sådana ”motorprogram” per sida. Detta skulle innebära att svängrörelserna medieras av att ena benparet har ”framåt” -signalen igång och andra benparet har ”bakåtsignalen” igång vilket skulle resultera i en svängning. Detta är viktigt att veta, då detta är grunderna för parningsdanserna och rörelser för jakt.

Tidigare studier på evertebrater med sådana rytmiska rörelser (som spindelns benrörelser) har påvisat en mekanism som genererar oscillationer. Denna skapar ett rörelsemönster och anpassar denna via feedback från de delar som påverkas, i detta fall benen hos spindeln, men exempel på andra evertebrater med liknande motormönster är kräftor som använder denna mekanism för att skapa kontraktioner till sina simrörelser i vatten.
Land (1972) argumenterar att denna mönstergenerator (”pattern generator”) kan vara en förklaring till spindlarnas rörelsemönster, men poängterar att det måste finnas en regulativ mekanism inbyggd i systemet eftersom - enligt Lands observationer - spindelns mönster kan stanna av, och återupptas där den stannade, något som en vanlig mönstergenerator inte hade gjort. Mönstergeneratorer i andra organismer startar om från början om rörelsen avbryts. Mönstergeneratorer är nerver som inte behöver en sensorisk signal för att generera rörelser. Tidiga experiment på vertebraters ryggrad visade att vissa nerver kunde generera rörelsemönster i frånvaro av signaler från centrala nervsystemet. (Kiehn och Butt 2003)
Då denna typ av mekanism självfallet inte är unik för vertebrater finns den även hos spindlar men nerverna som genererar detta mönster är lokaliserade i den centrala ganglion som finns i cephalotorax (Land 1972).

Neuroner som genererar signaler utan externt stimuli finns som exempel hos människan i form av vagusnerven som fungerar som hjärtats pacemaker. Spindlarnas mekanism måste alltså ha ett sätt att lagra ”minnet” av var benens position är för att kunna pausa oscillationen (Land 1972). Antagligen skiljer sig inte spindlars nervsystem avsevärt från andra det hos andra artropoder, men det kan alltså finnas en mekanism hos dessa för att kontrollera rörelser för korta sträckor.
Input från ögonen reglerar hastigheten på rörelserna, både i avseende på vridande av kroppen och vid rörelse framåt och bakåt. Det verkar som om ögonen är mycket viktiga för korrekt kontroll av benrörelserna, det vill säga ögon-ben- återkopplingen för reglering av benens position (Land 1972).

Parning

Hoppspindlar

Precis som hos många andra djurgrupper så finns sexuell selektion representerad även hos spindlar. Och självfallet syns detta tydligt hos hoppspindlarna med färgglada hanar och grå honor. Det intressanta med hoppspindlar, är att de har avancerade parningsritualer. Parningsdansen som det mest kan liknas vid, är en kombination av ritualiserade rörelser, trummande med pedipalperna och uppvisande av hannens färger.
Färgerna tros vara kopplade till hanens kvalitet (Taylor *et al*. 2014) och är beroende av födotillgången, eftersom pigmenten är kostsamma - ur energisynpunkt - att producera.

Hanens färg skulle då indikera att han är av extra bra kvalitet.

Även om det förekommer variation i den exakta sammansättningen av parningsdansen, finns några gemensamma drag: när hanen upptäcker honan börjar han visa upp sig genom att vifta med benen och visa sina färger. Om honan stannar kvar och inte hoppar iväg eller går till anfall, fortsätter hanen sin uppvisning genom att gå närmre och fortsätter sin dans och trummar med sina ben och/eller pedipalper (Taylor och McGraw 2013). Detta kan ta lång tid, skalan minuter till timmar. Om honan fortfarande sitter kvar, börjar hanen att röra vid henne med sina främre ben, varpå han ofta försöker klättra upp på henne för att kopulera (Taylor och McGraw 2013).
Hanarnas pedipalper är designade för att kunna överföra spermier till honans könsöppning. Hanens testiklar finns i abdomen, men inför parning placerar hanen en droppe med spermier på ett litet nät och absorberar vätskan i sina pedipalper där spermierna lagras (Invertebrate Zoology, 7th edition).

Trots hoppspindlarnas goda syn, använder de även vibrationer för att kommunicera. Oftast som komplement. Robert R Jackson (1977) genomförde en studie där han undersökte om hoppspindelarten *Phidippus johnsoni* använde sig enbart av syn eller om de även kompletterade synintrycken med hjälp av vibrationer när hanar försökte uppvakta honor. Han testade om det till och med kunde bero på omständigheterna vilken av de två som var viktigast.
Honor av *P. johnsoni* och andra arter av hoppspindlar, bygger bon där de vilar över natten samt lägger ägg och byter skal (”ömsar skal”), ofta i ihoprullade blad som sitter ihop med spindeltråd. När hanarna försöker få honans uppmärksamhet, om honan i fråga är i sitt bo skapar de vibrationer i trådarna med sina ben, bakkropp och pedipalper. Om honan är mottaglig tar sig hanen in i boet och parar sig med honan där. Alternativt om honan inte är könsmogen, bygger hanen ett eget bo i närheten och övervakar honan till dess att hon blir mogen för parning (Jackson 1977). Om honan inte är i sitt bo, använder hanen vanliga parningsritualer som beskrivs ovan. Jackson (1977) testade även om de olika parningsbeteendena var syn- eller vibrationsbaserade.
När spindlarna var exponerade för rött ljus, och mat i form av en fluga introducerades, reagerade de inte på visuella signaler, flugan krockade i ett av försöken med en av hannarna och denne såg inte flugan. Spindlar som rörde sig i arenan krockade med varandra vid flera olika experiment med olika individer, vilket indikerar att de inte kunna se varandra ordentligt. Parningsbeteendet med vibrationssignaler förekom även under rött ljus, från vilket författaren drog slutsatsen att den ena av hanens parningsbeteenden var beroende av syn och den andra var beroende av vibrationssignaler (Jackson 1977).
Det vill säga, under vissa förhållanden kunde hanarna med framgång använda enbart vibrationer för att uppvakta honan, när synen inte räckte till.

Andra spindlar
Även andra arter av spindlar har ritualiserade parningsbeteenden, även om de oftare använder vibrationer och feromoner i större utsträckning än visuella stimuli. Därför spelar synen en betydligt mindre roll för spindlar i allmänhet, undantaget är då de fåtal grupper som jag presenterat i denna text.
Som tidigare nämnts finns andra grupper av spindlar med väl utvecklad syn, som vargspindlar och krabbspindlar. De använder sin syn för att jaga, men deras ögon är inte lika väl utvecklade som hoppspindlar. Syn är viktigt för parningsbeteenden, men vibrationer spelar minst lika stor roll, om inte en ännu större för dessa arter (Rovner 1968).

Medvetenhet och kognition

Jag kommer i påföljande stycke diskutera ett relativt nytt och komplicerat ämne, så jag ber läsarna att hålla ett öppet sinne och inte omedelbart avfärda diskussionen som meningslös. Det är även viktigt att poängtera att jag anser att synen är direkt kopplad till utvecklandet av en högre grad av kognition. Jag upplever det som en logisk följd av att ha välutvecklade ögon, att även ha möjligheten att ta in och ta hand om visuella signaler som ger möjlighet till att ge uttryck till avancerade beteenden och kanske till och med medvetande.

Läraktighet

Hoppspindlar uppvisar en hög grad av läraktighet. I ett experiment genomfört av Liedtke och Schneider (2014), testade de läraktighet hos hoppspindelarten *Marpissa muscosa*. De belönade spindlar med droppar av sockerlösning som var färgade i blått eller gult. Syftet var att lära spindlarna att söka en specifik färg för belöning. I påföljande försök valde man att byta belöningsfärg och istället ha citronsyra i den färgade droppe som tidigare representerade belöning, detta för att se hur snabbt de lärde sig att associera motsatt färg med belöning, och därmed också se hur plastisk deras nervsystem är med avseende på minne. Överraskande nog var spindlarna mycket snabba på att lära sig ändrade färg/belöningsstimuli. Detta kan bero på att de i naturen jagar olika typer av byten och att dessa kräver olika taktiker för att fångas. Därmed har det varit en stor evolutionär fördel att kunna anpassa beteende efter byte, vilket utvecklat förmågan till den snabba förändringen av taktik och att byta association (Liedtke och Schneider 2014).

I en artikel av Sih och Del Giudice (2012) diskuterar författarna en möjlig förklarningsmodell till kognitiva beteenden i andra organismer än människor. Modellen hanterar olika mekanismer för lagring och hantering av information hos artropoder och hur detta påverkar deras beteenden och skillnader mellan individer inom samma art. Beteendetyper (eller personlighet om man så vill) finns inom många icke-mänskliga organismer, där vissa individer är mer skygga och långsamma, medan andra är snabba och framåt i okända situationer. Personligheter och skillnader i dessa, är en ekologisk fördel, då variation är en förutsättning för evolution. Personligheterna är ett reslutat av avvägningar mellan olika generella beteenden och födosökningsstrategier som hastighet mot precision, hög risk mot stor belöning och låg risk mot liten belöning (Sih och Del Giudice 2012).
Exempelvis så kan ett djur välja att springa ikapp sitt byte med hög hastighet, men då förlora exaktheten i anfallet (hastighet vs precision). Alternativt kan de smyga sig på bytet långsamt och försiktigt, i med detta kan de då anfalla med precision. Detta leder ofta till att snabba risktagande djur har mer att vinna och att förlora, men får potentiellt en större belöning om anfallet lyckas (mycket föda eller bra boplats). I motsats kan ett försiktigt djur vara mer säker en längre tid, men får kanske mindre belöning. Dessa avvägningar visar olika strategier som kan leda till framgång och att inte en ensam strategi behöver vara den ”bästa”.
Personlighet påverkar alltså vilken strategi djuret till en början väljer, men erfarenhet och minnen kan komma att påverka hur djuret lär sig hantera nya situationer och detta kan leda till att djuret ändrar sina strategier efter hur omständigheterna ser ut. Det vill säga riskbedömning och aktiva val. Personligheten påverkar även om huruvida djuret tar in specifik information från omgivningen, om den ignorerar ny information, eller om information tas in men inte märkbart påverkar djurets beteende (Sih och Del Giudice 2012).

Jag har tidigare diskuterat att hoppspindlar verkar vara läraktiga och snabba på att lära om

gamla stimuli (Liedtke och Schneider 2014), detta är ett typiskt exempel på hur avvägningar fungerar, spindeln behöver erfarenhet för att modifiera sitt medfödda beteende i jaktsituationer och liknande. Tack vare deras snabba om-associering kan de anpassa sig. Alla djur klara inte detta, många djur behöver olika lång tid att skapa nya associationer och det varierar på individnivå väldigt mycket (Liedtke och Schneider 2014).
Enligt författarna (ovan) är djärva och aggressiva individer oftare sämre på att lära om (”reversal learning”) och det tar längre tid för dem att lära. Beteende och personlighet skulle alltså påverka kognitiva förmågor och strategier.
Självfallet spelar även miljön in som variabel, till exempel om miljön är instabil och fluktuerar ofta. Där blir informationen snabbt utdaterad och det finns en stor fördel med att ha snabb bearbetning av den nya informationen så man har ett övertag mot andra individer. Kognitiva beteenden som att planera i förväg och mentala planer kan alltså reflekteras av jaktbeteenden som att vara långsam och försiktig, det vill säga, de som tar sig tid för att samla in den information som behövs för att göra en komplett mental ”karta” (Sih och Del Giudice 2012).

Diskussion

Det är mycket intressant att läsa de senaste årens artiklar som behandlar hoppspindlar och det fokus som nu tydligt börjar sippra in i litteraturen; kognition och självmedvetenhet. Människan har alltid ansett att det kräver stora hjärnor för att kunna påvisa avancerade beteenden, men på senare tid har flera artiklar (personlig observation) börjat behandla ämnet med att även organismer som Artropoder påvisar kognitiva förmågor. Ofta när man pratar om kognition ger man sig in på en farlig stig, kantad av missförstånd. Jag är medveten om att kognition och ”sinne” är komplicerade termer och det finns ingen enhetlig definition.
Det finns dock vissa författare som försöker skapa bra definitioner, och det finns några som Donald R. Griffin och Gayle B. Speck (2003) använder i sin reviewartikel: ”New evidence of animal consciousness” som jag tycker känns relevanta.
De definierar kognition som förmågan att ta in och bearbeta information från sinnesorganen, och använda denna information för att fatta beslut, samt att medvetandet kan ses som det subjektiva tillståndet och förmågan att kunna tänka och känna (det vill säga känslor om de kan uppleva eller känna sådant) kring saker.

Många ser fortfarande kognition som unikt för människan, att vi skulle vara ensamma om att uppfatta vår omgivning. Men det verkar snarare som att kognition är ett kontinuum eller en gradient av nervsystemsprocesser än något som är en exakt definition.
Många djur uppvisar stor grad av medvetna processer och jag tror att nästan ingen har lyckats undvika videor på kråkor som löser komplexa problem, eller elefanter som förstår att de ser sig själva i speglar. Men när det kommer till mycket små djur med mycket små och enkla hjärnor blir bilden något komplicerad.
Hur kan en hjärna stor som ett knappnålshuvud hantera den mängd information som krävs för att kunna skapa korrekt respons till sin miljö med den plasticitet som behövs?
Jag tror –personligen– att svårigheten med att förstå andra djurs kognition är (främst) att vi inte kan sätta oss in i andra djurs situation och att vi egentligen inte kan applicera vårt eget sätt att uppleva världen på andra djur, det är svårt att ge objektiva bevis för subjektiva upplevelser.
Det kan vara så att Descartes syn på djur, som stimuli–respons maskiner har präglat vår syn på andra organismer.
Hoppspindlar har uppenbarligen en förhöjd insikt om omgivningen, vilket studier presenterade i min text mer eller mindre påvisar. Det finns vissa kriterier som hoppspindlar uppfyller som jag tror är viktiga för att kunna utveckla avancerade beteenden. De är aktiva jägare. Djur som aktivt jagar måste ha en viss grad av plasticitet för att kunna anpassa sig

efter att deras byten ändrar sina beteenden när de till exempel flyr. Att anpassa sig efter sitt byte innebär ett ganska hårt selektivt tryck och detta kan komma leda fram till beteenden med hög plasticitet, det är åtminstone vad jag anser.
Att djur har personlighet, kan alla djurägare intyga, men hur långt ”ner” i livets träd dessa egenskaper sträcker sig är svårt att säga. Som ovan sagt (Sih och Del Giudice 2012) finns personligheter och drag hos artropoder såväl som hos ryggsträngsdjur.

Spindlar har uppenbarligen förmågan att använda sig av sökbilder (”search images”) när de jagar sina byten, annars skulle inte hoppspindeln kunna planera i förväg och släppa sitt byte ur synhåll. Spindeln behöver alltså ett effektivt nervsystem för att kunna ta hand om all information som den tar in och den måste kunna skapa ett beslut om hur den tänker agera för att ta sitt byte.
I en reviewartikel av Robert R Jackson och Fiona Cross (2011) diskutera de att sökbilder som används av spindlar snarare är selektiv uppmärksamhet (”selective attention”) som är ett typiskt kognitivt drag som finns även hos människor. De poängterar även att hoppspindlarna var snabba med att skapa sökbilder, ibland efter bara en exponering för visuellt eller kemiskt stimuli i form av lukt.

Jag tänker som avslutning säga att även då det genomförts många studier på ämnet hoppspindlar med många olika varianter av frågeställningar och infallsvinklar, så känner jag ändå att det finns mycket kvar att göra. Eftersom hoppspindlar är den största gruppen av spindlar och har så varierade livsstil måste det finnas mycket mer att upptäcka.
Det jag mest känner att jag saknar är studier av hoppspindlarnas nervsystem. Jag fann en artikel som hanterade ämnet, men det poängterades även att det är svårt att studera spindlars nervsystem i levande individer då de ofta dör av att deras blod snabbt läcker ut när man gör hål i exoskelettet.

Jag tror inte att hoppspindlarna skulle haft möjligheten att kunna utveckla sin kognitiva förmåga om de inte varit byten såväl som jägare. Om det finns ett selektivt tryck för att vara snabbt anpassningsbar, kommer hjärnan tvingas bli mer plastisk. Nu har detta skett genom att spindlarna utvecklat en bra syn, men det skulle kunna vara så att samma sak kan uppstå med andra sinnen än ögon, som hörsel och lukt, men detta återstår att ordentligt undersöka hos spindlar, eller andra djur.

Jag hoppas att det kommer mycket mer inom snar tid på denna front och jag tror att även med all forskning som genomförts, vi bara skrapat på ytan av spindlarnas fantastiska värld.

Tack

Jag vill tacka Anna Karlsson, Erik Elgh, Veronica Gyllenram och Irene Söderhäll som läst och gett mig konstruktiv kritik på mitt arbete. Jag vill även tacka The Journal of Experimental Biology som lät mig använda bilden på hoppspindelns öga.

Referenser

Bartos M, Szczepko K. 2012. Development of prey-specific predatory behavior in a jumping spider (Araneae: Salticidae). Journal of Arachnology **40**: 228–233.

Bhaskara RM, Brijesh CM, Ahmed S, Borges RM. 2009. Perception of ultraviolet light by crab spiders and its role in selection of hunting sites. Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology **195**: 409–417.

Chittka L. 2001. Camouflage of predatory crab spiders on flowers and the colour perception of bees (Aranida : Thomisidae/Hymenoptera : Apidae). Entomologia Generalis **25**: 181–187.

Cross FR, Jackson RR. 2015. Solving a novel confinement problem by spartaeine salticids that are predisposed to solve problems in the context of predation. Animal Cognition **18**: 509–515.

Edward E. Rupert, Richard S. Fox, Robert D. Barnes, 2003. Invbertebrate zoology: a functional evolutionary approach. 7th edition. Cengage Learning.

Hu Z, Liu F, Xu X, Chen Z, Chen J, Li D. 2012. Spectral transmission of the principal-eye corneas of jumping spiders: implications for ultraviolet vision. The Journal of Experimental Biology **215**: 2853–2859.

Jackson RR. 1977. Courtship versatility in the jumping spider, Phidippus johnsoni (Araneae: Salticidae). Animal Behaviour **25**, Part 4: 953–957.

Jackson RR, Cross FR. 2011. Spider Cognition., in: Casas, J. (Ed.), Advances in Insect Physiology, Vol **41**: Spider Physiology and Behaviour - Behaviour. Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd, London, pp. 115–174.

Jackson RR, Pollard SD, Cerveira AM. 2002. Opportunistic use of cognitive smokescreens by araneophagic jumping spiders. Animal Cognition **5**: 147–157.

Kiehn O, Butt SJB. 2003. Physiological, anatomical and genetic identification of CPG neurons in the developing mammalian spinal cord. Progress in Neurobiology **70**: 347–361.

Land MF. 1969. Structure of the Retinae of the Principal Eyes of Jumping Spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in Relation to Visual Optics. Journal of Experimental Biology **51**: 443–470.

Land MF. 1972. Stepping Movements Made by Jumping Spiders During Turns Mediated by the Lateral Eyes. Journal of Experimental Biology **57**: 15–40.

Liedtke J, Schneider JM. 2014. Association and reversal learning abilities in a jumping spider. Behavioural Processes **103**: 192–198.

Maddison WP, Bodner MR, Needham KM. 2008. Salticid spider phylogeny revisited, with the discovery of a large Australasian clade (Araneae: Salticidae). Zootaxa **1893**: 49–64.

Oxford GS, Gillespie RG. 1998. Evolution and Ecology of Spider Coloration. Annual Review of Entomology **43**: 619–643.

Rovner JS. 1968. An analysis of display in the lycosid spider Lycosa rabida Walckenaer. Animal Behaviour **16**: 358–369.

Sih A, Del Giudice M. 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences **367**: 2762–2772.

Su KF, Meier R, Jackson RR, Harland DP, Li D. 2007. Convergent evolution of eye ultrastructure and divergent evolution of vision-mediated predatory behaviour in jumping spiders. Journal of Evolutionary Biology **20**: 1478–1489.

Supèr H, Romeo A. 2014. Coding depth perception from image defocus. Vision Research

105: 199–203.
Tarsitano MS, Andrew R. 1999. Scanning and route selection in the jumping spider Portia labiata. Animal Behaviour **58**: 255–265.
Taylor LA, Clark DL, McGraw KJ. 2014. Natural variation in condition-dependent display colour does not predict male courtship success in a jumping spider. Animal Behaviour **93**: 267–278.
Taylor LA, McGraw KJ. 2013. Male ornamental coloration improves courtship success in a jumping spider, but only in the sun. Behavioral Ecology **24**: 955–967.
Terakita A, Nagata T. 2014. Functional Properties of Opsins and Their Contribution to Light-Sensing Physiology. Zoological Science **31**: 653–659.