

# 皱胸尖裂姬蜂对机敏异漏斗蛛的拟寄生行为 及其发育特征

刘科科<sup>①</sup> 王占峰<sup>②</sup> 陈志武<sup>①</sup> 蒙泽元<sup>①</sup> 蒋平<sup>①</sup> 肖永红<sup>①\*</sup>

① 井冈山大学生命科学学院 吉安 343009; ② 井冈山大学艺术学院 吉安 343009

**摘要:** 寄生蜂是蜘蛛的主要天敌类群之一,但寄生于漏斗蛛的寄生蜂种类较少,且缺乏相关寄生蜂的详细研究报道。我们研究了皱胸尖裂姬蜂(*Oxyrrhexis rugosus*)对机敏异漏斗蛛(*Allagelena difficilis*)的拟寄生,旨在揭示蜘蛛寄生蜂的拟寄生行为及其发育特征。显微镜下观察了12头机敏异漏斗蛛头胸部背面的皱胸尖裂姬蜂卵,并以均值法统计了皱胸尖裂姬蜂各发育阶段的历期,进一步观察了皱胸尖裂姬蜂寄生机敏异漏斗蛛后对寄主的影响。交配后的雌性皱胸尖裂姬蜂经过寻找、降落、蛰刺蛛体后伺机将卵产在机敏异漏斗蛛的头胸部背面后部;孵化后的皱胸尖裂姬蜂幼虫头部形成一个特殊摄食导管,通过摄食导管获取蛛体的营养;幼虫随着龄期增长,体色由浅变深,历期约10 d;幼虫老熟后在蛛网的漏斗状管道内结茧化蛹,蛹期约为12 d;成体雌、雄蜂寿命约为11 d,皱胸尖裂姬蜂的平均生活史周期约为33 d。皱胸尖裂姬蜂寄生后对寄主蜘蛛的行为和生活状态造成了严重的影响,随着幼虫龄期增长被寄生机敏异漏斗蛛不再进食、蜕皮,活动减少,蛛体逐渐萎缩,直至老熟幼虫离开蛛体时,蜘蛛死亡。该研究不仅增加了漏斗蛛寄生性天敌的已知种类,而且初步了解了以漏斗蛛为寄主的姬蜂的产卵行为、后代的发育特征以及对寄主蜘蛛的影响,这将为研究蜘蛛寄生蜂及其与寄主蜘蛛之间的化学通讯和协同进化提供重要的基础资料。

**关键词:** 皱胸尖裂姬蜂; 机敏异漏斗蛛; 拟寄生; 寄主蜘蛛

**中图分类号:** Q958    **文献标识码:** A    **文章编号:** 0250-3263 (2015) 06-931-09

## Parasitoidism of the Ichneumon *Oxyrrhexis rugosus* on the Funnel-web Spider *Allagelena difficilis* and Developmental Characteristics of the Parasitoid

LIU Ke-Ke<sup>①</sup> WANG Zhan-Feng<sup>②</sup> CHEN Zhi-Wu<sup>①</sup> MENG Ze-Yuan<sup>①</sup>  
JIANG Ping<sup>①</sup> XIAO Yong-Hong<sup>①\*</sup>

① College of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009; ② College of the Arts, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 31060282, 31560592), 江西省自然科学基金项目(No. 20151BAB204015), 井冈山大学自然科学基金项目(No. JZ1302), 井冈山大学生命科学学院院级大学生创新创业计划项目;

\* 通讯作者, E-mail: yonghongxiao01@126.com;

**第一作者介绍** 刘科科, 男, 硕士研究生; 研究方向: 蜘蛛行为和生态学; E-mail: liukeke\_1986@126.com。

收稿日期: 2015-03-04, 修回日期: 2015-10-20 DOI: 10.13859/j.cjz.201506012

**Abstract:** Parasitoid wasps are one of the main natural enemy groups of the spiders. However, the parasitoid wasps of funnel-web spiders are known little so far. The parasitoidism of the ichneumon *Oxyrrhexis rugosus* on the funnel-web spider *Allagelena difficilis* were studied here in order to reveal the parasitoid behavior and developmental characteristics of the parasitoid. Twelve eggs of *O. rugosus* on *A. difficilis* were observed under the stereo microscope. Developmental periods of the ichneumons and their effects on host spiders was recorded and analyzed. Our results showed that mated females of *O. rugosus* struggled to lay an egg on the posterior surface of the cephalothorax of *A. difficilis* after searching, landing and stinging the spider (Fig. 2a, b). The ichneumon larvae consumed nutrition from the host spiders by a particular sucking tube piercing into the spider body (Fig. 2b - e, 3a). Body color of the larvae turned from light to dark during their developmental duration, which was about 10 days (Fig. 2c - f). At the end of the 3<sup>rd</sup> instar, the larvae left the spider bodies and spun a cocoon in the tunnel of the spider funnel-web (Fig. 2g). Pupation took place in the cocoon and the adult emerged from the pupa in about 12 days (Fig. 4b - e). The adult females and males lived about 11 days. Life cycle of the ichneumon was around 33 d. Behavior and living of the host spiders were severely affected with the development of the parasitoid *O. rugosus* on their bodies. After the ichneumonid larvae hatching, the host spiders didn't prey and molt anymore and became thinner and less active. The host spiders died after the larvae left their bodies (Fig. 3a - c). This study reported a parasitoid natural enemy of the funnel-web spider and explored detail information about the parasitoid and the host, such as oviposition behavior and developmental characters of the ichneumonid *O. rugosus*, and the effect of parasitoid on the spider *A. difficilis*. It may benefit further studies on chemical communication and coevolution between the parasitoids and the host spiders.

**Key words:** *Oxyrrhexis rugosus*; *Allagelena difficilis*; Parasitoid; Host spider

蜘蛛是一类具有丰富捕食技能的节肢动物，利用网套、跳跃、追踪、埋伏、伪装、模仿等方法捕获猎物，因此成为陆地生态系统中捕食手段多样的动物杀手之一。尽管这种捕食者技能全面，但同时也具有众多天敌，包括线虫（Poinar 1987）、蜘蛛（Jackson 1992, Harland et al. 2004）、昆虫（Blackledge et al. 2000）、鱼类（Foelix 2010）、两栖类（Spiller et al. 1998）、鸟类（Gunnarsson 2007）、哺乳类（Shiel et al. 1991, Wolz 1992）中的一些动物，其中最主要的天敌为蜘蛛和昆虫中的寄生蜂和寄生蝇。寄生蜂和寄生蝇通过拟寄生方式将卵产在寄主蜘蛛体表或体内，卵发育为幼虫后取食蜘蛛的营养，因此成为一种特殊的蜘蛛天敌。由于蜘蛛寄生蜂通过引诱、麻痹、拟态等多种策略成功将卵寄生于蜘蛛的卵囊和体表上，从而为后代提供良好的营养（LaSalle 1990, Eberhard 2000,

Brambila et al. 2001, Gonzaga et al. 2007），因此成为研究蜘蛛和蜘蛛寄生蜂行为学专家所关注的热点。

目前全世界已知的蜘蛛寄生蜂共有 9 科 294 种（杨庭榜等 2013），分别为跳小蜂科（Encyrtidae）、姬小蜂科（Eulophidae）、广肩小蜂科（Eurytomidae）、蚁科（Formicidae）、姬蜂科（Ichneumonidae）、蛛蜂科（Pompilidae）、金小蜂科（Pteromalidae）、缘腹细小蜂科（Scelionidae）和泥蜂科（Sphecidae），然而已知寄生于漏斗蛛的寄生蜂只有 3 科 30 种，分别为蛛蜂科 24 种，姬蜂科 5 种，缘腹细小蜂科 1 种。其中有关姬蜂科寄生蜂拟寄生在漏斗蛛上的研究较少，仅有沟姬蜂属的 *Gelis meabilis* (Eason et al. 1967) (寄主为斑点草地蛛 *Agelenopsis naevia*)、日本短食姬蜂 *Brachyzapus nikkoensis* (Gauld et al. 2006, Matsumoto 2009)

和日本大食姬蜂 *Zabrachypus nikkoensis* (Masumoto et al. 2002) (寄主均为缘漏斗蛛 *Agelena limbata* 和家隅蛛 *Tegenaria domestica*) 3种漏斗蛛的寄生蜂被报道过。

机敏异漏斗蛛 (*Allagelena difficilis*) 是农田和茶园害虫的重要天敌之一, 研究其寄生性天敌对揭示“蜘蛛寄生蜂—寄主蜘蛛—害虫”之间的关系以及保护农田、茶园漏斗蛛具有重要的意义。因此, 本文以皱胸尖裂姬蜂 (*Oxyrrhexis rugosus*) (姬蜂科: 尖裂姬蜂属) 对机敏异漏斗蛛的拟寄生为研究内容, 观察了皱胸尖裂姬蜂对机敏异漏斗蛛的寄生行为、取食寄主行为、幼蜂的发育阶段特征以及寄主漏斗蛛被寄生后的生化变化, 揭示皱胸尖裂姬蜂成功寄生机敏异漏斗蛛的策略及其拟寄生行为特征, 并阐明它的行为对寄主蜘蛛的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 机敏异漏斗蛛和皱胸尖裂姬蜂的采集和饲养

机敏异漏斗蛛成体、亚成体和幼蛛于2014年7月到10月采自井冈山自然保护区大井村茶园(26.572°N, 114.131°E, 海拔964 m)。带回实验室后在体视显微镜(蔡司Discovery V12体式变焦显微镜 Zeiss Stereo Discovery V12 Zoom Microscope System)下挑选出蛛体上带有寄生蜂卵的个体, 单头饲养在方形塑料盒(长17.5 cm, 宽11.5 cm, 高5.5 cm)中, 并对寄主蜘蛛进行编号, 每隔2 d饲喂红头苍蝇(*Lucilia sericata*)1次, 每次3头。待寄生的皱胸尖裂姬蜂羽化后, 标注与寄主蜘蛛相同的号码, 并喂以10%的蜂蜜水, 每天上下午更换新鲜的蜂蜜水。实验室饲养条件为, 温度(26±1) °C, 湿度65%±10%, 光周期为L13:11D, 即光照13 h, 黑暗11 h。

### 1.2 皱胸尖裂姬蜂对机敏异漏斗蛛的寄生行为及其发育历程

将以上寄生于机敏异漏斗蛛并羽化得到的雌、雄皱胸尖裂姬蜂放入自制昆虫笼(40 cm×

50 cm×30 cm)中, 待其交配后, 将未被寄生的机敏异漏斗蛛引入昆虫笼, 观察雌蜂对机敏异漏斗蛛的攻击行为, 并拍照、标记出被攻击的蜘蛛个体。将雌蜂攻击过的机敏异漏斗蛛置于体视显微镜下观察, 对携带有寄生蜂卵的寄主单头饲养并进行编号, 共计12头。分别观察、统计12粒寄生卵的发育情况, 包括卵期、1龄幼虫期(破卵后)、2龄幼虫期(绒毛膜颜色转化为灰白色)、3龄幼虫期(幼虫老熟期)、蛹期、成虫期的发育情况及寄主变化情况。皱胸尖裂姬蜂幼虫龄期的判定依据 Matsumoto (2009) 对日本短食姬蜂的描述, 测量幼虫大小并拍照。

### 1.3 皱胸尖裂姬蜂寄生对机敏异漏斗蛛的影响

记录寄生蜂卵期、1龄幼虫期、2龄幼虫期、3龄幼虫期、蛹期、成虫期时寄主机敏异漏斗蛛对红头苍蝇的取食情况。并通过机械振动, 观察和记录寄生蜂各历期内其寄主机敏异漏斗蛛在蛛网上的活动情况。幼虫离开寄主蜘蛛后, 将寄主置于体视显微镜下, 用解剖针分离头胸部和腹部, 观察头胸部寄生部位并拍照。

## 2 结果

### 2.1 皱胸尖裂姬蜂后代的寄生

机敏异漏斗蛛为昼行性, 通常情况下活动在漏斗管道周围(图1)。

交配后的雌性皱胸尖裂姬蜂约48 h后开始寻找寄主机敏异漏斗蛛, 发现寄主后首先降落到寄主的网上, 等待机敏异漏斗蛛爬出“漏斗管道”, 或者雌蜂直接爬进其管道中(图2a); 蜘蛛发现皱胸尖裂姬蜂后, 快速冲向雌蜂, 张开前两对步足, 同时螯牙左右张开, 发动攻击。寄生蜂突然蛰刺机敏异漏斗蛛处于攻击状态的步足, 待其麻痹后, 迅速爬上蜘蛛背部, 通过产卵管将卵排在蛛体的头胸部后部表面, 即刻离开蛛体。所有被雌性皱胸尖裂姬蜂攻击的机敏异漏斗蛛均为成熟或者亚成熟的蜘蛛个体, 而幼蛛未被产卵寄生。

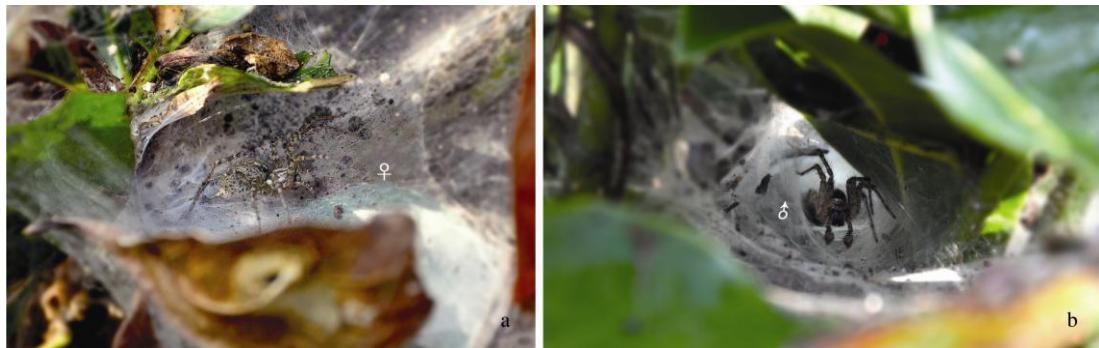


图 1 机敏异漏斗蛛栖息地

Fig. 1 The habitat of *Allagelena difficilis*

a. 雌蛛; b. 雄蛛。a. The adult female; b. The adult male.

## 2.2 锯胸尖裂姬蜂卵和幼虫的发育

锯胸尖裂姬蜂卵孵化后(图 2b),刺穿蜘蛛的体表,通过幼虫体表绒毛膜与蜘蛛的内腔相接,在寄生部位形成了一个导管状结构(图 3a, b),其幼虫头部与导管相融合,以此吸食蛛体的血淋巴,成为摄食导管。幼虫 1 龄期时,体色为透明泛白色,虫体紧附蛛体头胸部后方(图 2b, c),历时约为 5 d。2 龄时,虫体颜色变深,呈灰白色,虫体明显增大(图 2d, e),历时约为 3 d。3 龄时,为老熟幼虫,长度约 1 cm,呈灰褐色(图 2f),历时约为 2 d。老熟幼虫蜕掉头部与蛛体相连的摄食导管,依靠腹部瘤突、钩刺,通过身体蠕动,脱离蛛体(图 2f, 3c),结茧于蛛网上(图 2g)。从卵到老熟幼虫发育大约需要 10 d。

## 2.3 锯胸尖裂姬蜂的结茧和化蛹

锯胸尖裂姬蜂老熟幼虫腹部具有两排瘤突和较多的钩刺(图 4a),依靠瘤突和钩刺可稳定地停留在蛛丝上,任意爬行,通过头部摆动吐丝,并连接附近蛛丝形成稳定支撑点,结网在蛛网上,形成虫茧,茧长约 15.27 mm,开始为白色。老熟幼虫蜕皮后形成裸蛹,为米色。一段时间后,虫茧颜色变深,为黄褐色,蛹的颜色也相应变深(图 4b, c),蛹长约 6.67 ~ 10.30 mm。锯胸尖裂姬蜂蛹期约为 12 d。另外,虫茧结于漏斗网上,隐藏于漏斗管道内,形成

了很好的伪装,避免了天敌的捕食。

## 2.4 锯胸尖裂姬蜂成虫的形态特征

锯胸尖裂姬蜂雌蜂(图 4d)体长约 11.73 mm,前翅长约 8.48 mm。体黑色,腹部节间为白色环带,胸部中央为黄色;触角柄节、梗节红褐色,其他节黑褐色;步足前跗节和胫节为黑褐色,其他分节为褐色。翅薄且透明,翅脉黑褐色,可反射多种光色。雄蜂(图 4e),体长约 8.74 mm,前翅长约 6.37 mm,颜色与雌蜂相似。成虫寿命为 9 ~ 14 d。锯胸尖裂姬蜂发育历期约为 33 d。

## 2.5 锯胸尖裂姬蜂寄生后对蜘蛛活动和取食的影响

锯胸尖裂姬蜂幼虫孵化后,通过摄食导管吸取蜘蛛营养物质(图 3a)。锯胸尖裂姬蜂幼虫 1 龄时,人为机械振动蛛网,机敏异漏斗蛛会有少量的活动,从漏斗网主管道中爬出到次管道或者外网。锯胸尖裂姬蜂幼虫 2 龄时,机械振动蛛网,机敏异漏斗蛛仅有极少反应,即停留于漏斗管道内进行少量缓慢爬行,基本不在外网活动。锯胸尖裂姬蜂 3 龄时,老熟幼虫从蛛体离开,此时蜘蛛死亡(图 2f)。随着锯胸尖裂姬蜂幼虫的发育(图 2b ~ e),被寄生的机敏异漏斗蛛雌、雄蛛不再进食,头胸部、腹部出现明显的萎缩,生长迟滞,不再蜕皮(图 3b, c)。

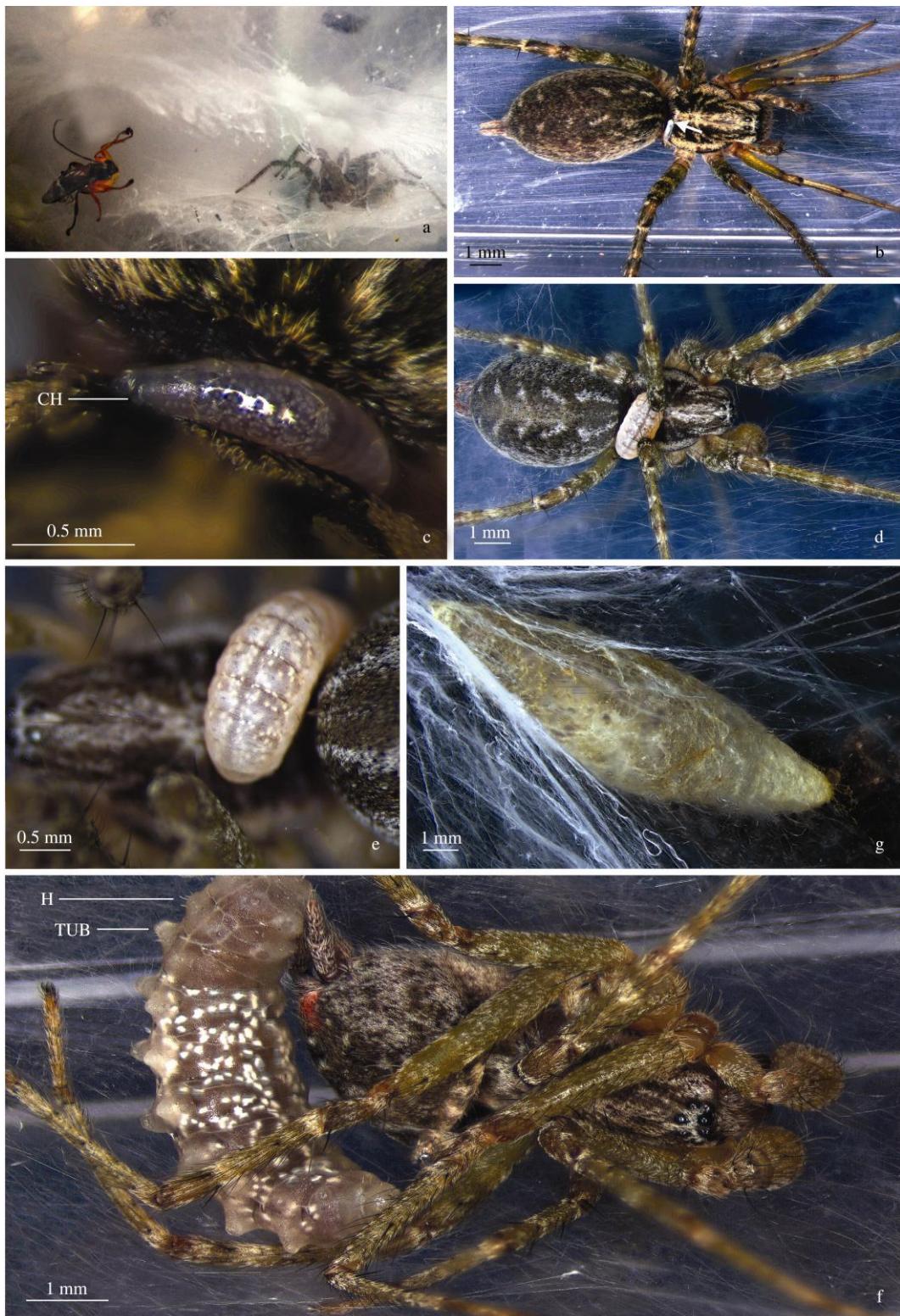


图 2 皱胸尖裂姬蜂的产卵行为和在蛛体发育的幼虫期

**Fig. 2 Oviposition behavior of the mated female *Oxyrrhexis rugosus* and its larval development**

a. 皱胸尖裂姬蜂(左)降落在寄主网上, 爬进管道面对寄主——机敏异漏斗蛛(右); b. 皱胸尖裂姬蜂产卵在寄主头胸部(转下页)

(接上页) 背甲胸区; c. 皱胸尖裂姬蜂 1 龄幼虫; d. 皱胸尖裂姬蜂 2 龄幼虫; e. 2 龄幼虫取食寄主蜘蛛的营养; f. 老熟幼虫离开蛛体; g. 老熟幼虫在蛛网上结茧。图 b 中白色箭头代表皱胸尖裂姬蜂卵在机敏异漏斗蛛体的位置。

a. Female *O. rugosus* creeping on the funnel web towards its host, *A. difficilis*; b. Female *O. rugosus* laying an egg on thoracic region of the host spider; c. The 1<sup>st</sup> instar larva of *O. rugosus*; d. The 2<sup>nd</sup> instar larva of *O. rugosus*; e. The 2<sup>nd</sup> instar larva consuming the nutrients from the host spider; f. The final instar larva creeping out the spider body; g. The final instar larva cocooning in the web funnel. In figure b, white arrow shows the parasitoid site of *O. rugosus*.

CH. 绒毛膜; H. 钩刺; TUB. 瘤突。CH. Chorion; H. Hook; TUB. Tubercl.

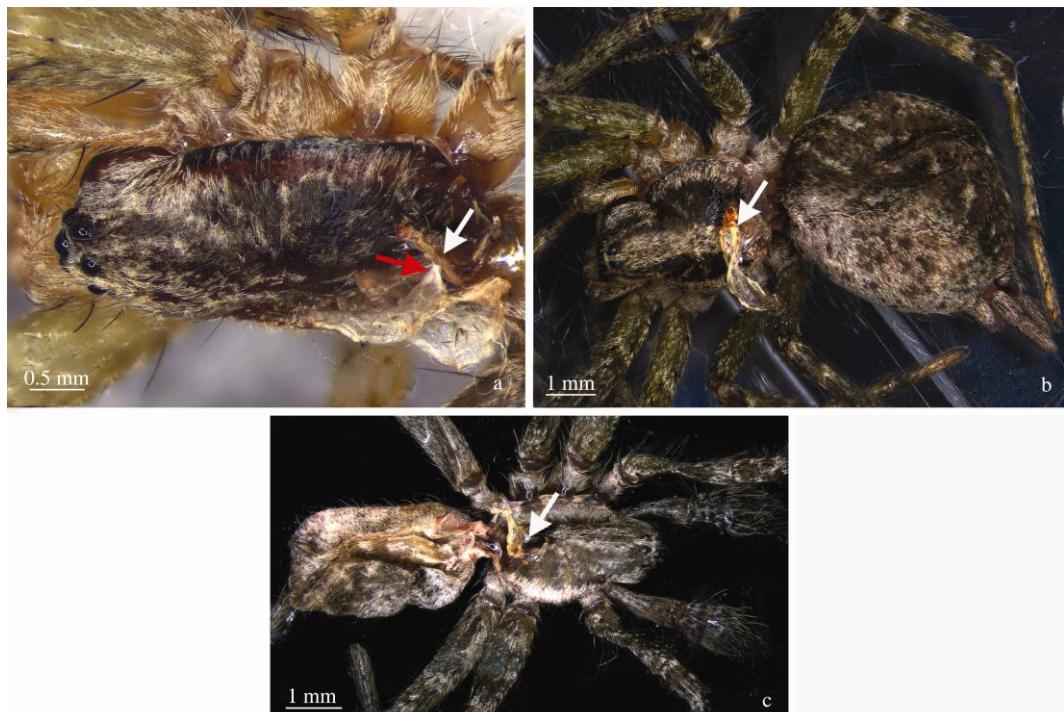


图 3 皱胸尖裂姬蜂的寄生部位和被拟寄生致死的机敏异漏斗蛛

Fig. 3 Parasitoid site of *Oxyrrhexis rugosus* and the dead host *Allagelena difficilis*

a. 寄主头胸部寄生部位和摄食导管; b. 拟寄生致死的雌蛛; c. 寄生后的雄蛛。红色箭头示寄主头胸部的寄生蜂幼虫摄食导管, 白色箭头示寄生部位。

a. Parasitoid site and the sucking tube of the larva on cephalothorax of the host spider; b. The dead female *A. difficilis* resulted from parasitoid; c. The dead male *A. difficilis* resulted from parasitoid. The red arrow shows the sucking tube of the larva on cephalothorax of the host spider, while the white arrow shows the parasitoid site.

### 3 讨论

我们详细观察和记录了皱胸尖裂姬蜂对寄主机敏异漏斗蛛的搜索、攻击和产卵行为, 皱胸尖裂姬蜂卵、幼虫、蛹和成虫的发育过程, 以及寄主机敏异漏斗蛛被皱胸尖裂姬蜂寄生后的行为反应和状态变化, 并对皱胸尖裂姬蜂的

雄蜂信息做一简单的补充(见本文 2.4, 雌性首次发现见刘经贤 2009)。通过研究被寄生致死的蛛体, 发现了幼虫取食蛛体营养物质的主要通道——摄食导管。

皱胸尖裂姬蜂通过搜寻、降落、等待、扑向、蛰刺等行为最终成功将卵产于机敏异漏斗蛛体表, 这与日本短食姬蜂搜寻寄主缘漏斗蛛



图 4 皱胸尖裂姬蜂老熟幼虫、蛹、成虫整体观

Fig. 4 Morphology of the final instar larva, pupa and adult of *Oxyrrhexis rugosus*

a. 老熟幼虫背面观; b. 蛹背面观; c. 蛹腹面观;

a. Dorsal view of the final instar larva; b. Dorsal view of a pupa;

c. Ventral view of a pupa;

d. 雌蜂背面观; e. 雄蜂背面观。

d. Dorsal view of an adult female; e. Dorsal view of an adult male.

(Matsumoto 2009) 的行为和策略非常接近。目前关于寄生蜂在蛛体上的寄生位置的报道总共分为三类: 卵囊 (Fitton et al. 1987, LaSalle 1990, Morse 1994, Stevens et al. 2007)、头胸部背面和腹部背侧面或背面 (Kurczewski et al. 1968, 1972, 1973, 1986, 1987a, b, Laing 1988, Fincke et al. 1990, Gonzaga et al. 2007)。皱胸尖裂姬蜂在机敏异漏斗蛛的头胸部背甲胸区寄生, 这与日本短食姬蜂在缘漏斗蛛和家隅蛛蛛体表面的寄生位置相似 (Fincke et al. 1990, Matsumoto 2009)。此外, 皱胸尖裂姬蜂与日本短食姬蜂 (Matsumoto 2009) 的老熟幼虫均通过腹部瘤突上的钩刺停留在蛛网上吐丝结茧, 从而将茧织于漏斗网内 (图 2g), 因此漏斗蛛网不仅为寄生蜂提供了蛹期生存场所, 还为蛹本身提供了天然的保护伞, 使天敌无法靠近, 提高了后代的存活率。

当皱胸尖裂姬蜂寄生于机敏异漏斗蛛后, 幼虫依靠摄食导管源源不断取食蛛体营养, 进而转化为幼虫生长发育所需的营养和能量。以往针对漏斗蛛的研究 (Masumoto et al. 2002, Gauld et al. 2006, Matsumoto 2009), 未曾关注幼虫期的摄食导管。尽管处在寄生蜂幼虫期的寄主蜘蛛不再取食, 活动能力也急剧下降, 其行为和发育也受到了严重影响, 但是在此过程中寄主蜘蛛并未死亡, 而是成为寄生者的能源容器, 因此皱胸尖裂姬蜂与日本短食姬蜂都需要从活的有机体内获取营养, 这是一种典型的活养寄生物方式。

该研究不仅增加了对漏斗蛛寄生性天敌种类的了解, 又可为国内外研究蜘蛛寄生蜂的行为、蜘蛛与天敌寄生蜂间的化学通讯及寄生性天敌的保护提供相关基础资料。然而, 蜘蛛寄生蜂为何选择寄主头胸部背甲胸区寄生? 寄生蜂通过哪些信息化学物质搜索到寄主蜘蛛并判断出该寄主适合寄生? 这些科学问题有待在后续工作中完成。

**致谢** 感谢浙江大学昆虫科学研究所陈学新教授对寄生蜂标本的鉴定。

## 参 考 文 献

- Blackledge T A, Pickett K M. 2000. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. *Journal of Arachnology*, 28(2): 211–216.
- Brambila J, Evans G A. 2001. Hymenopteran parasitoids associated with spiders in Florida. *Insecta Mundi*, 15(1): 17–18.
- Eason R R, Peck W B, Whitcomb W H. 1967. Notes on spider parasites, including a reference list. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 40(3): 422–434.
- Eberhard W G. 2000. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometra argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 9(2): 220–240.
- Fincke O M, Higgins L, Rojas E. 1990. Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *The Journal of Arachnology*, 18(3): 321–329.
- Fitton M G, Shaw M R, Austin A D. 1987. The Hymenoptera associated with spiders in Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 90(1): 65–93.
- Foelix R. 2010. Biology of Spiders. Oxford: Oxford University Press, 287–300.
- Gauld I D, Dubois J. 2006. Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology*, 31(3): 529–564.
- Gonzaga M O, Sobczak J F. 2007. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, 94(3): 223–227.
- Gunnarsson B. 2007. Bird predation on spiders: ecological mechanisms and evolutionary consequences. *Journal of Arachnology*, 35(3): 509–529.
- Harland D P, Jackson R R. 2004. Portia perceptions: the Umwelt of an araneophagic jumping spider // Prete F R. Complex Worlds from Simpler Nervous Systems. Cambridge: The MIT Press, 5–40.

- Jackson R R. 1992. Eight-legged tricksters. *BioScience*, 42(8): 590–598.
- Kurczewski F E, Kurczewski E J. 1968. Host records for some North American Pompilidae (Hymenoptera) with a discussion of factors in prey selection. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41(1): 1–33.
- Kurczewski F E, Kurczewski E J. 1972. Host records for some North American Pompilidae, second supplement tribe Pepsini. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 45(2): 181–193.
- Kurczewski F E, Kurczewski E J. 1973. Host records for some North American Pompilidae (Hymenoptera). Third supplement. Tribe Pompilini. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46(1): 65–81.
- Kurczewski F E, Kurczewski E J. 1987a. Nest and prey of *Ageniella* (Leucophrus) *Fulgifrons* (Hymenoptera: Pompilidae). *Great Lakes Entomologist*, 20(2): 75–80.
- Kurczewski F E, Kurczewski E J, Norton R A. 1987b. New prey records for species of Nearctic Pompilidae (Hymenoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 60(3): 467–475.
- Kurczewski F E, Spofford M G. 1986. Observations on the behaviors of some Scoliidae and Pompilidae (Hymenoptera) in Florida. *The Florida Entomologist*, 69(4): 636–644.
- Laing D J. 1988. The prey and predation behaviour of the wasp *Pison morosum* (Hymenoptera: Sphecidae). *New Zealand Entomologist*, 11(1): 37–42.
- LaSalle J. 1990. Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae) associated with spider egg sacs. *Journal of Natural History*, 24(6): 1377–1389.
- Matsumoto R. 2009. “Veils” against predators: modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*, 22(1): 39–48.
- Masumoto T, Shimizu I, Konishi K. 2002. The first record of parasitism on *Neoscona scylloides* (Araneae: Araneidae) by *Eriostethus rufius* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Acta Arachnologica*, 51(1): 5–6.
- Morse D H. 1994. The effect of host size on sex ratio in the ichneumonid wasp, *Trychosis cyperia*, a spider parasitoid. *The American Midland Naturalist*, 131(2): 281–287.
- Poinar Jr G O. 1987. Nematode parasites of spiders // Nentwig W. *Ecophysiology of Spiders*. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 299–308.
- Shiel C B, McAney C M, Fairley J S. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology*, 223(2): 299–305.
- Spiller D A, Schoener T W. 1998. Lizards reduce spider species richness by excluding rare species. *Ecology*, 79(2): 503–516.
- Stevens N B, Austin A D. 2007. Systematics, distribution and biology of the Australian 'micro-flea' wasps, *Baeus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae): parasitoids of spider eggs. *Zootaxa*, 1499: 1–45.
- Wolz I. 1992. Zur Ökologie der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteini* (Kuhl, 1818) (Mammalia, Chiroptera). Freistaat Bayern: University of Erlangen-Nürnberg, 7–30.
- 刘经贤. 2009. 中国瘤姬蜂亚科分类研究. 杭州: 浙江大学农业与生物技术学院博士学位论文, 74–330.
- 杨庭榜, 杨自忠, 石爱民. 2013. 蜘蛛寄生蜂名录及狼蛛科 5 种蜘蛛卵囊的寄生蜂记录. 安徽农业科学, 41(9): 3875–3890.