

# 北京幽灵蛛的繁殖行为

陈海峰 李枢强\*

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

**摘要:**室内用数码摄像机记录北京幽灵蛛(*Pholcus Beijingsis*)的求偶、交配、产卵和孵卵行为,并分析了行为动作系列。拨丝和慢跳在求偶中起着重要的作用。北京幽灵蛛有多次交配的习性,雌蛛第一次交配的持续时间显著长于第二次交配,PPMs动作(pedipalp movements)在交配阶段贯穿始终,铲状的引导器在PPMs动作里会移出雌蛛生殖腔内的竞争者的精液和雌蛛分泌物,反映的是最后一个交配雄蛛的精子优先模式。雌蛛有护卵行为,产卵后用螯肢咬住卵袋直至其孵化。

**关键词:**北京幽灵蛛;求偶;交配;产卵;孵卵

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2005)01-14-07

## The Reproductive Behaviour of *Pholcus Beijingsis*

CHEN Hai-Feng LI Shu-Qiang

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

**Abstract:** Laboratory studies of the cellar spider, *Pholcus Beijingsis* (Araneae: Pholcidae), were conducted to determine the action patterns displayed by males and females during courtship, mating and oviposition, and to identify the elements of courtship associated with subsequent acceptance by the female. When placed on a female's web, a male usually went through a courtship sequence including whirling, swaying of his abdomen and plucking the web with his first pair of walking legs. The pedipalp movements (PPMs) involved in the entire duration of copulation. Pulsating movements of the abdomen extruded the eggs. They were gathered together by the third working legs, surrounded with a few strands of web, and transferred to the chelicerae. Eggs were clear or opaque off-white in color when laid but become brown or black as development proceeded.

**Key words:** *Pholcus Beijingsis*; Courtship; Mating; Oviposition; Hatching

北京幽灵蛛(*Pholcus Beijingsis*)隶属于蜘蛛目幽灵蛛科,已知分布于北京及其临近的河北地区<sup>[13]</sup>。北京幽灵蛛栖息在阴暗的角落里(如洞穴的入口处)捕食蚊蝇等昆虫,因体色与环境颜色相近,一般不为人所注意。自从1999年定名后,有关北京幽灵蛛的生物学和行为学尚未有人进行研究。本文首次报道了北京幽灵蛛的求偶、交配、产卵和孵卵行为。

## 1 材料与方法

**1.1 采集和饲养** 北京幽灵蛛亚成体和幼体在2004年2月17日~3月24日期间采集于北京房

山区的河北镇、霞云岭乡以及门头沟区马鞍山戒台寺附近的洞穴入口处。采集的亚成体与幼蛛共229只(亚成体90只,幼蛛139只),饲养于长方体透明塑料盒内(130 mm × 85 mm × 50 mm),盒的底部粘上一塑料瓶盖(直径30 mm,高15 mm),

基金项目 国家自然科学基金(No. NSFC-30270183, 30370263, 30310264),国家基础科学人才培养基金(No. NSFC-J0030092),香港特别行政区嘉道理农场暨植物园的部分资助;

\* 通讯作者 E-mail: lisq@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 陈海峰,男,硕士研究生,研究方向:行为生态学。

收稿日期:2004-08-16,修回日期:2004-10-31

瓶盖内放置无毒海绵,海绵内加入纯净水。幼体饲养于玻璃指管内(直径 40 mm,高 120 mm),底部放入无毒海绵,同样在海绵内加入纯净水。幼蛛成长至亚成体时置于塑料盒内饲养。实验室内温度( $22 \pm 3$ ) $^{\circ}\text{C}$ ,光周期 15 L:9 D。蜘蛛饲以黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*),1 周 2 次,幼蛛每次 3~4 只,成蛛每次 6~7 只,并辅以黄粉虫等昆虫。室内饲养至成熟,实验蜘蛛选择在成熟后的 10 到 30 d 内。实验时间段 9:00~17:00 时。

**1.2 实验** 求偶和交配实验在特制的长方体容器(长、宽 220 mm,高 85 mm)内进行,容器顶面为普通透明玻璃,便于观察和摄像,容器的其它部分为纸质,容器内壁的纸质部分用塑料胶布密封,便于清洗蜘蛛释放的化学信息物。容器底部放置一敞口的培养皿,培养皿内放有纯净水以提供湿度。

求偶和交配的雌蛛选择为最后一次蜕皮成熟以后 5~30 d 以内进行实验,实验的前 1 d 雌雄饲以果蝇,并在解剖镜下测量其第一步足膝节和胫节长度之和,作为北京幽灵蛛大小的比较标准<sup>[1,2]</sup>。先将雌蛛放于容器内,给其 24 h 的时间在容器内织网,然后将雄蛛用软毛笔引入容器内,实验开始。求偶和交配过程用 Olympus 光学相机拍照以及 Panasonic NV-DS25 数码摄像机摄像。交配中的 PPMs 动作(pedipalp movements)以及相关行为在改制的解剖镜下观察。在雄蛛放入后 2 h 内雌雄没有相互作用的视为本次实验失败。所有实验蜘蛛个体仅使用一次。实验求偶时间的定义为从雄蛛(少数情况下为雌蛛)头胸部前侧朝向雌蛛,出现有规律的拨丝动作,并引起了对方的反应(转身、拨丝、靠近或振动网丝)开始,到雄蛛将触肢插入雌蛛外雌器为止。实验交配时间定义为雄蛛将触肢插入雌蛛外雌器开始,到雄蛛触肢离开雌蛛生殖器,双方分离为止。交配后,用 75% 酒精擦洗实验容器内壁。雄蛛放归野外;雌蛛仍由原饲养盒饲养,一直到产卵和卵粒孵化,交配完成后超过 30 d 雌蛛仍然没有产卵的视为交配失败(或伪交配)。本实验是从实验室

饲养的成熟个体中随机抽取雄性、雌性各 41 只,用于求偶、交配和产卵实验。

**1.3 统计分析** 利用 SPSS 11.5 统计软件进行统计分析,本文涉及统计绘图由 Excel 或 SPSS 完成。文中数据以平均值 $\pm$ 标准误(mean $\pm$ SE)表示, $P < 0.05$  即认为差异有统计学意义。

## 2 结果

**2.1 求偶** 北京幽灵蛛属于结网性蜘蛛,雌雄间的相互作用主要依靠触觉,整个交配过程在网上进行。本研究共进行 41 个配对实验,在实验中,雄蛛被引入雌蛛的实验容器后,经过短暂的时间后平稳下来。正常情况下雄蛛会很快发现雌蛛,其标志是在头胸部前侧在不朝向雌蛛的情况下急速的转向雌蛛,然后开始求偶动作。整个求偶过程比较短暂,时间跨度从 20 s 到 10 min(mean = 3.7 min,  $n = 41$ )。北京幽灵蛛的繁殖方式属于混交制,雌蛛或雄蛛会与多个雄蛛或雌蛛进行交配,雌蛛偏向于与多个雄蛛交配,对雄蛛的选择要求非常低,41 例实验中,仅发生 2 例雄蛛求偶而雌蛛拒绝与其交配,成功率为 95.12%。求偶过程可以分为两个阶段:前一阶段以雄蛛较为主动,两者相距较远,主要是为了引起雌蛛的注意;后一阶段雌蛛较为主动,主动移向雄蛛与其交配。两个阶段的行为模式如表 1,典型求偶动作系列见图 1。

雌雄求偶中使用的最普遍的 4 种行为动作是拨丝、慢跳、抖动和静止。雄蛛在雌蛛网上用第一或第二步足拨丝,大部分情况下,仅仅使用第一或第二步足中的一只,然后再更换另一侧的一只。拨丝的频率在雄蛛和雌蛛求偶的起始时期逐渐增加,在中期时达到最高峰,然后逐渐下降,被其它动作所取代(例如举起触肢和展肢)。慢跳只在求偶的早期出现,而抖动只在求偶的中期出现,部分蜘蛛抖动动作不明显。静止动作是一种感知对方信号的行为,雌蛛的静止动作出现在求偶的早期,而雄蛛则出现在中后期。雄蛛在求偶过程中的静止时间与求偶时间呈密切的正相关关系(Spearman 相关系数 = 0.853,  $P < 0.001$ ,  $n = 25$ )。

表 1 北京幽灵蛛求偶的主要行为模式

Table 1 Courtship behavioral components of *P. beijingensis*

动作名称	描述
转身	一方蜘蛛调转身体,使其头胸部前方朝向另一方。
拨丝	蜘蛛伸展第一或第二对步足的任意一个,向下快速的拉动一根丝,然后又将其释放,丝迅速跳回。
慢速跳动	缓慢的收缩其四对步足,使其身体靠近蛛网,然后伸展步足,使其身体远离蛛网,反复这两类动作,由于速度较慢,引起蛛网的振动不是很强烈。
快速跳动	动作方式与慢速跳动相同,不同点是速度加快,引起蛛网的振动也很强烈。
腹部摆动	蜘蛛腹部以腹柄为轴沿背腹方向快速的上下摆动。
抖动	蜘蛛身体出现的类似战栗一样的快速的一次性动作,引起蛛网短暂的振动。
举起触肢	只针对雄蛛,正常情况下,触肢折叠于螯肢两侧,当求偶进行到一定阶段,特别是雌蛛靠的很近时,触肢向前方向上约 45°角伸展开来。
分肢	只针对雌蛛,在雌雄靠得很近(< 1 cm)时,前 2 对步足向身体两侧伸展。
曲腹	只针对雌蛛,分肢以后,雌蛛继续前移,直至其头胸部位于雄蛛头胸部下方,然后将腹部向上旋转约 90°,使腹部靠近雄蛛触肢。
展肢	只针对雄蛛,在雌雄靠的很近(< 1 cm)时,雄蛛所有附肢腿节向后弯曲,前三对步足的膝关节和后附节向前弯曲,以利于雌蛛靠近。
触碰	主要针对雌蛛,求偶的最后阶段雌蛛移到雄蛛下方,将腹部伸向雄蛛触肢附近,但有时移动偏离雄蛛正下方,雄蛛触肢无法插入,雌蛛便用已经向两侧伸展的前两对附肢轻缓触碰雄蛛附肢,以提示雄蛛调整位置。
固定	只针对雄蛛,雄蛛触肢插入前,用螯肢咬住雌蛛生殖器上方隆起处,固定雌蛛,然后才开始插入。
并肢	只针对雌蛛,在雄蛛用螯肢固定雌蛛时,雌蛛附肢反射性的离开网丝并收缩并拢,这时雌蛛体重通过雄蛛的螯肢由雄蛛支持,这种状态一般一直持续到交配结束。
调整姿势	只针对雄蛛,既包括在雌蛛移到雄蛛下侧时有时偏向一侧,雄蛛调整位置以利于固定雌蛛和触肢插入。也包括固定雌蛛前,触肢在基-转节关节旋转 90°(左侧逆时针旋转,右侧顺时针旋转)。

2.2 交配 北京幽灵蛛的触肢拥有全身最大的肌肉群,是整个身体最强有力的器官。雄蛛强壮的触肢为其交配提供了有力支持。因此北京幽灵蛛交配的特点是时间长( $112.5 \pm 5 \text{ min}$ ,  $n = 39$ ),以及整个交配阶段贯穿始终的 PPMs 动作。

北京幽灵蛛的交配是两个触肢一起插入,插入进行前,雄蛛的触肢再次扭转 90°,加上固定前扭转的 90°,共旋转 180°。生殖球在血淋巴液的压力下从附节移开,起始阶段,附件(appendix)和插入器(embulus)从侧面插入,爪形突(uncus)的顶端从中部插入,然后伴随生殖球的一个扭转运动后,爪形突已位于雌蛛生殖孔前侧,附件位于后侧,这样就撑开了生殖孔,便于引导器(procurus)的进入,引导器从中部插入,进入的深度一直到其基部的硬结(callosity)。

北京幽灵蛛交配的 PPMs 动作表现为整个交配过程中雄蛛触肢在雌蛛生殖腔做节律性的向内和向外的扭转运动(twisting movements),两个触肢向内和向外的节奏相同,有时则显著不协

调,导致一个触肢先开始运动,然后另一个触肢才开始运动,不过这种连续性有时会发生变化。生殖球的膜质基底在触肢从雌蛛生殖孔向外运动时有轻微的伸展和膨胀现象,向内运动时又有收缩现象。生殖球在触肢运动时没有可察觉的位置变化,暗示其一些隆起(protuberances)插入器、附件和爪形突)也没有移动。引导器每次在向外的扭转运动时,部分被牵离雌蛛生殖孔,在向内的扭转运动时,又被深深的插入雌蛛生殖孔。触肢的 PPMs 动作频率随着交配时间的推进而逐渐的减缓,以每 5 min 作为一个时间间隔,PPMs 动作在整个交配过程的频率见图 2。

在交配的起始阶段,平均每 5 min 约有 40 个“向内-向外”的扭转运动(PPMs),而在交配的最后阶段,平均每 5 min 只有约 3 个“向内-向外”的扭转运动。伴随 PPMs 动作的开始,在雄蛛引导器之间的雌蛛生殖孔上产生一种条状的白色结晶物质(宽约 1 mm),这种条状结晶物质随着交配的进行而不断延长,Uhl<sup>[3]</sup>在研究 *P. phalangioides* 的交配时也报道了这种白色物质,



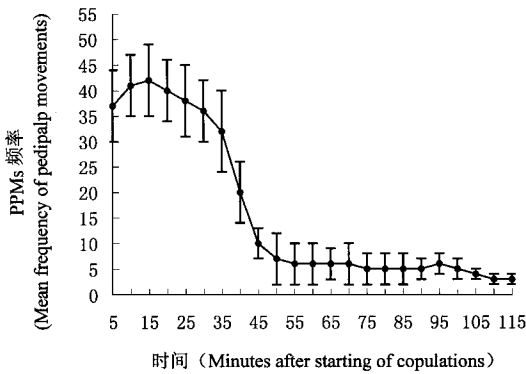


图2 PPMs 动作在各个时间间隔的平均频率(±SE)

Fig. 2 Frequency of male pedipalp movements in *P. beijingensis*

有 2 例雌蛛交配中用第二或第三对步足拨雄蛛的螯肢,可能是雄蛛螯肢上的螯牙咬住雌蛛腹部的力度过大引起。雄蛛在交配中偶尔出现用螯肢携带雌蛛在网上移动和慢跳。交配结束前 2 min 雌雄出现有节奏的颤动,马上双方分离。幽灵蛛科在蜘蛛目里属于比较温顺的一类,北京幽灵蛛在交配前后没有发现同类相食现象。分离后雄蛛会长时间的用口部清洗其引导器和插入器,雌蛛则较多处于静止状态。交配后的再次求偶经常发生,多数情况下为雌蛛向雄蛛求偶(10 例),也有雄蛛向雌蛛求偶(3 例),但所有这些交配后的求偶都因对方的无反应而没有成功,即短时间内双方没有再次发生交配行为。

由于雌蛛有多次交配的习性,野外观察也曾经发现 1 例正在交配的雌雄个体的网的边缘 1 只雄蛛在等待着,在其交配结束、两者分开后,在网的边缘的雄蛛移向雌蛛,并与其交配。为了比较雌蛛第一次交配和第二次交配的差异,随机抽取 30 只雌蛛,在其第一次交配结束后 2~4 h,又引入一只相同大小的雄蛛(第一步足胫节和膝节长度之和 ±0.5 mm),结果发现第二次交配的交配持续时间较短(22.61 ± 1.68 min, n = 23),与第一次相比显著缩短(Mann-whitney U 检验, Z = -5.813, P < 0.001),雄蛛交配的成功率为 76.67%,较第一次交配(95.12%)显著降低(Pearson 卡方检验,  $\chi^2 = 172.0$ , df = 1, P < 0.001)。

2.3 产卵 雌蛛产卵时间多在早晨(6:00 ~ 9:00时),产卵时仍然是其休息姿势(附肢拉住

网丝,悬挂于网下),卵液通过有规律的腹部前后摆动而排出来,其形式为深黑色的浓稠液体状,雌蛛同时用其第三对步足将这些液体收拢到一块,并用第四对步足从纺器托丝缠绕一薄层丝,缠完丝后可见深黑色液体颜色逐渐变浅,并可清晰见到液体逐渐固化,卵粒模糊可见,但所有卵粒粘在一起,也未成球形,2 min 过后,已经形成了一个暗灰色的球形卵粒。整个产卵过程持续时间约 5 min(3~8, n = 5)。刚刚形成的卵袋呈圆形或椭圆形,1 d 后,卵袋形状呈锥体形(有了一个尖的突出)。雌蛛产卵后用螯肢咬住卵袋,个体处于静止状态,很少活动,对于外界的振动干扰也没有反应,大多数直到卵粒孵化才会取食,少数暂时将卵袋粘于网丝上,然后进食,进食后马上返回,仍用螯肢咬住卵袋。随着孵化时间的推进,卵袋逐渐变为深灰色,并在卵粒上出现白色斑纹,临近孵化时可见卵袋体积膨大,其形状也变得不规则,紧接着幼蛛孵化,附在卵袋上。

共有 35 个交配后的雌蛛个体产卵(n = 39),占 89.74%,其中有 1 个雌蛛产的卵袋消失,3 个卵袋的卵粒散落到饲养盒的底部,因此共有 31 个卵袋孵化。雌蛛特性以及产卵的相关数据见表 2。从雌蛛交配结束到雌蛛产卵平均历期约 10 d(10.07 ± 0.792, n = 28),从产卵到孵化平均历期约 21 d(20.43 ± 0.521, n = 14)。每个卵袋的平均卵粒数约 35 个(34.72 ± 2.560, n = 18),雌蛛大小与产卵量的关系如图 3。从图 3 中可以发现雌蛛第一步足的胫-膝节

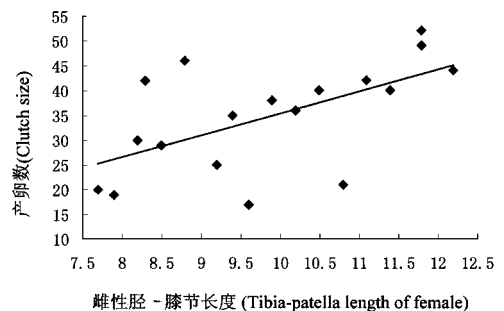


图3 雌蛛个体大小(mm)与产卵数量(粒)的关系  
Fig.3 Relationship of clutch size and female tibio-patella length

表 2 雌蛛的一般特性和产卵的相关数据\*

Table 2 Somatic characters of female *P. beijingensis* and its laying eggs

	分类	平均值(中位数)	标准差(四分位距)	极差(样本量)
一般特性	个体大小(mm)	11.62	1.05	9.6~14.2(36)
	体重(mg)	49.31	12.85	16.2~97.6(35)
	年龄(d)	30.25(36.0)	21.35(32.5)	5.0~63.0(37)
生殖行为	产卵期(d)	10.07(10.00)	4.19(7.0)	5~20(28)
	孵化期(d)	20.43(20.00)	1.95(1.5)	17~24(14)

\* 个体大小:第一步足胫节和膝节长度之和;年龄:从最后一次蜕皮成熟到实验前的天数;产卵期:从交配结束到产卵的天数;孵化期:从雌蛛产卵到所有卵粒孵化的天数

长度(tibia-patella length)能够显著的预测其产卵量( $F_{1,17} = 8.390$ ,  $R^2 = 0.344$ ,  $P = 0.011$ )。

### 3 讨论

**3.1 北京幽灵蛛求偶的功能和分析** 一般来说,蜘蛛求偶行为主要有以下 4 个主要功能:吸引配偶、防止异种个体杂交、刺激对方性欲、以及有助于选择生殖潜力大的个体做配偶<sup>[4]</sup>。当前关于蜘蛛求偶功能的一个主流观点是压制一方或双方的捕食直觉<sup>[5]</sup>,但这用于北京幽灵蛛求偶的解释是不通的,因为北京幽灵蛛是一种比较温顺的蜘蛛种类,雌雄个体大小相近,属于亚社会型(群居但没有明显的分工合作),野外观察发现常常一张网上栖息着不同年龄阶段的多只同种个体,而且在本文所有的交配实验里没有一例同类相食的现象,雌蛛双方交配完毕分开后,很少再发生相互作用(求偶除外)。另一方面,北京幽灵蛛雌蛛对雄蛛的选择性较低,几乎所有雄蛛的求偶都会接受,雄蛛求偶成功率很大(95.12%),求偶对不同适合度大小的雄蛛的影响并不大。因此,这类蜘蛛求偶的功能应该主要表现在防止异种个体杂交以及相互之间交配欲望的唤醒和刺激作用。幽灵蛛的视力较弱,因此北京幽灵蛛的求偶主要依赖的是振动信号(触觉)和化学信息物(嗅觉),本文分析的是触觉上的振动信号,雌雄之间的化学交流未做分析。

**3.2 PPMs 动作、交配时间和精子竞争(sperm competition)** 在雌蛛多次交配的物种里,不同雄蛛交配的最终目的就是自己的精子使更多的雌蛛的卵受精,这样来自不同雄蛛的精子之间

产生竞争(sperm competition),这种竞争对雄蛛的交配策略有着重要的暗示<sup>[6]</sup>。由于幽灵蛛属于蜘蛛目的简单生殖器类,雌蛛没有任何专门的精子储藏器官,精子直接储藏在生殖腔(bursal cavity)里<sup>[7]</sup>。在交配中,北京幽灵蛛用同时插入的触肢在雌蛛生殖腔里做节律性的扭转运动(PPMs),这些运动导致了精子和一些分泌物的排出。在 PPMs 动作进行时,触肢顶端体形最大的铲状引导器进入了雌蛛的生殖腔<sup>[8]</sup>,使其成为合适的精液移出装置。对于以前没有交配过的北京幽灵蛛,这种动作也会导致精液的移出,无疑这将含有雄蛛自己的精液,造成了自己精液的遗失,但从图 2 中可以看到,在交配的中后期 PPMs 动作频率已经急剧下降,而雄蛛精液的排出主要在交配阶段的中期以后,观察的条状白色结晶物主要在前期出现较多,中期以后则出现很少,雄蛛精液的排出主要在交配的中后期,由此自己精液的遗失并不多。另一方面,PPMs 动作也可能是将雌蛛生殖腔中的雌蛛分泌物移出来,以腾出足够的空间释放精液。Huber 和 Eberhard 对另一个幽灵蛛种 *P. globosus* 研究发现,在雌雄交配完成分离以后含有精子的液体从雌蛛生殖孔流出来,暗示其生殖腔内储存精子的空间较小<sup>[8]</sup>。对已经交配过的雌蛛,通过前期的高频率的 PPMs 动作可以将雌蛛生殖腔的其它雄蛛的精子移出。Schäfer 研究 *Pholcus* 属的另一物种 *P. phalangioides* (交配时也出现 PPMs 动作),对同一雌蛛先后与 2 个雄蛛交配后所产后代分子分析发现,第 2 个雄蛛对雌蛛产卵的贡献率是 88.7% (mean: 78.3% ± 25.28%)<sup>[7]</sup>。由此可见

PPMs 动作是雄蛛的重要交配策略,虽然第 2 次交配的持续时间较第 1 次显著缩短,但第 2 个雄蛛在交配中自己排出的精子仍能更多的受精,总体适合度增强,反映的是最后一个雄蛛的精子优先模式(last-male sperm priority)<sup>[6,9]</sup>。理论上,精子竞争应该倾向于雄蛛一方面取代以前雄蛛的精子,另一方面又要阻止下一个雄蛛将自己的精子取代掉<sup>[6]</sup>。在 *P. phalangioides*, 精子受精成功的变异可以用 PPMs 的变异来解释,更高数量的 PPMs,更多自己的后代<sup>[7]</sup>。这就暗示 PPMs 动作既是保护性的适应,也是侵略性的适应。

**3.3 孵卵行为** 北京幽灵蛛有孵卵行为,雌蛛用其螯肢携带卵囊直至其孵化,携卵的蜘蛛在不释放卵袋的情况下一般不能再继续捕食,也更易于被捕食者捕食,因此携卵行为是一种对雌蛛生存不利的行为<sup>[10]</sup>。另外,雌蛛缠在其卵袋上的蛛丝很少,只有薄薄的一层,里面的卵粒隐约可见,因此包裹卵粒的蛛丝对卵粒的保护作用是有限的。与这种现象相似的还有花皮蛛科,其卵袋在雌蛛携带的情况下孵化率是很高的(89.2% ± 1.5%),但在离开雌蛛的情况下孵化率则很低(30%),甚至整个卵袋发霉,没有孵化<sup>[11]</sup>。雌蛛在携卵通过化学信息等方式有效的保护了卵,提高了卵的孵化率<sup>[12]</sup>。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Johnson S A, Jakob E M. Leg autotomy in a spider has minimal costs in competitive ability and development. *Animal Behaviour*, 1999, **57** (4): 957 ~ 965.
- [ 2 ] Skow C D, Jakob E M. Effects of maternal body size on clutch size and egg weight in a pholcid spider (*Holocnemus pluchei*). *Journal of Arachnology*, 2003, **31**: 305 ~ 308.
- [ 3 ] Uhl G, Huber B A, Rose W. Male pedipalp morphology and copulatory mechanism in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholcidae). *Bulletin British Arachnology Society*, 1995, **10**: 1 ~ 9.
- [ 4 ] Robinson M H. Courtship and mating behaviour in spiders. *Annual Review of Entomology*, 1982, **27**: 1 ~ 20.
- [ 5 ] Platnick N. The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bulletin British Arachnological Society*, 1971, **2**: 40 ~ 47.
- [ 6 ] Parker G A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 1970, **45**: 525 ~ 567.
- [ 7 ] Schäfer M A, Uhl G. Determinants of paternity success in the spider *Pholcus phalangioides* (Pholcidae: Araneae): the role of male and female mating behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **51**: 368 ~ 377.
- [ 8 ] Huber B A, Eberhard W G. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Canadian Journal of Zoology*, 1997, **74**: 905 ~ 918.
- [ 9 ] Austad S N. Evolution of sperm priority patterns in spiders. In: Smith R L ed. *Sperm Competition and the Evolution of Mating Systems*. Cambridge: Massachusetts, Harvard University Press, 1984, 223 ~ 249.
- [ 10 ] Li D, Jackson R R. Predator's preference for egg-carrying prey: a novel cost of parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2003, **55** (2): 129 ~ 136.
- [ 11 ] Li D. Hatching responses of subsocial spitting spiders to predation risk. *Proceedings of Royal Society of London, B*, 2002, **269**: 155 ~ 161.
- [ 12 ] Witt P N, Rovner J S, ed. *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton: Princeton University Press, 1982, 31 ~ 35.
- [ 13 ] Song D X, M S Zhu, J Chen. *The Spiders of China*. Shijiazhuang: Hebei Science and Technology Publishing House, 1999, 1 ~ 640.