

# 近亲幽灵蛛用于兼性群居生活的的时间消耗

陈海峰 李枢强\*

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

**摘要:** 所谓近亲幽灵蛛(*Pholcus affinis*)的兼性群居生活,是指他们可以单独生活,也可以几个个体共栖于一张网上成为一组。本文使用焦点动物追踪法,研究不同大小的组(指组内个体数量多少)、不同年龄阶段的蜘蛛在组内生活中用于“消耗性”行为(移动、织网、弹跳、拨丝或种内相互作用)的时间耗费。主要结论包括:蜘蛛的年龄和组的大小影响组内成员的付出。在不同大小的组里,2~3龄幼蛛(S型)、亚成体或成体(L型)用在“消耗性”行为上所用的时间百分率没有显著性差异,但4~5龄幼蛛(M型)随着组内成员的增多而要花费更多的时间。当组内个体数量超过3个,L型和M型蜘蛛之间有着更多的相互作用,而S型蜘蛛不论组内个体多少,其个体之间相互作用都很少。研究结果同时显示,近亲幽灵蛛在不同发育阶段有不同的群居生活策略。

**关键词:** 近亲幽灵蛛 群居;消耗性”行为 时间消耗 亚社会

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2005)05-21-07

## Time Allocation of Costly Behavior in Group-living Spider *Pholcus affinis*

CHEN Hai-Feng LI Shu-Qiang

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

**Abstract:** *Pholcus affinis* spiders (Araneae: Pholcidae) live in both solitary and group. Group membership is flexible and individuals move frequently among groups. We investigated the time allocation of costly behavior of *P. affinis* in group-living. Among groups of various sizes, there was no significant difference in the percentage of time that an S (up to 3rd instar) or L (subadult or adult) spider spent in costly behaviours, such as web maintenance, move, bounce or pluck, interactions. However, M (4-5th instars) spider spent more time engaging in costly behaviors with larger group size. When the groups were larger than three, L and M spiders had more interactions, whereas S spiders interacted rarely with conspecifics. These results suggest that both age and group size affect the costs incurred by group-living spiders and individuals of *P. affinis* may use different group living strategies in different growth phases.

**Key words:** *Pholcus affinis*; Group-living; Time consumption; Subsocial

近亲幽灵蛛(*Pholcus affinis*) (蜘蛛目 Araneae: 幽灵蛛科 Pholcidae)的兼性群居生活是一种“亚社会性”行为,既可以单独生活,也可以几个个体聚集在一个网上共同生活。他们彼此协作,又相互竞争。在群居生活中既会得到益处,也要付出代价。他们组成的集体并不持久,也没有明确的劳动分工。实际上,这种兼性群居生活是其他社会性动物(特别是社会性昆虫)的雏形,可为社会性动物生活方式的进化研究提供

良好的模型,为社会系统的形成、维持提供有力的证据。

近亲幽灵蛛组内的每个蜘蛛在群居生活中

基金项目 国家自然科学基金(No. 30370263),国家基础科学人才培养基金(No. J0030092),北京市自然科学基金(No. 6052017);

\* 通讯作者, E-mail: llsq@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 陈海峰,男,硕士,研究方向:蜘蛛行为生态学。

收稿日期:2005-04-26,修回日期:2005-08-02

付出的代价并不均等,年幼的个体与年长的个体相比面对更大的选择压力。本研究从两个方面检验组内不同成员的付出:一是蜘蛛相互作用的次数;二是蜘蛛花费在“消耗性”活动,包括对网的维护和修补、移动、对其他个体的展示等行为上的时间消耗。本研究拟通过揭示组内成员的付出,探讨组的形成及其维持机制。

## 1 材料与方法

**1.1 研究位点与时间** 实验地点位于北京市海淀区清华大学校园内闻亭西侧的小山,数据采自于2004年6月28日~7月28日。

**1.2 观测方法** 近亲幽灵蛛的视力较差,振动是其重要的信息来源。同一个网上的个体被认为是同一个组的成员,通过网丝振动彼此相互联系;位于不同网上的蜘蛛无法通过振动相互联系,是不同组的个体。在肉眼无法判断蜘蛛是否位于一个网上时,在完成一次观测后,用一个顶端套上软橡胶环的镊子轻拨网丝,模拟昆虫被网粘住的动作<sup>[1]</sup>。只有位于同一个网上(同一组)的蜘蛛才会有反应(转身动作,甚至捕食行为)并接近镊子。

实验采用焦点动物追踪法,每一个调查期记录所有标记个体的行为模式<sup>[2]</sup>。所谓追踪是将一个个体所在的位置标注下来,通过目测追踪并记录移动和行为动作。为了保证数据的独立性,一个网上随机抽取1只蜘蛛进行追踪,每人每个观察期内观测1只蜘蛛,每天共观测4~5只蜘蛛。所有观测过的蛛网都会做好标记,避免重复观测。由于蜘蛛个体身上并没有任何标识,在不同观察期之间蜘蛛可能移动,甚至从一个网上迁移到另一个网上,蜘蛛在以后的观察中有再次被标记的可能。

一个观察期内观测一个标记动物30 min(蜘蛛离开网或者光照较难分辨时除外),记录其行为动作和移动情况。

由于近亲幽灵蛛在白天很少活动,观察时间选择在近亲幽灵蛛活动较多的黄昏和天黑后的前2 h,即18:30~21:00时。使用手电筒照明,灯泡用红色透明薄膜覆盖,这样除红光外其

他的光会大部分过滤掉,对喜暗蜘蛛的行为没有显著影响<sup>[3]</sup>。

每次观察完毕后,用游标卡尺(精确到0.01 mm)测量蜘蛛体长(头胸部最前端到腹部最后端的长度),根据大小分为三类:2~3龄幼蛛,体长1.5~3 mm,简称S型;4~5龄幼蛛,体长3~5 mm,简称M型;以及亚成体或成体,体长5~7 mm,简称L型。未成熟蜘蛛没有按性别归类。根据蜘蛛个体数目,分为不同大小的组:单一个体、2个个体、3个个体和3个以上的个体。标记时取样均衡,尽可能包括不同大小的组,但野外3个或3个以上个体的组较少,取样数相对较少。

**1.3 数据处理** 数据在做进一步统计检验前,用Kolmogorov-Smirnov检验和Bartlett检验分别检验数据的正态性和方差齐性。统计分析由SPSS 11.5完成,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。文中的描述性统计值用(平均值 $\pm$ 标准误)表示。在分析不同年龄阶段和不同大小组的蜘蛛在“消耗性”行为上占用的时间是否显著不同时,得到的百分率数据高度的偏斜,无法转变为符合参数统计条件的数据,故采用非参数统计检验。由于非参数检验条件的限制,不能同时检验蜘蛛大小和组大小的效应,因此,对L、M和S型标记蜘蛛分别进行检验。由于超过3个成员的组的数目相对较少,将超过3个个体的组并在一起分析。

**1.4 近亲幽灵蛛的“消耗性”和“非消耗性”行为** 近亲幽灵蛛的组内行为分为7个类别,根据有无能量的耗费分为“消耗性”行为和“非消耗性”行为。

“消耗性”行为主要包括(1)走动,包括网上行走和转身等较为缓慢的动作,这些动作耗费能量,能被网上的其他成员感觉到,可以引起种内相互作用;(2)网的维护,包括网的修补行为和网丝的耗费,织网消耗很多的能量,经常重复织网的幼蛛比很少织网的幼蛛生长缓慢<sup>[1]</sup>;(3)弹跳(bouncing)和拨丝(web-plucking),弹跳表现为快速收缩其4对步足,使其身体靠近蛛网,然后快速伸展步足,使其身体远离蛛网,反

复这两类动作。拨丝表现为蜘蛛伸展第一或第二对步足的任意一个,向下快速拉动一根丝,然后又将其释放,丝迅速弹回。这类动作也很易被网上的其他成员感觉到,引起动作上的反应。(4)组内相互作用,组内相互作用是指组内个体之间发生的种种行为动作。根据作用的强度和危险程度分为 2 个水平。低水平的相互作用仅仅是第一或第二对步足在网上探测的动作,以及明显的移向或远离组内成员,没有身体的接触。高水平的相互作用存在身体(主要是步足)的接触,出现侵略性的动作,包括追赶、推攘以及格斗(用第 4 步足向对方抛丝或用螯牙咬对方)。组内相互作用的持续时间一般都很短(几秒到十几秒)。种内个体的相互作用可能使蜘蛛面临同类的危险,阻止其正在进行的捕食,甚至被赶出网<sup>[4, 5]</sup>。高水平的相互作用甚至导致

受伤或死亡。

近亲幽灵蛛组内的“非消耗性”行为是指除了基本的代谢消耗外只有很少或没有能量消耗。主要包括:(1)静止,没有可察觉的动作出现;(2)清理,蜘蛛用其口部润滑和清理各个步足的跗节部分,使其易于在网下移动;(3)捕食,包括捕捉和取食猎物。之所以将捕食归为“无消耗”行为,是因为捕食猎物后导致蛛体的净能量增加。

## 2 结 果

**2.1 近亲幽灵蛛的组和成员** 近亲幽灵蛛 6~8 月份在北京市区分布很广,个体数量较多。实验期间闻亭周围生活着近 300 只近亲幽灵蛛(图 1),在较为阴暗的石块下或石缝中织网,网与网的间距一般小于 70 cm。



图 1 近亲幽灵蛛的群居生活

Fig. 1 Four individuals of *Pholcus affinis* live in a group

近亲幽灵蛛组内个体数目通常比较小(平均值 = 2.31 ± 0.11, 众数 = 2, n = 141), 但有时一组个体数目也可以达到 10 个以上(图 1)。据不完全统计, 在所研究的位点, 蛛网总数有 154 个以上, 其中单独个体的蛛网 38 个、2 个蜘蛛的蛛网 71 个, 多个蜘蛛的蛛网 45 个。共进行了 31 d 的调查, 摒弃数据不全的观测, 共获得 141 个观察记录, 具体见表 1。所有 2 个个体以上的蛛网里随机分布着不同大小的蜘蛛, 既有几个 L 型蜘蛛并存, 也有 L 型蜘蛛与 S 或 M 型蜘蛛共存, 或者 M 型与 S 型共存等。

**2.2 不同网之间的移动** 蜘蛛经常在不同网之间移动, 这种移动没有固定模式, 不同大小的蜘蛛以及不同大小的组都可能发生迁入或迁出。在每次半小时的观察期里, 共有 12.06% 的标记动物(141 中的 17 个)迁入或迁出蛛网。有 10 例其他蜘蛛进入标记个体所在的蛛网, 入侵者包括不同大小的蜘蛛(4 个 L 型, 3 个 M 型, 2 个 S 型, 1 个大小未做记录)。入侵者进入单独个体或成组的蛛网, 没有显著的统计学意义(32 个单独的网上占 12.5%, 109 个成组的网上占 8.8%,  $\chi^2 = 0.376, P = 0.540$ )。

组内发生相互作用的标记蜘蛛比没有发生相互作用的标记个体更易于离开本组(29 例离开的蜘蛛有 4 例离开之前发生相互作用, 84 例未离开的蜘蛛没有一例发生相互作用, Fisher 精确检验,  $P = 0.002$ )。离开前发生相互作用的 4 例中, 1 例是 S 型蜘蛛被驱赶出去, 3 例是 L 型蜘蛛在与同种发生相互作用后离开。

**2.3 “消耗性”行为的时间** 标记的蜘蛛在观察期里有 82% ± 2% 的时间处于静止状态。3 个或 3 个以上成员的组里 M 型蜘蛛花费在“消耗性”行为的时间约是单独或两个成员的组的 4 倍(Kruskal-Wallis 检验,  $H = 11.768, P = 0.008$ ), 但组的大小对 L 型蜘蛛和 S 型蜘蛛并没有显著性影响(L 型蜘蛛:  $H = 1.123, P = 0.771$ ; S 型蜘蛛:  $H = 3.527, P = 0.317$ , 图 2)。进一步将不同大小的蜘蛛和组的各类“消耗性”行为(移动、蛛网维护、弹跳、拨丝以及种内相互作用)所占的时间百分率列表。由表 1 可以看出, M 型蜘蛛在组成员数达到或多于 3 个时, 在 4 种“消耗性”行为上都花费更多的时间, 不过, 时间百分率只在移动和相互作用上有显著统计学意义。

表 1 不同大小的蜘蛛和组在 4 种行为上所用时间的百分率

Table 1 Percentage of time spent on performing four costly behaviors for different bodies and different group sizes

组大小 Group size	样本量 Sample size			蛛网维护 Web maintenance			移动 Move			弹跳或拨丝 Bounce or pluck			相互作用 Interaction		
	L	M	S	L	M	S	L	M	S	L	M	S	L	M	S
1	12	10	10	4.99 (2.36)	0.94 (0.84)	0.73 (0.46)	2.80 (0.73)	0.65 (0.46)	3.73 (1.58)	0.76 (0.43)	2.79 (1.18)	1.87 (0.69)	0.33 (0.33)	0	0.03 (0.03)
2	17	29	21	2.61 (1.85)	1.86 (1.22)	0.45 (0.22)	3.04 (1.35)	2.16 (0.90)	2.10 (0.66)	3.78 (1.61)	2.45 (1.40)	0.08 (0.04)	0.35 (0.32)	0.20 (0.14)	0.15 (0.14)
3	10	6	7	0.56 (0.28)	7.02 (3.30)	3.88 (2.57)	3.56 (1.45)	2.75 (1.10)	2.76 (1.67)	4.74 (3.42)	7.25 (4.56)	1.06 (0.86)	0.33 (0.23)	0.13 (0.13)	0.27 (0.27)
>3	7	6	6	0.64 (0.64)	2.32 (1.95)	0	2.96 (1.36)	7.57 (3.34)	10.56 (5.78)	2.70 (0.55)	6.10 (2.34)	0.26 (0.11)	3.63 (1.40)	3.11 (1.30)	0
<i>H</i>				3.428	3.989	4.501	1.421	11.001	4.274	7.782	4.165	11.529	17.321	27.054	0.728
<i>P</i>				0.330	0.262	0.212	0.701	0.012*	0.233	0.051	0.244	0.009*	0.001*	0.0001*	0.866

三类不同大小的蜘蛛: L 型、M 型和 S 型。百分率表示每类“消耗性”行为的时间占一个观察期(30 min)百分率的平均值。括号内为标准误。H 值和 P 值代表特定大小的蜘蛛及特定行为分类下不同大小的组 Kruskal-Wallis 检验结果(Sequence Bonferroni 校正 H 值);  $\alpha$  在 0.05 水平上有显著的统计学意义。

Three classes of spiders: L, M, and S. Percentage shows the mean value of every costly behavior in a 30 minutes period. The numbers in parentheses are standard error. P values were obtained from Kruskal-wallis tests for each behavioral category and each particular size (Sequence Bonferroni corrections are applied for H values); Differences are significant at the 0.05 level.

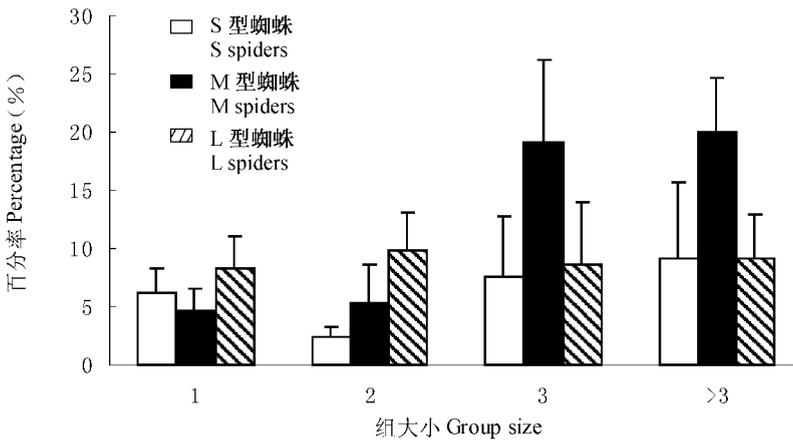


图 2 在 30 min 内 不同大小的标记蜘蛛花费在“消耗性”行为上的时间百分率(±标准误)

Fig. 2 Percentage of 30 minute (± SE) observation period that spiders spent in costly activities in groups of different sizes

**2.4 种内相互作用** 共观察到 27 次相互作用。在 30 min 的观察中, 13% 的标记蜘蛛(19 个)有 1 次相互作用, 3% 的标记蜘蛛(4 个)有 3~5 次相互作用。标记蜘蛛连续 5 次的相互作用仅发生在网上出现猎物的情况下, 其他发生相互作用的原因尚不清楚。在相互作用的数量上, 4 个成员的组显著高于 3 个成员的组 (Mann-Whitney  $U$  检验,  $Z = -2.397$ ,  $P =$

0.017), 但对多于 4 个成员的组没有显著的差异 ( $Z = -0.316$ ,  $P = 0.752$ )。M 型以及 L 型蜘蛛在超过 3 个成员的组里发生相互作用的次数高于其他组 (M 型蜘蛛:  $H = 25.149$ ,  $P < 0.001$ ; L 型蜘蛛:  $H = 18.802$ ,  $P < 0.001$ , 图 3)。S 型蜘蛛, 即使在大的组里也很少发生相互作用, 组的大小对相互作用的数目没有显著的影响 ( $H = 0.853$ ,  $P = 0.837$ , 图 3)。

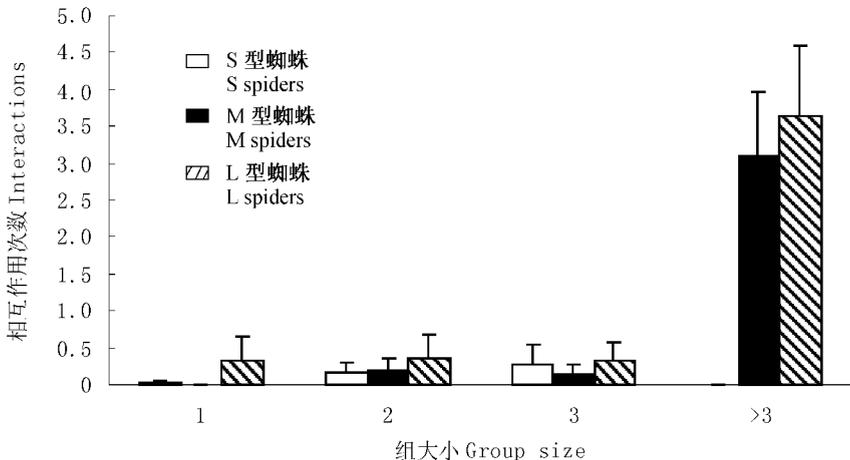


图 3 在 30 min 内 不同大小的标记蜘蛛在不同大小的组里的种内相互作用次数(±标准误)

Fig. 3 Number of interactions(± SE) performed by small, medium or large spiders during 30 minute observation periods

标记的蜘蛛大小不同, 标记蜘蛛所在的网上有时同时存在其他不同大小的蜘蛛。组内未标记蜘蛛的相对大小对标记蜘蛛在消耗性行为

的影响没有显著性差异 (Mann-Whitney  $U$  检验用于 L 型和 S 型蜘蛛,  $Z = -0.556$ ,  $P = 0.578$ ; Kruskal-Wallis 检验用于 M 型蜘蛛,  $H = 2.215$ ,  $P$

= 0.330)。不过,在一个组内只有两只蜘蛛的情况下,一个标记的 M 或 L 型的蜘蛛和另一个比自己个体大或相同的蜘蛛发生相互作用的次数显著高于比自己个体小的蜘蛛(与 L 型蜘蛛共处的相互作用次数:  $1.00 \pm 0.35$ ,  $n = 16$ ; 与 S 型蜘蛛共处的相互作用次数:  $0.12 \pm 0.08$ ,  $n = 17$ , Mann-Whitney U 检验  $Z = -2.352$ ,  $P = 0.019$ )。在标记的 S 型蜘蛛上没有发现这种现象。

42%的种内相互作用达到更高的强度水平,相互作用水平的强度和标记蜘蛛的大小( $\chi^2 = 0.854$ ,  $P = 0.652$ )与组的大小( $\chi^2 = 2.725$ ,  $P = 0.436$ )没有显著性的差异。

### 3 讨论

#### 3.1 近亲幽灵蛛兼性群居生活的理论意义

兼性群居生活的物种是研究社会行为益处和代价的良好模型。研究结果表明,近亲幽灵蛛群居生活的各个成员是不断动态变化的,因此近亲幽灵蛛的群组结构不同于其他一些社会性蜘蛛,真正的社会性蜘蛛是具有一定规模的、稳定的结构群体<sup>[5]</sup>。在群体不稳定性这一点上,近亲幽灵蛛与鸟类或鱼类的随意集结和扩散有着相似的地方,相关研究可以为社会行为的形成和进化提供证据。

#### 3.2 近亲幽灵蛛在兼性群居生活中的能量收支

与群居生活相比,如果蜘蛛单独建一个自己的网,所用的网丝会耗费自己的能量,不利于自己的生长和发育<sup>[1]</sup>。但蜘蛛加入一个组后会面对对猎物的激烈的种内竞争。Riecher(1988)提出漏斗蛛(*Agelenopsis aperta*)种内竞争的付出主要是能量的耗费,也包括受伤、被捕食和相互作用中的时间耗费而失去部分捕食的机会<sup>[6]</sup>。考虑到近亲幽灵蛛在种内相互作用的花费时间(表 1),这种相互作用在其生命能量预算中是消极的。竞争的结果随着年龄的增加而改变,一般来说,大的个体更易于在竞争中取胜<sup>[1,4]</sup>。竞争中取胜,可以捕食到比单独生活更多的食物,有利于自己的发育与生存;竞争中失败,食物量的摄取就会更少,导致蜘蛛发育缓慢和体

形更小<sup>[7]</sup>,降低个体的存活能力和繁殖成功率。

#### 3.3 群居生活中能量消耗行为的年龄差异

研究动物的社会行为在个体发育中的转变尚未引起人们的足够注意<sup>[8,9]</sup>。在近亲幽灵蛛的兼性群居生活里,不同发育阶段的蜘蛛在组内显示的能量消耗行为(或者说“消耗性”行为)不同。S 型蜘蛛在任何大小的组里都只有很少的种内竞争行为。M 型以及 L 型蜘蛛在相互作用的数量上有一个域值效应:仅仅在大的组里( $\geq 3$ 只)相互作用的发生率才会显著增加。

#### 3.4 种内相互作用

种内相互作用主要有三类付出。首先,蜘蛛对猎物的竞争<sup>[1,4]</sup>,因为食物对个体有着重要的生物学意义,蜘蛛幼体的生长速度很大程度上取决于取食量<sup>[7]</sup>。不过,本研究记录的种内相互作用中对猎物的竞争只占很少比例,这可能是由于在猎物不存在的情况下组内通过相互作用已经建立了不太完善的等级制度,这就在某种程度上决定了猎物的占有者。但这种等级制度也是暂时的,组间个体的高流动性使一个组的成员经常发生变化。其次,种间相互作用使蜘蛛有受伤和被捕食的危险。虽然近亲幽灵蛛在相互作用中偶尔失去步足(野外观察 2 例,实验室观察 5 例),但并没有显著影响竞争能力和生长率<sup>[10]</sup>。同类相食的危险较大,野外经常发现近亲幽灵蛛个体大的在取食个体较小的同种个体。室内实验,15 个配对实验中(一只 L 型蜘蛛和一只 S 型蜘蛛),有 5 只 S 型蜘蛛在 20 h 以内被 L 型蜘蛛捕食(实验空间 60 mm × 60 mm × 90 mm),虽然这可能比野外自然状况下的发生率偏高,但也说明了蜘蛛很有可能在空间或饥饿效应的影响下捕食同种个体。第三,凡是发生种内相互作用的蜘蛛,显著比没有发生相互作用的个体更易于离开其生活的蛛网。幽灵蛛捕食猎物需要蛛网,离开蛛网则无法捕食<sup>[11]</sup>,因此,幽灵蛛离开原先的蛛网后必须再进入另一蛛网或者自己建一个网。在环境中寻找另一蛛网或结网位点的过程需要耗费许多能量。Riecher 发现漏斗蛛在相同时间内游猎性的个体(暂时没有自己的蛛网)比定居在网上的个体失去更多的体

重<sup>[12]</sup>。另外,近亲幽灵蛛发现另一个蛛网,并不一定能进去生活,特别是 S 型和 M 型蜘蛛。作者曾经对近亲幽灵蛛实验室模拟单独个体加入一个网的过程,将不同大小的个体引入只有一个宿主(L 型蜘蛛)的网的边缘(实验空间 220 mm × 220 mm × 85 mm),结果,约 25% 的个体被网上的宿主驱赶( $n = 25$ )。而且,织一个新蛛网将消耗更多的能量,幽灵蛛(*Holocnemus pluchei*)织一个网平均要消耗 45 J 的能量<sup>[11]</sup>。因此,近亲幽灵蛛如果被迫多次织网,其生长更慢,体形更小。

博弈论(game theory)暗示争斗中的个体在面对特别有价值的资源时常常更易于冒险<sup>[13]</sup>。在网上不存在猎物的时候,S 型蜘蛛与其他蜘蛛相比参与更少的种内相互作用,S 型蜘蛛在网上的移动和弹跳动作也很少。这暗示 S 型蜘蛛以一种不愿引起更多同类注意的行为方式生活,尽力避免发生种内相互作用。但当网上存在猎物的时候,S 型蜘蛛便向 L 型蜘蛛主动发起进攻性动作,而且这类相互作用大部分发生在 L 型蜘蛛正在捕获猎物的时候,不过 S 型蜘蛛在竞争中很少成功。由此可见,当获益的可能性足够大时(猎物),S 型蜘蛛也从事冒险性的行为,甚至向 L 型蜘蛛挑战。

本实验结果表明:L 型和 M 型蜘蛛尽量避免生活在大群体里;一个 L 型蜘蛛与另一 L 型蜘蛛共处一个网上时,二者的相互作用数量显著增加,最后常常导致一个个体离开,以避免一个网上个体大的蜘蛛数目过多,降低组内相互竞争的强度,S 型蜘蛛或者单独生活,或者在组内过着低调的生活,尽量避免与其他蜘蛛发生相互作用。

致谢 首都师范大学生命科学学院刘洋、中国

科学院动物研究所李晓燕等协助实验,中国科学院动物研究所徐湘、佟艳丰等协助鉴定标本,在此一并致谢!

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Jakob E M. Costs and benefits of group living for pholcid spiders: losing food, saving silk. *Animal Behaviour*, 1991, **41**: 711 ~ 722.
- [ 2 ] Altmann J. Observations study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 1974, **49**: 227 ~ 267.
- [ 3 ] Doran N E, Richardson A M, Swain R. The reproductive behaviour of the Rasmanian cave spider *Hickmania troglodytes* (Araneae: Austrochilidae). *Journal of Zoology*, London, 2001, **253**: 405 ~ 418.
- [ 4 ] Jakob E M. Contests over prey by group living for pholcids. *Journal of Arachnology*, 1994, **22**: 39 ~ 45.
- [ 5 ] D'Andrea M. Social behaviour in spiders (Arachnida Araneae). *Italian Journal of Zoology*, 1987, **3**: 1 ~ 156.
- [ 6 ] Riechert S E. The energetic costs of fighting. *American Zoologist*, 1988, **28**: 877 ~ 884.
- [ 7 ] Jakob E M, Dingle H. Food level and life history characteristics in a pholcid spider. *Psyche*, 1990, **97**: 95 ~ 110.
- [ 8 ] Sullivan K A. Ontogeny of time budgets in yellow-eyed juncos: adaptation to ecological constraints. *Ecology*, 1988, **69**: 118 ~ 124.
- [ 9 ] Louchry W J. Ontogeny of time allocation in black-tailed prairie dogs. *Ethology*, 1992, **90**: 206 ~ 224.
- [ 10 ] 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.
- [ 11 ] Maughan E O. The ecology and behavior of *Pholcus muralicola*. *American Midland Naturalist*, 1978, **100**: 483 ~ 487.
- [ 12 ] Riechert S E. The consequences of being territorial: spiders, a case study. *American Naturalist*, 1981, **117**: 871 ~ 892.
- [ 13 ] Parker G A. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 1974, **47**: 223 ~ 243.