

北京幽灵蛛的附肢自残*

陈海峰^{1, 2} 陈 卫³ 李枢强^{1**}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100101
2. 廊坊师范学院生命科学学院, 河北 廊坊 065000
3. 首都师范大学生命科学院, 北京 100037

摘 要 附肢自残是北京幽灵蛛 (*Pholcus beijingensis* Zhu & Song, 1999) 的习性之一。野外调查表明, 约 20% 的个体至少失去 1 只步足; 个体自残的发生率在 2- 7 月间有显著的差异, 同时第一对步足自残的比例最高 (43.47%); 个体失去步足的比例随着年龄的增加而增加; 左侧和右侧步足失去的比率接近 (1.03:1)。野外调查发现, 正在交配的个体与单独生活的个体相比, 步足的完整性上并无显著差别。实验室研究表明, 北京幽灵蛛附肢自残后没有再生现象。通过对自残幼体与非自残幼体的 3 龄与 4 龄龄期研究, 发现各处理组间并无显著的差别。步足自残被认为是北京幽灵蛛在极端情况下的“避险策略” (Bet-hedging strategy) [动物学报 54 (6): 998-1004, 2008]。

关键词 北京幽灵蛛 附肢 自残 适合度 避险策略

Leg autotomy in *Pholcus beijingensis* (Araneae: Pholcidae)*

CHEN Hai-Feng^{1, 2}, CHEN Wei³, LI Shu-Qiang^{1**}

1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China
2. College of Life Science, Langfang Teachers' College, Langfang 065000, Hebei, China
3. College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100037, China

Abstract The occurrence and effects of appendage loss on fitness in spider *Pholcus beijingensis* (Araneae: Pholcidae) were studied. Leg loss was common in natural populations, with 20% of individuals surveyed being missing at least one leg, most commonly one of the anterior pair. The frequency of occurrence varied from month to month. Our results found that the first pair of legs may not be critical to the survival of pholcid spiders. In laboratory experiment, the individuals who lost leg (s) did not regenerate. Furthermore, juveniles with appendage loss had significantly reduced growth rates. Leg autotomy may reduce fitness of spiders, but it can avoid more significant loss of fitness such as death. Leg autotomy is likely a bet-hedging strategy for pholcid spiders [Acta Zoologica Sinica 54 (6): 998-1004, 2008].

Key words *Pholcus beijingensis*, Appendage, Autotomy, Fitness, Bet-hedging strategy

附肢自残 (Leg autotomy) 是指个体在面临极端危险 (例如逃脱捕食者) 的情况下附肢与身体分离的现象。附肢自残不是附肢被外力“咬断”或“拉断”, 而是自发的与身体分离的现象。实验表明, 麻醉后的蜘蛛不能自残其附肢 (Foelix, 1982)。自残的部位一般是固定的, 大多数蜘蛛位于基节和转节之间, 也有在胫膝节或膝节上的。北京幽灵蛛自

残的部位固定在基节和转节之间。

自残是动物界普遍的现象, 两栖类 (Wise and Jaeger, 1998)、爬行类 (Martin and Avery, 1998)、软体动物 (Louise, 1989) 等都有报道。节肢动物如昆虫纲动物 (Carlberg, 1994)、甲壳纲动物 (Juanes and Smith, 1995) 和蛛形纲动物 (Johnson and Jakob, 1999; Roth and Roth, 1984; Guffey, 1998, 1999)

2008-05-14 收稿, 2008-09-30 接受

* 国家自然科学基金、国家基础科学人才培养基金动物分类学学科点资助 [This study was supported by the National Natural Sciences Foundation of China (NSFC-30670239) and by the National Science Fund for Fostering Talents in Basic Research (Special Subjects in Animal Taxonomy, NSFC-J0630964/J0109)].

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: lisq@ioz.ac.cn

© 2008 动物学报 Acta Zoologica Sinica

等, 也有自残现象。步足自残在大部分蜘蛛种类中都是很普遍的现象 (Roth and Roth, 1984), 步足的丧失率一般达到整个种群个体的 5% - 20% (Foelix, 1982); 而且因物种、年龄、性别和季节的不同而有很大差异, 甚至达到 30% - 40% (Brueseke et al., 2001; Dodson and Beck, 1993)。如此高的丧失率暗示着自残引起的死亡率可能比较低, 在强大的选择压力下迫使自残现象的发生。

附肢自残获得的益处是迅速且显而易见的, 但付出的代价却长期且错综复杂。对于蜘蛛来说, 自残对个体适合度的影响是益处 (benefits) 和代价 (costs) 的总和。益处包括分散捕食者的注意, 在捕食者抓住身体的某部分时能够逃离 (Arnold, 1984), 以及脱离网丝的缠绕 (Johnson and Jakob, 1999) 等。代价则要扩展到很长的一个时期, 包括移动性减弱和物理平衡性减弱, 在以后面对捕食者时逃脱能力降低, 在群体中的地位降低, 需要耗费更多的能量用于再生失去的附肢, 取食能力降低, 交配的成功率降低, 有时甚至会造成死亡等 (Juanes and Smith, 1995)。

自残在很多蜘蛛种类的高发生率暗示了其进化益处。在幽灵蛛科, 步足长度相对其它科显著延长, 是其体长的 5-7 倍; 第一对步足显著长于其它 3 对步足, 是最常用在触觉和感知上的附肢, 在作用上近似于昆虫的触角, 被认为是此类蜘蛛的重要感觉器官 (Foelix, 1982)。因此, 幽灵蛛是研究自残现象的理想动物, 本文对北京幽灵蛛 (*Pholcus beijingensis*) 的步足自残情况进行了 6 个月 (2 月至 7 月) 的连续性调查, 试图验证以下预测: (1) 个体失去步足的比例将随着年龄的增加而增加; (2) 由于第一对步足担任重要的感知功能, 对蜘蛛来说, 第一对步足最不愿意失去, 因此失去的比例应该最小; (3) 蜘蛛左右侧的步足在正常生活状态中没有对一侧的偏爱 (比如右侧), 因此左侧和右侧步足失去的比率应该是一样的; (4) 自残可能带来生存能力的降低, 因此野外调查正在交配的个体, 应该比单独生活的个体具有 8 个步足的比例更大。

另外, 为了验证北京幽灵蛛幼蛛自残的附肢能否再生, 我们在室内分别进行了 2-5 龄蜘蛛步足再生和步足自残后生长情况的实验。

1 材料与方法

1.1 研究动物

北京幽灵蛛隶属于蜘蛛目幽灵蛛科, 广泛分布

于北京城郊及其临近的河北省部分地区 (陈海峰、李枢强, 2005)。北京幽灵蛛栖息在比较潮湿、阴暗的角落里, 例如潮湿的石缝中以及洞穴的入口处等, 捕食蝇蚊等昆虫。

1.2 研究方法

1.2.1 野外实验

2004 年 2 月至 7 月对北京房山区和门头沟区的多处洞穴入口处进行标本采集和行为学观察, 采集的蜘蛛分为成蛛、亚成蛛 (4 龄至 6 龄) 和幼蛛 (2 龄至 3 龄), 成蛛和亚成蛛按雌雄分别统计 (亚成蛛室内饲养至成熟以后进一步验证雌雄)。所有蜘蛛做如下记录: 采集日期、采集位点、步足数量、步足失去位置 (按左、右侧以及第一、二、三、四对步足分类)。

采用 Kruskal Wallis H 统计方法检验不同月份步足自残的个体数量是否有显著的不同。

因为蜘蛛有 8 条步足, 验证步足的自残数目 0, 1, ..., 8 的概率分布是否符合二项分布, 如果服从二项分布, 那么, 可以认为不同步足的残缺事件之间是独立的, 否则认为不同步足的残缺事件之间有关联。根据收集到的数据, 可以通过加权平均求出蜘蛛的平均残缺步足数目 $E(X)$, 令 $E(X)/n = p$, 就可以用二项分布公式计算出 p_0, p_1, \dots, p_8 , 然后, 用这些概率乘以总蜘蛛数 n , 就得到相应的理论次数, 然后用卡方分布进行拟合优度检验。

记录单独和正在交配中的个体的步足的数量。北京幽灵蛛的交配在网上进行, 雄性用螯肢咬住雌性生殖器上方的突起部分, 并同时两触肢插入雌性的生殖腔。比较单独和交配的蜘蛛的步足数量, 因为交配个体中步足发生过自残的样本数较少, 我们将 7 足以及更少步足的个体编为一组, 与八足的交配个体对比分析。采用 Fisher 精确检验分析单独 (一个网上只有一头成熟的雄性或雌性) 和正在交配的个体其步足自残情况是否不同。

1.2.2 室内实验

7 个携卵的雌蛛在实验室饲养于长方体透明塑料盒内 (130 mm × 85 mm × 50 mm), 幼蛛孵化后, 在雌蛛网上生活约 3-6 天, 并蜕一次皮, 成为二龄幼蛛。然后将二龄幼蛛分管饲养于玻璃指管内 (直径 40 mm, 高 120 mm), 蜘蛛饲以黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*), 一周两次, 每次 4-5 只。实验室内温度 $22^\circ\text{C} \pm 3^\circ\text{C}$, 光周期 15L: 9D。在幼蛛第二次蜕皮, 刚成为三龄幼蛛时, 我们将幼蛛

分为三组: 一组为早期自残组, 一组为晚期自残组, 一组为对照组。诱导自残参照 Johnson and Jakob (1999) 的方法。早期自残组为幼蛛蜕皮后 3 天内诱导自残其第一步足的任意一个 ($n = 32$), 晚期自残组为幼蛛蜕皮后 6–8 天诱导自残其第一步足的任意一个 ($n = 30$), 对照组为完整附肢, 在蜕皮 4–5 天后模拟进行上述诱导操作, 没有发生自残 ($n = 29$)。记录 3 龄和 4 龄的龄期。将这些幼蛛饲养至成体, 以观察其再生情况。因为不同卵袋孵化的幼蛛生长率可能存在差别 (Jakob and Dingle, 1990), 我们使用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 比较不同窝别 (卵袋) 和组在 3 龄和 4 龄龄期上的不同。

1.3 统计分析

数据在做进一步统计检验前, 分别用 Kolmogorov-Smirnov 检验和 Bartlett 方法检验数据正态性和方差齐次性。统计分析方法前面已经叙述,

表 1 野外调查个体步足缺失情况

Table 1 Survey of missing legs in the field

	步足的数目 Number of legs					
	总计 Total	8	7	6	5	4
调查个体 Surveyed individuals	454	362 (329.98)	56 (107.41)	25 (15.30)	8 (1.24)	3 (0.06)
百分比 Percentage (%)	100	79.74	12.33	5.51	1.76	0.66
雌 Female	127	101	14	8	3	1
雄 Male	178	140	20	11	5	2

括号内为期望值。

Expected values are in parentheses.

幼蛛自残率是 6.71% ($n = 149$), 亚成体自残率是 14.3% ($n = 105$), 成体自残率是 33.5% ($n = 200$), 表明北京幽灵蛛随着年龄的增长个体失去附肢的比例越来越高 (表 2)。各月调查的个体的步足数目有着显著的不同 (Kruskal-Wallis H 检验, $\chi^2 = 22.778$, $P < 0.001$) (表 3)。

表 2 不同大小蜘蛛完整个体与缺足个体的比较

Table 2 Comparison of intact individuals and missing legs in different size

	蜘蛛大小 Spider size		
	成蛛 Adult	亚成蛛 Sub-adult	幼蛛 Larva
完整个体 Intact	133 (159.5)	90 (83.7)	139 (118.8)
缺足个体 Missing legs	67 (40.5)	15 (21.3)	10 (30.2)

括号内为期望值, 卡方检验, $\chi^2 = 40.945$, $P < 0.001$ 。

Expected values are in parentheses, Chi square Test, $\chi^2 = 40.945$, $P < 0.001$.

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。相关图表由 SPSS 或 Excel 绘制。

2 结果

2.1 野外实验

调查显示大约 20% 的个体失去至少一条腿 (表 1)。为了检验步足失去事件的独立性, 零假设为步足失去事件是独立的, 使用二项分布算出失去一个步足、两个步足等的期望概率 (Johnson and Jakob, 1999), 进而算出期望数。由表 1 可以看出, 低于 7 个步足的实际调查数要高于期望数, 这说明步足失去事件不是独立的, 个体可能一次不止失去一个步足, 或者失去步足的个体比步足完整的个体更易于再次失去步足。雌雄个体发生特定数量的自残率没有显著的不同 (卡方检验, $\chi^2 = 0.153$, $P = 0.997$), 雄性与雌性的比例是 1.4:1 ($n = 305$)。

表 3 各个调查月份 (2–7 月) 的步足自残调查

Table 3 Leg number for *P. beijingensis* by month (Feb. to July)

月份	数量	平均值	百分比 (%)
Month	Number	Mean \pm SE	Percent age
2	36	7.19 (0.16)	25.3
3	104	7.65 (0.08)	20.5
4	121	7.64 (0.07)	20.1
5	68	7.68 (0.09)	19.8
6	60	7.73 (0.08)	18.9
7	65	7.80 (0.07)	17.8

左侧步足和右侧步足的失去比例为 1.03:1, 没有显著差异 ($\chi^2 = 0.028$, $P = 0.867$, $n = 142$)。北京幽灵蛛的 8 个步足失去的概率不等 ($\chi^2 = 30.870$, $P < 0.001$), 第一对步足更易于失去 (图 1)。

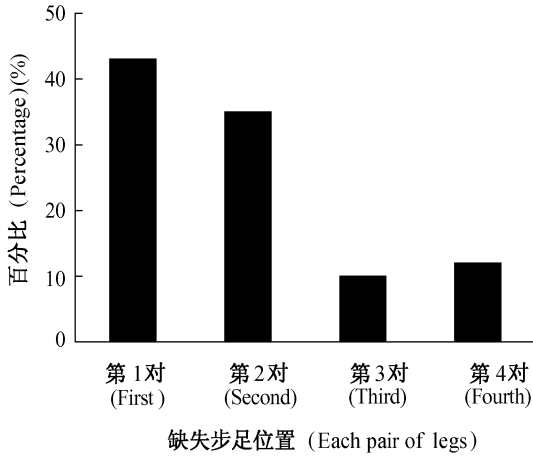


图1 野外调查北京幽灵蛛第1、2、3及4对步足自残的百分比

每一对步足的比率代表此对步足至少失去一个的个体比率。卡方检验, $\chi^2 = 30.870$, $P < 0.001$ 。

Fig 1 Percentage autotomy of four pairs of legs in *P. beijingensis* (Field observations)

The proportion of each pair of legs in *P. beijingensis* represents this pair missing at least one leg. Chi-square Test, $\chi^2 = 30.870$, $P < 0.001$.

交配姿势下的雄性与单独生活的雄性在步足缺失的数量上没有显著差异 (Fisher 精确检验, $P = 0.754$); 同样, 交配姿势下的雌性与单独生活的雌性在步足缺失的数量上也没有显著差异 (Fisher 精确检验, $P = 0.296$) (表4)。交配姿势下的雌雄个体在步足缺失的数量上也没有显著差异 (Fisher 精确检验 $P = 1.000$) (表4)。

表4 野外正在交配的雌雄个体与单独的雌雄个体步足缺失情况比较

Table 4 A comparison of leg autotomy between mating and non-mating individuals of *P. beijingensis* (Field observations)

		步足数目 Number of legs		
		总计 Total	8足 Eight legs	< 8足 < Eight legs
雄 Male	交配 Mating	14	10	5
	单独 Alone	38	27	11
雌 Female	交配 Mating	14	9	5
	单独 Alone	20	8	12

2.2 室内实验

对于3龄幼蛛来说, 龄期有显著的组间效应

(表5)。这个龄期也是诱导自残的龄期, 多重比较表明, 对照组的龄期显著短于早期自残组 (Scheffé's $S = 1.477$, $P = 0.003$) 或晚期自残组 (Scheffé's $S = 1.35$, $P = 0.009$) (图2)。窝别之间没有显著的统计学意义, 但组和窝别的交互作用有显著的统计学意义 (表5)。

表5 三种不同处理及7个窝别的3龄、4龄以及3龄和4龄合并后的龄期分析

Table 5 The duration of the third and fourth instars and their combined duration for three treatments and seven families

龄期 Instar	效应 Effect	自由度 (df) Degree of freedom	F	P
3	组 Treatment	2	4.762	0.0115
	窝 Family	6	1.923	0.0890
	组 × 窝 Treatment × Family	12	1.999	0.0371
4	组 Treatment	2	3.456	0.0370
	窝 Family	6	3.548	0.0039
	组 × 窝 Treatment × Family	12	1.972	0.0400
3-4	组 Treatment	2	0.247	0.7818
	窝 Family	6	4.953	0.0003
	组 × 窝 Treatment × Family	12	1.813	0.0625

组为早期自残组, 晚期自残组, 对照组; 窝为同一个卵袋孵出的幼蛛。数据来源于两因素方差分析结果。

Treatment include control, amputation early in third instar, amputation late in third instar, Family were Spiderlings hatched in a same clutche. The data based on Two-way of ANOVA.

对于4龄幼蛛来说, 这个龄期也是诱导自残的下一个龄期, 组间具有显著的统计学意义, 对照组比其它两类自残组的龄期明显增长 (图2), 但多重比较没有显著的统计学意义 (早期自残组: Scheffé's $S = 0.925$, $P = 0.117$; 晚期自残组: Scheffé's $S = 0.874$, $P = 0.159$)。窝之间以及组与窝别的交互作用都有显著的统计学意义。

对3龄与4龄龄期之和做方差分析, 结果表明组间没有显著的差别, 但窝别之间有显著的统计学意义。

不管是早期自残组还是晚期自残组, 所有人工诱导自残的幼蛛都没有显示再生其附肢的迹象, 解剖镜下观察幼蛛的自残部位 (基节末端) 没有发现芽状物或者膨大现象, 发生自残的个体直至其饲养到最后一次蜕皮即成熟后也没有再生。

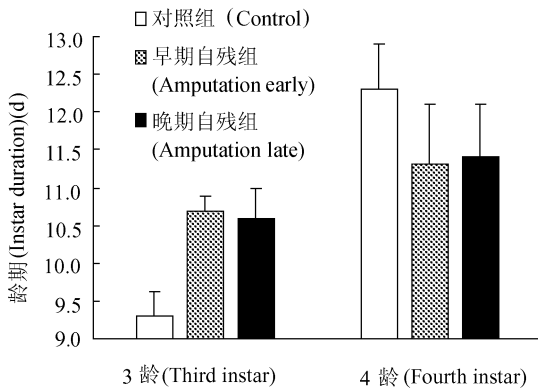


图2 北京幽灵蛛3龄和4龄的平均龄期 (Mean ± SE)

Fig 2 Average duration (Mean ± SE) of the third and fourth instars in *P. beijingensis*

3 讨论

3.1 几个预测的验证

针对第一个预测, 野外调查表明, 自然种群失去步足个体的比例随着年龄的增长而增长, 这一方面由于随着个体年龄的增加, 面对危险的机会增多, 而且北京幽灵蛛的步足自残后不能再生, 使自残的个体累积起来, 导致自残步足的个体数越来越多; 另一方面, 据室内观察表明, 北京幽灵蛛成体比幼体更为活跃, 在群体生活中位于网的中央, 常常为争夺食物和配偶而相互争斗, 而幼体则较多处于静止状态, 单独生活或群居生活中位于网的边缘, 尽量避免与其它同种个体发生相互作用。因此, 个体失去步足的比例随着年龄的增长而增加。

对于第二个预测, 幽灵蛛的第一对步足是四对步足中最长的, 也被认为包含着重要的感觉器官 (Foelix, 1982), 在感知周围环境中起着重要的作用, 在四对步足中应该是最重要的一对, 因此北京幽灵蛛在自然选择的压力下应更不愿意失去这对步足。但野外调查表明, 第一对步足反而最容易失去, 当只有一只步足自残的情况下, 失去的步足极可能是第一对步足中的一只。究其原因, 主要是幽灵蛛最常使用第一对步足, 又由于最长, 在个体被干扰时这对步足最先伸出并移动, 很容易被敌人 (捕食者或种内竞争者) 抓握或缠住, 从而更容易失去。其它的蜘蛛种类以及一些甲壳类也有类似的现象 (Juanes and Smith, 1995; Dodson and Beck, 1993; Uetz et al., 1996)。

对于第三个预测, 虽然 Ades and Ramies (2002) 对花皮蛛 (*Scytodes globula*) 的研究表明, 这种蜘蛛在捕食和种内相互作用时偏爱使用左侧的步足, 由于左侧使用频率较高, 野外调查其步足自残率也是左侧步足高于右侧步足。不过, 更多其它相关的研究则表明左侧和右侧自残的比率是相同的 (Johnson and Jakob, 1999; Brueseke et al., 2001; Guffey, 1998), 本文调查的结果表明左侧和右侧步足自残率没有显著差异。

对于第四个预测, 我们认为野外调查中, 正在交配的个体应比单独生活的个体更多地具有8个步足, 并认为步足的数目在寻找配偶和性内竞争方面起着重要的作用。但结果表明交配个体和单独生活个体在步足数量上并没有显著的不同。由于例数太少, 无法对失去两个步足以及多于两个步足的不同自残水平的个体做出比较分析 (例如, 8步足对6步足), 但我们分析失去多个步足 (≥ 2) 的个体交配的概率很可能会降低, 这些个体可能在如下的能力上减弱: (1) 由于移动性和感知能力的减弱, 使其发现配偶的能力减弱; (2) 发现产卵和交配位点的能力减弱; (3) 性内冲突, 特别是对配偶的竞争能力减弱。因此, 步足自残现象对雌雄仍然可能使其潜在的适合度降低。

3.2 北京幽灵蛛附肢的再生及其对幼蛛发育时间的影响

北京幽灵蛛附肢自残后没有发现再生现象, 这样就避免了用于再生的能量消耗。步足的失去可能影响捕捉猎物的能力, 取食量减少会延缓发育 (Jakob and Dingle, 1990)。不过, 第一对步足的一只自残后, 同侧的第二对步足向前伸充当了第一步足的角色, 北京幽灵蛛第二对步足的长度与第一对步足相似, 都比第三和第四对步足显著延长, 第二对步足的替代作用弥补了第一对步足的缺失。本实验研究的幼蛛是单独饲养的, 未发现捕捉猎物 (果蝇) 的能力减弱。

在三龄幼蛛, 无论是在该龄期的早期还是晚期诱导自残, 都导致此龄期的延长 (与对照组相比), 不过在四龄时, 自残的两组都比对照组的龄期短, 导致两个龄期合并时三个组在生长率 (两龄期之和) 上没有显著的差别。自残的两组3龄的龄期比对照组长1.5天左右 (图2)。北京幽灵蛛从二龄至最后一次蜕皮成熟的时间约在71天 (食物丰富时) 和98天 (食物相对缺乏时) 之间, 相对于发育后期, 虽然自残的两组在4龄龄期发育时间缩短以弥

补三龄的发育时间延长, 自残对幼体发育时间上的效应仍然是相对较弱的。同样在野外, 与步足自残相比, 可以取食的猎物的多少将对个体发育时间的影响更大。因此, 步足自残对个体发育时间延长的影响没有很强的选择效应。

3.3 自残的生态和理论上的进化意义

蜘蛛中的有些种类自残后会再生, 但再生的附肢相对原先的附肢会短一些和细一些, 步足上的一些感觉器官(如听毛, 琴形器等)和修饰物常常没有再生(Foelix, 1982; Vollrath, 1995)。狼蛛(*Schizocosa ocreata*)雄性个体的第一步足有一毛刷似的第二性征, 主要用于求偶和性内争斗时展示自己, 但再生的步足上就没有, 导致第一步足再生后的雄性向雌性求偶展示时, 被雌性接受的可能性大为降低(Uetz et al., 1996)。由此可见, 再生的步足能否完全代替原先的步足是值得怀疑的。北京幽灵蛛步足自残后没有再生的能力, 与那些再生的种类相比孰优孰劣尚需进一步的研究, 但至少不用将能量分配到附肢再生上, 减少了额外的能量消耗。雄性成体的完整个体与自残个体之间对雌性的争斗在较低的水平上并没有显著的差异, 在较为激烈的争斗中往往是完整个体取得胜利(Johnson and Jakob, 1999), 但竞争胜利者未必就一定增加了交配成功率。由于北京幽灵蛛营兼性群居生活, 雌雄个体没有明显的领域性行为, 经常从一个网上迁移到另一个网上, 雌性个体的比例也没有很大的差别(1.4:1), 幽灵蛛的雄性没有护雌行为(Blanchong et al., 1995), 因此失败者可以寻找其它的雌性, 或者呆在原先的网上等到胜利者交配完后再与雌性交配。雌性有多次交配的习性, 对求偶的雄性的拒绝率非常低(只有4.18%) (陈海峰、李枢强, 2005), 因此失败者仍有极大的可能与其它雌性交配。从这一点来看, 北京幽灵蛛自残的附肢不会再生有其进化上的适应意义。

生态上, 避险策略(Bet-hedging strategy)是指通过降低个体的适合度来避免适合度的全部丧失(Boyce et al., 2002)。步足自残可能导致个体的感觉能力、运动能力以及遇到捕食者的逃脱能力降低, 使个体适合度降低。北京幽灵蛛步足自残主要发生在种内对食物和空间的竞争以及反捕食的时候发生的, 一方面避免了被捕食, 短时间得到了求生的益处, 但此后也要长期地为此付出代价。这正是避险策略在自残行为上的体现。

Guffey (1998) 对盲蛛自残情况的研究中提出

了“多余腿假说”(Spare legs hypothesis), 指出盲蛛拥有足够多的腿, 失去一个或少数几对并不会对个体的适合度产生影响。这个假说应用于北京幽灵蛛同样具有说服力。北京幽灵蛛自然情况下自残的高发生率、幼蛛自残一只第一步足后发育没有受到显著影响, 说明完整步足的个体与失去一只或少数几只的个体之间没有显著的不同。但是, 失去步足的数目超过一定数量后, 自残个体的适合度可能会显著降低。由于野外失去多于2个步足的比例很小(2.42%), 不会对整个种群产生大的选择压力。野外调查虽然有些数据很容易收集到(比如野外步足自残情况的频率), 但这些结果又难于解释, 如猎物的密度及其被捕食效率的影响、捕食者的密度及其捕食效率的影响、种群密度的影响等等(Medel et al., 1988)。因此, 为了更好地定性自残对个体的影响, 未来还需要进行更多的相关实验研究。

参考文献 (References)

- Ades C, Raniere EN, 2002. Asymmetry of leg use during prey handling in the spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Insect Behavior* 15 (4): 563–570.
- Arnold EN, 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* 18: 127–169.
- Blanchong J, Summerfield M, Jakob E, 1995. Chivalry in pholcid spiders revisited. *The Journal of Arachnology* 23: 165–170.
- Boyce MS, Kirsch EM, Servheen C, 2002. Bet-hedging applications for conservation. *Journal of Biosciences* 27 (4): 385–392.
- Brueske MA, Rypstra AL, Walker SE, Persons MH, 2001. Leg autotomy in the wolf spider *Pardosa milvina*: a common phenomenon with few apparent costs. *The American Midland Naturalist* 146 (1): 153–160.
- Carlberg U, 1994. Cost of autotomy in the phasmida (Insecta). II. Species with high autotomy frequency. *Zoologischer Anzeiger* 232: 41–49.
- Chen HF, Li SQ, 2005. The reproductive behaviour of *Pholcus beijingensis*. *Chinese Journal of Zoology* 40 (1): 14–20.
- Dodson GN, Beck MW, 1993. Pre-copulatory guarding of penultimate females by male crab spiders *Misumenoides formosipes*. *Animal Behaviour* 46: 951–959.
- Foelix RF, 1982. *The Biology of Spiders*. Oxford: Oxford University Press.
- Guffey CA, 1998. Leg autotomy and its potential fitness costs for two species of harvestman (Arachnida, Opiliones). *The Journal of Arachnology* 26: 296–302.
- Guffey CA, 1999. Costs associated with leg autotomy in the harvestman *Leiobunum nigripes* and *Leiobunum vittatum* (Arachnida: Opiliones). *Canadian Journal of Zoology* 77: 824–830.
- Jakob EM, Dingle H, 1990. Food level and life history characteristics in a pholcid spider. *Psyche* 97: 95–110.
- Johnson SA, Jakob EM, 1999. Leg autotomy in a spider has minimal costs in competitive ability and development. *Animal Behaviour* 57 (4): 957–965.
- Juanes F, Smith LD, 1995. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 197–223.
- Louise RB, 1989. Autotomy of cerata by the nudibranch *Melibe leonina* (Mollusca): ultrastructure of the autotomy plane and neural correlate of the behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 324: 149–172.
- Martin J, Avery RA, 1998. Effect of tail loss on the movements patterns of the lizard *Psammodromus algirus*. *Functional Ecology* 12 (5): 794–802.

- Medel RG, Jimenez JE, Fox SF, Jaksic FM, 1988. Experimental evidence that high population frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation. *Oikos* 53 (3): 321–324.
- Roth VD, Roth BM, 1984. A review of appendotomy in spiders and other arachnids. *Bulletin of the British Arachnological Society* 6 (4): 137–146.
- Uetz GW, McClintock WJ, Miller D, Smith EI, Cook KK, 1996. Limb regeneration and subsequent asymmetry in a male secondary sexual character influences sexual selection in wolf spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38, 253–257.
- Vollrath F, 1995. Lymphoid organs on regenerated spider legs. *Bulletin of the British Arachnological Society* 10 (3): 115–118.
- Wise SE, Jaeger RG, 1998. The influence of tail autotomy on agonistic behaviour in a territorial salamander. *Animal Behaviour* 55 (6): 1707–1716.
- 陈海峰, 李枢强, 2005. 北京幽灵蛛的繁殖行为. *动物学杂志* 40 (1): 14–20.