

热带次生林2种不同捕食策略地表蜘蛛的种内、 种间竞争强度及土壤N的调节作用

胡 静^{1,2}, 杨效东¹

(¹中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303;

²中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 为了进一步了解热带森林生态系统中不同捕食策略蜘蛛的种内、种间关系以及环境资源对其的调节作用, 采用室内微生态系统, 对蜘蛛个体密度和弹尾目数量变化对不同捕食策略蜘蛛功能群种内、种间竞争关系的影响进行了研究。研究发现: 在猎物弹尾目数量丰富的微生态系统中, 蜘蛛个体数增加可导致主动捕食策略的游走型狼蛛科死亡率显著升高, 被动捕食策略的结网型六疣蛛科生物量生长呈现明显的负增长, 非同种蜘蛛组合的混合功能群中蜘蛛群落生物量的损失量显著增大。在弹尾目数量较少的微生态系统中, 蜘蛛个体数增加使游走型蜘蛛的死亡率显著升高, 生物量的损失量显著增大, 但对结网型蜘蛛的死亡率和生物量生长没有显著影响, 非同种蜘蛛组合的混合功能群中蜘蛛的死亡率显著增高、生物量则出现正增长状况。由此表明, 游走型蜘蛛的种内竞争方式主要体现在个体死亡率, 结网等待型蜘蛛则更多表现在生物量的损失上, 不同种蜘蛛种间竞争受食物资源的影响, 蜘蛛死亡主要以游走型蜘蛛为主。

关键词: 蜘蛛个体数; 弹尾目数量; 捕食策略; 死亡率; 生物量变化量

中图分类号: S-7

文献标志码: A

论文编号: 2012-1674

The Competition of Different Strategy Spiders and the Regulating Effect of Soil N in Tropical Secondary Forest

Hu Jing^{1,2}, Yang Xiaodong¹

(¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla Yunnan 666303;

²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract: In order to further understand the relationship of different forage strategy spiders and the regulating factors, the study was performed as a microcosm experiment in two soils with different nitrogen content. The paper studied interspecific and intraspecific competition under the influence of Collembola abundance and spider individual density. The study demonstrated that wandering spiders' mortality rate could increase with spider individual density, while sit-and-wait spiders' biomass variation displayed a significant negative increase in CK treatment. Individual density of mixed species spiders has no influence on mortality, but the biomass variation expressed negative growth. In the +N treatment, wandering spiders' individual density significantly influenced the mortality rate and biomass variation, while sit-and-wait spiders' individual density has no influence on mortality rate and biomass variation. Increasing individual density of mixed species spiders would lead to higher mortality rate and positive biomass variation. The intraspecific competition of

基金项目: 国家自然科学基金“西双版纳外来种蚯蚓种群快速扩散及入侵的驱动因素探讨”(30970539)。

第一作者简介: 胡静, 女, 1986年出生, 内蒙古人, 硕士, 研究方向: 地表动植物关系。通信地址: 666303 云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园新科研中心, Tel: 0691-8716735, Email: hu1129@sina.com。

通讯作者: 杨效东, 男, 1966年出生, 云南昆明人, 研究员, 研究方向: 土壤生态学研究。通信地址: 666303 云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇 中国科学院西双版纳热带植物园新科研中心, Tel: 0691-8715948, E-mail: yangxd@xtbg.ac.cn。

收稿日期: 2012-05-02, **修回日期:** 2012-06-21。

wandering spiders usually displayed on mortality rate, but the sit-and-wait spider's intraspecific competition mainly displayed on biomass variation. The interspecific competition between mixed species was shown on the mortality rate change, and wandering spiders had a higher mortality rate.

Key words: spider density; Collembola abundances; forage strategy; mortality rate; biomass variation

0 引言

蜘蛛是无脊椎动物中数目较大的一个类群,是陆地生态系统中最丰富的捕食性天敌^[1],同时也是多样性最高的节肢动物之一。蜘蛛的食性很杂,主要以各类昆虫的卵、幼虫或成虫为食,同种或非同种的蜘蛛之间存在同类相食的现象^[2]。以往有研究证明,捕食者对猎物数量的控制主要取决于捕食者的捕食方式,不同捕食策略蜘蛛对于生态系统产生的影响也不同^[3]。以往对于蜘蛛捕食效应的报道多集中于农业生态系统和草原生态系统^[4],对于热带森林生态系统中相关的研究报道较少。

在生态系统中,当多重捕食者共同存在时,捕食者效应并不只是单纯的相减和累加,同种或非同种的捕食者之间的捕食效应都可能会出现非叠加效应^[5]。无脊椎捕食者之间的相互敌对作用,如捕食者之间的对食物的掠夺行为、同类相食等行为均会对下行效应产生抑制作用,而这种抑制作用同样会受到系统资源变化的上行效应调节。2008年的一项研究表明,植食性昆虫的存活率和捕食者-猎物间的相互关系强度会受到捕食者多样性、捕食者密度以及共存捕食者密度的影响^[6]。当捕食者蜘蛛和猎物弹尾目数量发生变化时(如个体密度、种类等),均可能使捕食者间的相互关系发生改变^[7],同时捕食者效应可能会受到这种变化的影响。

地表蜘蛛作为多样性丰富的杂食性捕食者,其在生物进化过程中衍生的不同捕食策略也是决定自身生存和繁殖的重要因素,同时也对土壤食物网中物质和能量的运输和传递有着至关重要的意义。Denno等^[8]通过比较结网蜘蛛和游走蜘蛛间对猎物的抢夺和同类相食现象发现,当猎物密度增加的情况下,结网蜘蛛会增加捕食效率,而游走蜘蛛则不会发生变化。Schmitz等^[3]的研究表明,捕食者对猎物数量的控制主要取决于捕食者的捕食方式,游走型蜘蛛会减少食草昆虫的多样性并增加地上净初级生产量,而结网型蜘蛛则会产生相反的效果。可见,蜘蛛捕食策略的不同对于生态系统产生的影响也不同。

笔者以热带次生林野外调查数据为基础,建立模拟自然林的土壤表层微生境系统,以死亡率和生物量作为指标,初步比较2种不同捕食策略的蜘蛛(游走型

和结网型)在不同弹尾目数量条件下的种内和种间竞争状况,并提出2点科学问题:(1)个体密度和弹尾目数量的不同是否会对蜘蛛种群种内、种间竞争产生调节作用;(2)不同捕食策略的蜘蛛应对以上调节作用的方式是否相同。

1 材料与方法

1.1 研究地点生境状况

研究地位于云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园(21°55' N, 101°12' E),海拔600~700 m。该地区终年受西南季风控制,属热带季风气候,一年中干湿季分明,有雾凉季(11月—翌年2月)、干热季(3—4月)和湿热季(5—10月)之分。年平均气温21.5℃,≥10℃年积温7860℃,平均最低气温7.5℃,年日照时数1828 h,年降水量1557 mm,年相对湿度86%,干燥度1.01,年径流量764 mm。试验所选取的自然林样地是热带雨林经刀耕火种后自然演替形成的热带次生林,植物群落主要以披针叶楠(*Phoebe lanceolata*)、蒲桃(*Syzygium jambos*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、窄序崖豆树(*Millettia leptobotrya*)、五月茶(*Antidesma bunius*)为主,森林覆盖度约85%,共75个树种,植株密度为0.2187株/m²。植物多样性指数为2.86,均匀度为0.7,土壤为砖红壤。

1.2 微生态系统的建立

1.2.1 土壤和凋落物的选取和处理 2011年3月,取野外所调查的次生林0~10 cm层土壤,混匀后用2 cm孔径筛网过筛,去除土壤中较大的石块、植物根茎和种子;然后将土壤冷冻(-18℃,7天)和烘干(80℃,3天)处理,去除或减少试验用土壤中的土壤节肢动物和微生物。凋落物从次生林中取回后,采用烘干法(80℃,3天)去除其中的土壤节肢动物和微生物。

1.2.2 微生境设置 每个微生境以花盆为容器(Φ27.6 cm, h=25 cm),模拟次生林表层土壤结构,微生境环境由预先处理好的土壤层(3000 g土,约10 cm厚度)和凋落物层(16 g凋落物)构成。

1.2.3 蜘蛛和弹尾目接种 微生境接种蜘蛛(狼蛛科 Araneae: Lycosidae 和六疣蛛科 Araneae: Hahniidae)均为雌性,从野外次生林中获取,随机接种到微生境中。接种弹尾目(长角跳科 Collembolan: Entomobryidae)为实验室所饲养。

1.2.4 处理设置 将试验用84个微生境首先分为CK和+N 2个处理区组,其中每个处理区组为42个微生境系统。加氮量根据微生境初始土壤氮含量(2.21 ± 0.05) g/kg 人工加入 NH_4NO_3 2.2 g,即+N处理组的土壤氮含量是CK处理组的1倍。一周之后,在以上84个微生境中分别接种弹尾0.0130 g计约(135.31 ± 28.59)个。接种弹尾目30天后,通过土豆片陷阱法对系统中弹尾目进行抽样调查,获取初始数据。然后分别在CK和+N的微生态系统中,接种不同捕食策略和不同密度的蜘蛛(表1),每个处理的重复为6。容器上端用细纱网(60目)

密封,以避免微生境内土壤动物迁出和微生境外土壤动物干扰。

1.3 2种土壤N水平条件的微生态系统蜘蛛密度确定 在进行微生态系统试验之前,结合野外和微生态系统的实际情况,对加入微生态系统蜘蛛的个体数进行了预试验,即将不同密度的蜘蛛放入微生态系统24 h,观察剩余蜘蛛数。结果表明,2种捕食策略蜘蛛的死亡率均会随密度的增加而增加,蜘蛛个体密度为2、3或4只时死亡率无显著差异。由此确定加入系统中的最低蜘蛛数量为2只,最高为4只。

表1 微生境实验处理组

	CK处理			+N处理		
	游走型(w)	结网型(s)	混合型(ws)	游走型(w)	结网型(s)	混合型(ws)
	1(记1w)	1(记1s)	1+1(记1ws)	1(记1w)	1(记1s)	1+1(记1ws)
密度(ind./flowerpot)	2(记2w)	2(记2s)	2+2(记2ws)	2(记2w)	2(记2s)	2+2(记2ws)

注:捕食策略:游走型(w)、结网型(s)和混合型(ws);蜘蛛密度:1个、2个和4个。

1.4 统计和计算公式

1.4.1 种群密度 种群密度(ind./flowerpot)=种群个体数/微生境面积或体积

1.4.2 蜘蛛死亡率 蜘蛛死亡率=(死亡蜘蛛个体数/试验期间接种蜘蛛总个体数) $\times 100\%$

1.4.3 蜘蛛生物量变化量 蜘蛛生物量变化量(g/wk)=(取样30天蜘蛛生物量-接种初始蜘蛛生物量)/接种周数

数据采用统计软件SPSS 16.0进行分析,各组数据经Kolmogorov-Smirnov检验正态性,对于不符合正态分布的经变换使其符合正态分布。对于不同变量间进行T检验或方差分析,方差分析结果差异显著的根据其方差齐行进行LSD或Dunnett's T3多重比较,为比

较变量之间的差异显著性,在SigmaPlot 10.0中绘制数据图表。

2 结果与分析

2.1 2种土壤N水平条件微生态系统中的弹尾目数量比较

通过对2种土壤N水平条件的微生态系统土壤取样测定,结果表明:2种N水平条件下的土壤pH、铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)含量和土壤微生物生物量氮含量(SMBN)均呈现极显著的差异(表2)。接种蜘蛛的猎物弹尾目30天后,不加N(CK处理区组)的微生态系统中的弹尾目个体数(913.19 ± 99.13)只显著高于加N(+N处理区组)的微生态系统(445.78 ± 47.64)只(图1)。

表2 接种蜘蛛前对CK处理组和+N处理组各项土壤理化指标(mean $\pm$ SE, n=42)

来源	土壤含水量/%	pH	铵态氮/(mg/kg)	硝态氮/(mg/kg)	微生物碳/(mg/L)	微生物氮/(mg/L)
CK	25	5.34(0.02)**	171.95(4.31)**	60.93(2.09)**	9.84(1.06)	5.39(0.98)**
+N	25	4.53(0.02)	644.55(15.32)	1558.36(50.21)	13.22(2.18)	14.90(3.140)

注: * $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。表3同。

2.2 2种土壤N水平条件微生态系统中蜘蛛死亡率和生物量增长比较

方差分析表明:蜘蛛密度差异对其死亡率有极显著的影响,但对生物量变化没有显著的影响;猎物弹尾目数量和蜘蛛捕食策略2个变量对于蜘蛛死亡率和生物量均没有显著的独立作用,并且3个变量因素对没有呈现出交互作用(表3)。

进一步分析表明,在不加N的微生态系统区组中(CK),蜘蛛个体数由1个增至2个时,游走型蜘蛛功能群处理中的蜘蛛个体死亡率显著升高($t=-2.043$, $df=10$, $P=0.068$),生物量增长没有显著变化;结网型蜘蛛功能群处理中的蜘蛛死亡率虽呈现上升趋势,但差异不显著($t=-1.337$, $df=10$, $P=0.211$),而生物量则表现出明显的负增长变化,即蜘蛛个体生物量表现出明显

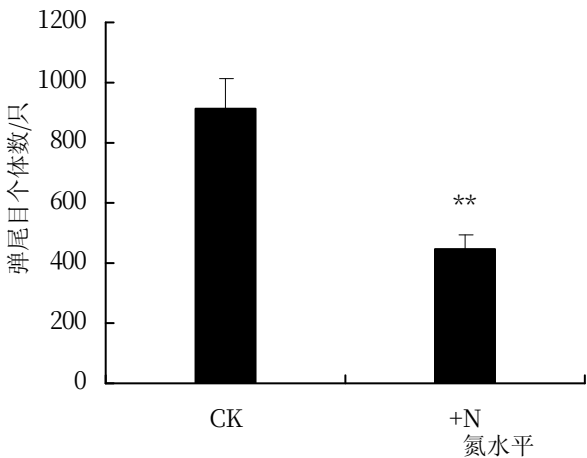


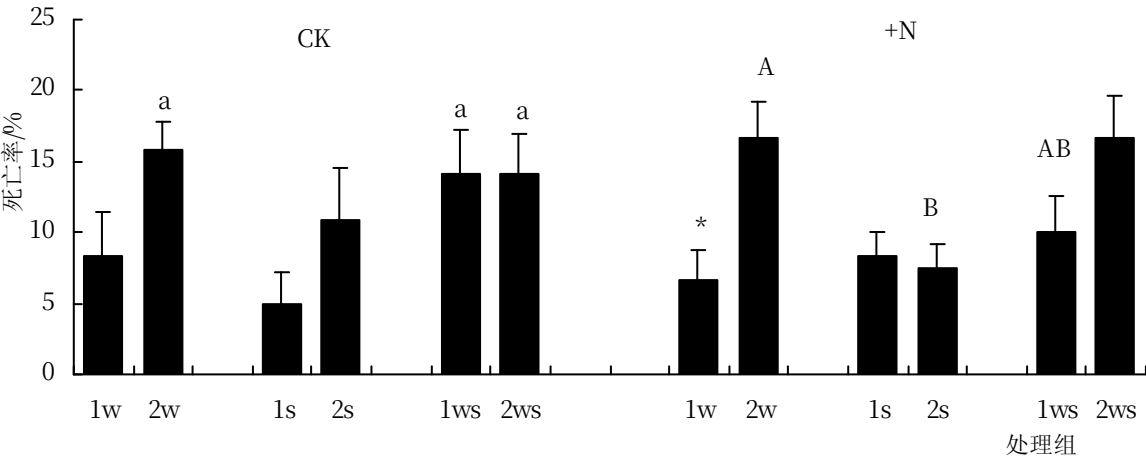
图1 接种蜘蛛前不同土壤氮水平条件下弹尾目个体数比较

的损失;混合捕食策略功能群处理中的蜘蛛死亡率也无显著变化($t=0.000$, $df=10$, $P=1.000$),生物量的损失量显著增加;在加N的微生态系统中(+N处理区组),蜘蛛个体数由1个增至为2个后,游走型蜘蛛功能群处理中的蜘蛛死亡率显著增加($t=-3.078$, $df=10$, $P=0.012$),且生物量的损失量显著增大;结网型蜘蛛功能群处理中的死亡率没有显著变化($t=0.349$, $df=10$, $P=0.734$),但其生物量的损失量反而减小;混合捕食策略蜘蛛功能群的死亡率显著增高($t=-1.683$, $df=10$, $P=0.123$),而生物量则出现正增长状况(图2~3)。

相同蜘蛛个体数条件下,不同捕食策略蜘蛛间的死亡率差异不显著,但生物量的变化不同,具体表现为:在弹尾目数量高的不加N微生态系统中(CK处理

表3 猎物弹尾目数量、蜘蛛密度和捕食策略对蜘蛛死亡率和生物量变化影响的方差分析(F值)

来源	独立变量	df	F	P
弹尾目数量C(n=36)	死亡率	1	0.006	0.939
	生物量	1	0.881	0.352
蜘蛛密度S(n=24)	死亡率	2	5.494	0.006**
	生物量	2	0.076	0.927
捕食策略F(n=24)	死亡率	2	2.353	0.104
	生物量	2	2.230	0.116
弹尾目数量×蜘蛛密度(C×S)	死亡率	2	0.981	0.381
	生物量	2	1.518	0.227
弹尾目数量×捕食策略(C×F)	死亡率	2	0.216	0.807
	生物量	2	1.353	0.266
蜘蛛密度×捕食策略(S×F)	死亡率	1	2.885	0.095
	生物量	1	0.055	0.816
弹尾目数量×蜘蛛密度×捕食策略(C×S×F)	死亡率	1	1.551	0.218
	生物量	1	0.429	0.515



小写字母表示CK处理中2w、2s和1ws间的比较;大写字母表示+N处理中2w、2s和1ws间的比较;
*表示相同功能群间不同个体密度间的比较。下同

图2 不同土壤N条件下个体密度对2种捕食策略蜘蛛死亡率的影响

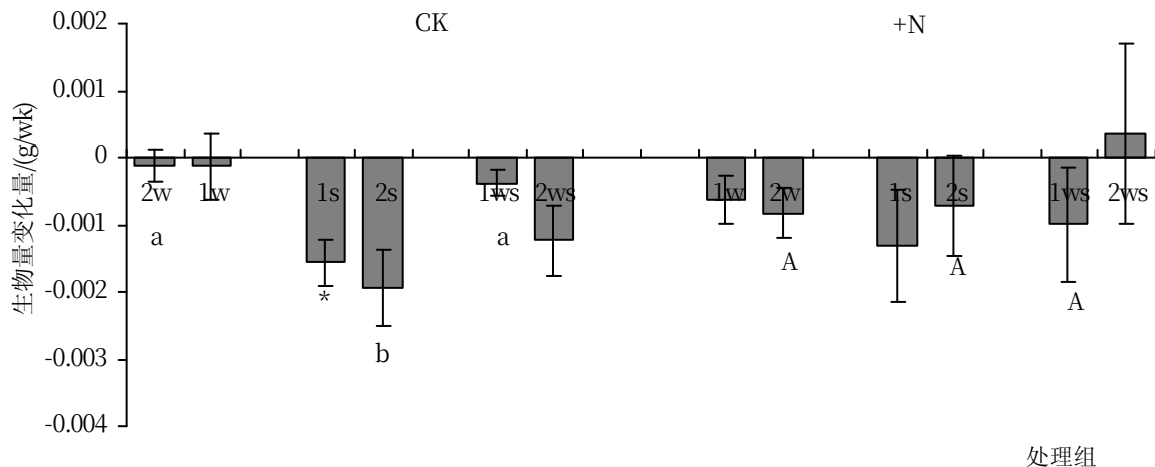


图3 不同土壤N条件下个体密度对2种捕食策略蜘蛛生物量的影响

区组), 结网型蜘蛛功能群生物量负增长量显著高于游走型蜘蛛功能群(1s 与 1w: $t=2.390$, $df=10$, $P=0.038$, 2s 与 2w: $P=0.004$) 和混合捕食策略功能类群(2s 与 1w+1s: $P=0.010$)。在弹尾目数量相对较少的加N微生态系统中(+N 处理区组), 游走型蜘蛛功能群(2w)的死亡率显著高于结网型蜘蛛功能群(2s)($P=0.013$), 3 种不同捕食策略蜘蛛组成的混合蜘蛛功能群(2s、2w 和 1ws)生物量的变化量无显著差异(图 2~3)。

3 结论

(1) 对于主动捕食策略的游走型狼蛛科, 个体密度的增加均导致其种群死亡率提高, 并且在猎物弹尾目数量减少时, 蜘蛛的生物量呈现负增长(个体体重损失量增加), 种群内密度制约效应(种内竞争)主要体现在死亡率上。

(2) 对于被动捕食策略的结网型六疣蛛科, 个体密度变化对其死亡率的影响相对较弱, 但导致生物量生长呈现明显的负增长, 种群内密度制约效应主要体现在蜘蛛种群生物量生长变化上。同时, 食物可获取性也是影响捕食者存活率和生物量变化的重要因素。

(3) 非同种蜘蛛组合的混合功能群在猎物弹尾目数量丰富的条件下, 个体密度增加没有对 2 种蜘蛛的死亡率产生显著影响, 但蜘蛛群落生物量的损失量显著增大; 在其猎物弹尾目数量较少条件下, 蜘蛛个体数增加导致死亡率显著增高、但生物量则出现增长趋势。由此表明不同蜘蛛种类所产生的种间竞争对于捕食者效应的影响受食物资源的影响。

4 讨论

在土壤动物丰富的热带森林生态系统中, 蜘蛛通过其捕食作用对地下食物网结构和功能具有重要的调控作用^[9]。以狼蛛科为代表的地表游走型蜘蛛广泛分

布于农田、草地和森林中, 是主要的地面游猎捕食者, 主要以小型节肢动物为食, 包括弹尾目、双翅目和同翅目昆虫等^[10]。狼蛛具有善跑、善跳、行动敏捷、性凶猛的特征, 因此个体间似乎更容易发生同类相食的现象^[11]。微生态系统的试验结果显示, 游走型狼蛛培养过程中, 死亡率会随个体数的增加而增大, 表明种群密度的大小是影响狼蛛同类相食的重要因素^[12]。大多数捕食者生长过程中, 来自种群内部的种内竞争会对其种群的发展产生密度制约效应^[13]。在食物资源固定的情况下, 密度制约效应对种群数量的影响因种群内个体数量的增加而增强^[14]。如黑甲虫的生长和繁育因其物种密度变化引起的种内竞争强度差异导致其种群后代繁育能力降低^[15]。个体密度增加引起的种内竞争会改变石蝇幼虫的体型大小^[16]。已有的野外试验也证明, 生活在橡树林凋落物层的狼蛛, 科密度较高时生长速率会相应的降低^[17]。需要指出, 食物可获取性也是影响捕食者存活率的重要因素^[18-19]。本研究结果进一步证实, 当微生态系统中弹尾目数量减少后, 食物资源的短缺抑制了游走型狼蛛的生长、发育、繁殖和生存^[20-21]。狼蛛不同个体间因觅食活动加强, 相互遭遇的可能性增大, 并通过相互残杀和取食同类获取营养物质^[8]。不仅导致蜘蛛死亡率升高、存活蜘蛛的生物量, 也呈现负增长格局。

对于地表结网型蜘蛛(六疣蛛科), 它们采取的是被动等待型捕食策略, 蜘蛛个体密度变化对其死亡率的影响相对于游走型狼蛛较弱, 种群内密度制约效应主要体现在蜘蛛种群生物量生长变化上(图 2~3)。结果显示, 在猎物弹尾目数量丰富的情况下, 结网型蜘蛛个体数增加导致其种群死亡率和生物量负增长量增高; 在弹尾目数量少的情况下, 随蜘蛛个体数量增加,

结网型蜘蛛生物量的负增长加大,而死亡率则较低。由此表明结网型蜘蛛之间的竞争似乎更多体现在对生存领地的竞争,而并非食物资源^[22]。已有研究表明,结网型蜘蛛的同类相食率和集团捕食作用较弱,如在资源丰富的地区,同类相食率和集团捕食作用在狼蛛科分别为5.5%和3.4%;在肖蛸科为0%和2.5%(结网蜘蛛);在皿网蛛科为1.6%和1.6%(结网蜘蛛)^[23]。在结网蜘蛛密度较高的情况下,同营养级的蜘蛛之间会出现相互捕食的竞争关系,但空间的相对隔离又会减弱这种竞争强度^[24]。本研究发现,试验所用的结网型蜘蛛间确实存在同类相食的现象,但由于其在地下结网的生活习性,死亡率和生物量变化量在不同食物资源和个体数量条件下无显著差异。由此推测结网型蜘蛛的种间竞争效应不强烈,对于结网等待型蜘蛛群落的存活和发展无显著影响。

从本试验结果可见,对于2种不同捕食策略蜘蛛的混合型功能群处理,微生态系统中弹尾目数量丰富时,个体密度增加没有对2种蜘蛛的死亡率产生显著影响,但使其生物量损失量增加(2ws处理尤为突出);当弹尾目数量减少时,蜘蛛的个体密度增加会导致死亡率明显升高(2ws显著高于1ws处理),但蜘蛛生物量变化量则出现正增长。分析其原因认为,随着食物弹尾目数量的减少,蜘蛛的密度增加造成了更大的捕食竞争压力,增加了同种或不同种蜘蛛相遇的机会,因此在2ws处理中,蜘蛛生物量的增长可能是因为2种蜘蛛相互取食同类所致。有研究表明当生存空间受到限制时,生态位重叠的蜘蛛间会产生竞争关系^[25]。在相同的生境中,当一个蜘蛛物种对于另一个蜘蛛物种产生负作用时,就会产生强烈的种间竞争作用^[26],且种间竞争强度取决于物种间的丰富程度和其分布区域^[27]。仅一个蜘蛛存在的情况下(1w和1s处理),不论是在弹尾目数量高还是低的条件下,游走型蜘蛛和结网等待型蜘蛛的死亡率没有呈现差异;但二者生物量出现一定的差异。由此也反映出不同蜘蛛种类所产生的种间竞争效应受食物资源丰欠的影响。

综上所述,通过本研究结果可看出,捕食者的种内和种间竞争关系会对捕食者的生存和生长产生不同程度的影响,进而可能影响到捕食者对食物链下层的营养级联效应。Gurevitch等^[28]的研究发现,竞争和捕食之间的相互关系在不同营养阶层的响应是不同的,捕食者所造成的下行效应在一定程度上会受到种内、种间竞争关系的干扰。Hauzy等^[29]对捕食者-猎物集合群落模型中的物种的分布进行调查,发现种内和种间呈密度依赖型分布的物种会加强捕食者对猎物的下行效

应控制。本研究仅是在简单食物链条件下对捕食者蜘蛛种内、种间关系的初步了解,蜘蛛种内种间关系对于研究种群动态以及生物防治具有重要意义,其对于下层食物链的影响有待更深入研究。

参考文献

- [1] Nyffeler M. Ecological impact of spider predation: a critical assessment of Bristowe's and Turnbull's estimates[J]. Bulletin of the British Arachnological Society, 2000, 11(9): 367-373.
- [2] Wise D H. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition and the regulation of spider populations[J]. Annual review of entomology, 2006(51): 441-465.
- [3] Schmitz O J. Effects of Predator Hunting Mode on Grassland Ecosystem Function[J]. Science, 2008, 319(5865): 952-954.
- [4] Halaj J, Wise D. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle?[J]. American Naturalist, 2001, 157(3): 262-281.
- [5] Griffen B D. Detecting emergent effects of multiple predator species [J]. Oecologia, 2006, 148(4): 702-709.
- [6] Otto S B, Berlow E L, Rank N E, et al. Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web[J]. Ecology, 2008, 89(1): 134-144.
- [7] Lucas É D, Coderre and J. Brodeur. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density[J]. Ecology, 1998, 79(3): 1084-1092.
- [8] Denno R, Mitter M, Langellotto G, et al. Interactions between a hunting spider and a web-builder: consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression[J]. Ecological Entomology, 2004, 29(5): 566-577.
- [9] Nyffeler M, Benz G. Spiders in natural pest control: A review[J]. Journal of Applied Entomology, 1987, 103(1-5): 321-339.
- [10] Nyffeler M, Sterling W, Dean D. How spiders make a living[J]. Environmental entomology, 1994, 23(6): 1357-1367.
- [11] Persons M, Walker S, Rypstra A, et al. Wolf spider predator avoidance tactics and survival in the presence of diet-associated predator cues (Araneae: Lycosidae) [J]. Animal Behaviour, 2001, 61(1): 43-51.
- [12] Samu F, Toft S, Kiss B. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae) [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1999, 45(5): 349-354.
- [13] Wise D H, Wagner J D. Evidence of exploitative competition among young stages of the wolf spider *Schizocosa ocreata* [J]. Oecologia, 1992, 91(1): 7-13.
- [14] Hassell M. Density-dependence in single-species populations[J]. The Journal of animal ecology, 1975: 283-295.
- [15] Anderbrant O, Schlyter F, Birgersson G. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus* [J]. OIKOS, 1985: 89-98.
- [16] Peckarsky B L, Cowan C A. Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity [J]. Oecologia, 1991, 88(2): 277-288.
- [17] Wagner J D, Wise D H. Cannibalism regulates densities of young

- wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments[J]. Ecology, 1996: 639-652.
- [18] Hurd L, Eisenberg R, Moran M, et al. Time, temperature, and food as determinants of population persistence in the temperate mantid *Tenodera sinensis* (Mantodea: Mantidae) [J]. Environmental entomology, 1995, 24(2): 348-353.
- [19] Moran M D, Hurd L. A trophic cascade in a diverse arthropod community caused by a generalist arthropod predator[J]. Oecologia, 1997, 113(1): 126-132.
- [20] Chen B, Wise D H. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web[J]. Ecology, 1999, 80(3): 761-772.
- [21] Kreiter N A, Wise D H. Prey availability limits fecundity and influences the movement pattern of female fishing spiders[J]. Oecologia, 2001, 127(3): 417-424.
- [22] Samu F, Sunderland K D, Topping C J, et al. A spider population in flux: selection and abandonment of artificial web-sites and the importance of intraspecific interactions in *Lepthyphantes tenuis* (Araneae: Linyphiidae) in wheat[J]. Oecologia, 1996, 106(2): 228-239.
- [23] Nyffeler M. Prey selection of spiders in the field[J]. Journal of Arachnology, 1999, 27(1): 317-324.
- [24] Harwood J D, Obrycki J J. Web-construction behavior of linyphiid spiders (Araneae, Linyphiidae): competition and co-existence within a generalist predator guild[J]. Journal of insect behavior, 2005, 18(5): 593-607.
- [25] Miyashita T. Competition for a limited space in kleptoparasitic *Argyrodes* spiders revealed by field experiments[J]. Population ecology, 2001, 43(1): 97-103.
- [26] Marshall S D, Rypstra A L. Spider competition in structurally simple ecosystems[J]. Journal of Arachnology, 1999: 343-350.
- [27] Morris D W, Davidson D L, Krebs C J. Measuring the ghost of competition: insights from density-dependent habitat selection on the co-existence and dynamics of lemmings[J]. Evolutionary Ecology Research, 2000, 2(1): 41-67.
- [28] Gurevitch J, Morrison J A, Hedges L V. The interaction between competition and predation: A meta-analysis of field experiments[J]. American Naturalist, 2000, 155(4): 435-453.
- [29] Hauzy C, Gauduchon M, Hulot F D, et al. Density-dependent dispersal and relative dispersal affect the stability of predator-prey metacommunities[J]. Journal of Theoretical Biology, 2010, 266(3): 458-469.

致谢: 感谢陈志玲女士和李桥顺先生在室内及野外的研究工作上给予的大力帮助!