**文献：104. Wilder SM, Rypstra AL, Elgar MA. 2009. The importance of ecological and phylogenetic conditions for the occurrence and frequency of sexual cannibalism. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 21-39.**

**生态和系统发育因素对性相食的发生率和频率的影响**

黄慢华(学号：201401233xx)1，Shawn M.Wilder 2

1. 清华大学生命学院生态学实验室，北京 100084

2.美国迈阿密大学动物系，俄亥俄 2601

Huang Manhua(No.：201401233xx)1，Shawn M.Wilder 2

1. Laboratory of ecology, School of life sciences，Tsinghua University，Beijing 100084, PRC

2. Department of Zoology, Miami University, Oxford, Ohio 45056; US

**The Effects of Ecological and Phylogenetic Factors for the Occurrence and Frequency of Sexual Cannibalism**

**Abstract:** Sexual cannibalism, the consumption of the male by the female before, during, or after mating, can be a striking example of sexual conflict with potentially large fitness consequences for males and females. In this study, we examine how ecological and phylogenetic factors may affect the occurrence and frequency of sexual cannibalism within and among species. Ecological factors such as food and mate availability may primarily influence cannibalism by affecting the benefit of cannibalism for females. Phylogenetic factors such as feeding mode, sexual size dimorphism, certain mating behaviors, and genetic constraints may influence the vulnerability of the male to the female or the propensity of females to attack males. Although in some cases it may be difficult to separate the effects of co-occurring factors, in other cases comparative and phylogenetic approaches may aid in determining the influence of ecological and phylogenetic factors for the evolution of sexual cannibalism.

**Key words:** sexual cannibalism, food availability, mate availability, mating behavior, sexual size dimorphism

**摘要：**

性相食(sexual cannibalism)是指雌性在婚配过程之前、之中或之后捕食雄性的现象。是雌雄两性扩大潜在适宜度冲突的结果。本文将研究生态和系统发育因素对种内和种间性相食发生率和频率的影响。生态因素，如食物和配偶的可利用性通过雌性在同类相食中的利益影响性相食。系统发育的因素，如捕食方式，雌雄大小异型，婚配行为和遗传限制会使雄性把弱点暴露给雌性，或符合雌性捕食嗜好。虽然在一些情况下很难区分相互作用因素，但在其它情况下，比较分析和系统发育分析的方法有助于研究生态和系统发育因素对性相食演化过程的影响。

**关键词：**性相食，食物可利用性， 配偶的可利用性，婚配行为，雌雄大小异型

**1引言**

在过去的30年间人们越来越关注婚配系统中的两性冲突问题[8,17,71]。通常雌雄性在婚配过程中最优结果是不同的[17]。在许多物种中，雄性会与尽可能多的雌性进行婚配，而在每次婚配中它们只付出自己很少的资源。雌性则会努力只与高质量的雄性婚配，因为它们希望从婚配中获得较多的资源[1]。性相食指的是雌性在婚配过程之前、之中或之后吃掉雄性的现象，是一种最能体现两性冲突的现象，尤其是在那些雌性将雄性的身体当做“彩礼”吃掉，而其实雄性可以通过寻找其它配偶来最大化自己的遗传收益[11,22,23,29]。

婚配时性相食发生的时间影响着雌雄性从中获益。雌性可以在婚配前和婚配后的性相食中获益，而雄性只能在婚配后的性相食中获益。雌性和雄性在性相食中的成本与收益会通过改变选择压力影响性相食的发生率与频率。这些选择压力强烈影响适应性，包括(a)雌性捕食雄性动机的强弱，(b)雄性逃避雌性攻击动机的强弱，或者(c)雄性被雌性捕食的难易程度。性相食包含两个重要阶段，即雌性攻击和雌性捕食成功。大部分研究性相食关注雌性攻击雄性的动机和雄性逃避雌性攻击的动机。影响雄性无法逃避雌性攻击的因素很少被研究，但这些因素可能决定性相食的发生。

过去的研究都是直接关注性相食发生时雌性和雄性的代价与收益的[22,29,67]。然而，选择压力的强弱与自然选择发生的具体条件有关。（前文提到：收益会影响选择压力）比如说，自然选择可能会促使雌性吃掉雄性，因为雄性的身体可以作为一种食物来源。不过，自然选择促使雌性做出这种行为的选择压力强弱是依据雌性可获取的其它食物的量而决定。如果雌性很少能捕获其它猎物，那么雌性就很可能在自然选择的压力下嗜食同类。配偶的可利用性可能是另一个影响雌性性相食强弱选择的生态因素。另外，系统发育因素也影响性相食发生的频率，物种进化过程中蕴含着自然选择过程。例如，如果雄性的进化使其在婚配时的身体很靠近雌性口器，那么它们就很容易受雌性的攻击并被吃掉。其它的与系统发育有关影响性相食的因素包括进食方式、雌雄大小异型以及遗传。

本文研究生态和系统发育因素影响性相食的发生率与频率（图1）。分三个方面：1.研究生态和系统发育因素对性相食的影响。2.收集相关证据。3.提出未来研究方法。

**2性相食的进化**

许多物种存在性相食，如螳螂(Insecta, Mantodea)和蜘蛛(Arachnida, Araneae) [22]。性相食的发生率与频率在不同物种差异很大，雌性捕食遇到的雄性的概率从0%到100%不等，即使与配偶同属一科，也是如此。例如Araneae, Theridiidae) [2,56,57,58]。雌性觅食，排斥婚配，雄性自我牺牲，以及遗传限制等许多因素可以对性相食的演化做出解释[3,22,29,68]。

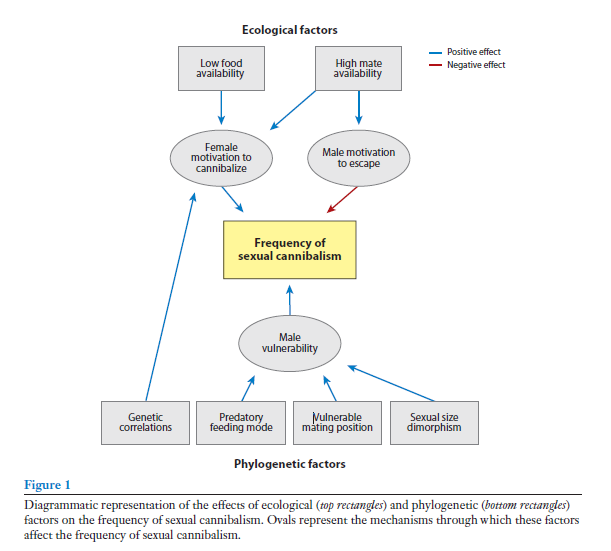


图1. 生态因素(上方格)与系统发育因素(下方格)对性相食频率的影响。椭圆形代表这些因素通过的机制。

最常见解释性相食的原因是：雌性对环境的适应，通过捕食雄性，雌性可以获得更强的繁殖能力[22]。在婚配前后吃掉与自己婚配的雄性可以使雌性免于饥饿，或者繁育出更多数量的后代。而且同种的雄性可能是比其它猎物质量更好的食物，因为其体内营养物质的配比更加接近雌性生长和产子所需的营养[31,62]。饲养观察到：被剥夺食物的雌性有更强的性相食[3,46,49,85]。在雄性甘愿被吃的婚配中，雌性会获得更大的收益。但这些研究很少被解释清楚[10,13,28,78]。

如果雌性拒绝与雄性婚配，那么它们就可以采用性相食的方式来获益。被不佳的雄性求婚对雌性来说可能并不是件好事，因为这会使它们被性奴役，同时减少觅食的时间，增加被捕食的危险[76]。婚配前的性相食可以使雌性减小这一影响，同时它们还可以获得一顿食物。在欧洲花园蜘蛛(*Araneus diadematus)*中，体型大的蜘蛛更可能与雌性成功婚配，然而体型小的蜘蛛则更可能在婚配成功前被雌性吃掉[28]。有趣的是，雌性与雄性的婚配成功率与雄性的体型大小无关，而这意味着婚配前的性相食其实是一种雌性拒绝与那些不够强壮的，不合时宜的，可以被雌性击退的雄性的婚配的方式[28]。研究雌性拒绝婚配观察到：雌性狼蛛(*Schizocosa uetzi*）更倾向于与自己有相近表现型的雄性婚配，而嗜食那些有不良或者与自己表现型不相近的雄性[43]。近期研究显示：很多解释雌性婚前性相食很有道理，但很难找到有可信度的证据。

在特定情况下，对雄性来说，被性相食获益会大于其通过未来婚配而获益，因此雄性会选择在婚配时牺牲自我[2,4,39,85]。雄性可以通过降低在婚配时或婚配后对雌性攻击的抵抗能力，来增加性相食现象发生的频率。在极端情况下，雄性会在婚配过程中死去[35]，或者在婚配时故意将自己的身体靠近雌性的口器[37]。雄性可以通过一些方式使自己成为性相食中的受益者，例如雄性可以用自己的身体来为雌性提供营养以增加其繁殖自己的后代的能力[13]，或者是通过增加与雌性身体接触的时间来增加成功受精的概率[2,65]，再或者是在婚配时分泌需要进入雌性体内的物质[35,58]。

如果在性相食中，雌雄性都不获益，那么就是非适应性的遗传限制假说[7]。实际上，一些雌性费很大力气捕食雄性的行为是得不偿失的，而且一些雌性如果因为攻击性太强在婚配前吃掉所有她碰到的雄性，就会一直无法婚配[7,67,68]。如果这种明显的攻击性在幼年期给生物体带来的优势大于成年后所带来的劣势，那么它就可能被自然选择所保留。在一些蜘蛛中，高攻击性所带来的幼年期乱捕乱食的行为可以使它们获得成年时更大的体型和更强的繁殖能力。然而由于遗传限制的原因，这种乱捕乱食的行为会延续至成年，并表现为嗜食一些合适的配偶，因此延后产子的时间[7,53]。由此看来，对一些物种来说性相食并不是完全适应，而只是自然选择因高攻击性导致成年期大体型的副产物。

**3 生态因素**

生态因素会影响有机体的生长、生存以及繁衍。许多生态条件，例如食物的可利用性、种群密度和性比在种内和种间都有较大差别，而这种差别可以影响雌雄性在性相食中获益大小。生态因素主要是通过影响雌性性相食和雄性逃避动机大小来影响性相食的发生率与频率(图1）。食物和配偶可利用性是生态因素。食物缺乏和食物质量会影响雌性性相食行为。配偶可利用性：雄性的大量存在会减小雌性在婚配前性相食所付捕食代价。在这种情况下，如果能确保自己在婚配后可以获得父亲的地位，那么雄性有更强的在婚配之后牺牲自己而被雌性捕食的倾向。

**3.1 食物的可利用性**

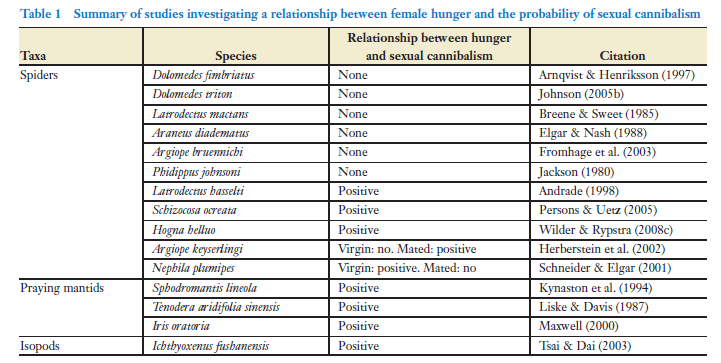
食物缺乏似乎是通过性相食来获得繁殖力优势的一个必要条件[70]。对于雌性来说，需要平衡吃掉雄性从营养上获收益和婚配前吃掉雄性造成无法繁育后代的风险以及被雄性反击的风险[70]。当食物可利用性和质量低下时，吃掉雄性所带来的营养价值是丰厚，因此支持雌性捕食掉雄性的选择压力是很大。在性相食经常发生的多数物种中，食物受限情况下发生性相食似乎确实让这些无脊椎捕食者受益[19,105,106]。

表1.雌性的饥饿与性相食

在许多物种中，性相食的发生情况依据具体食物情况而变。表格1研究统计雌性的饥饿与性相食关系。有6种蜘蛛，二者无没关[7,14,28,40,48,51]。而其它9种，包括蜘蛛[7,46,72,85,102]、螳螂(praying mantids) [59,61,64]和一些寄生的等足生动物[96]中，饥饿与性相食是正相关，很明显食物可利用性在性相食中起作用（也就是说，那些在食物可利用性较低的环境中生活的雌性更容易去嗜食雄性）。对于未婚配而在婚配前进行性相食的雌性，饥饿与性相食之间的正相关可以给那些所处环境食物可利用性不稳定的个体带来好处，因为自然选择允许雌性在获得精子和获得食物之间权衡[70]。对于那些在婚配后性相食，或者在婚配前性相食的已婚配雌性来说，饥饿与性相食之间的正相关允许雌性权衡被雄性反击受到伤害风险和对于食物需求的欲望。值得注意的是：食物可利用性与性相食之间联系的缺失并不能说明食物限制不能影响性相食。因为长时间低食物可利用性会导致自然选择那些对所有潜在猎物具有高攻击性的个体，其中也包括雄性[45,53,88]。

在其它物种中，因为受幼年期哺育经历的影响，成年个体攻击性变化很大。比如，在幼年期缺乏食物的个体可能在成年期对潜在猎物有更强的攻击性。再比如，在orb-weaving spider ，*Nephila plumipes* [86]和 fishing spider ，*Dolomedes triton* [51]中，有一些雌性可能会因为在幼年期食物条件不好而在成年后拥有较小的体型。对于这些雌性来说，无论它们成年后的食物条件如何都会有更强的嗜食配偶的倾向。因为幼年期食物缺乏，这些体型小的雌性会通过在成年后增加搜捕猎物和性相食的频率来保障有足够食物完成繁殖。

在食物有限环境下，雌性一定可以从性相食行为中获益。雌性在捕食雄性的行为中提升了对于环境的适宜度，包括提升存活率、卵囊质量、卵的数目、卵的孵化成功率以及缩短孵卵时间。许多研究性相食对于雌性适宜度影响的实验都观测：捕食单只雄性对于雌性的窝卵数等测量繁殖力的指标的影响[29]。然而，直到现在也没有多少实验证明性相食确实可以提升繁殖力。在12个检验捕食一只雄性对于雌性的繁殖力影响，在有限食物环境下，只有3个实验[10,13,78]表明性相食确实可以提升雌性的繁殖力[10,2,7,30,31,40.49,64,92,93]。

这3个证明性相食对雌性繁殖力的正向作用的研究与其它9个研究的不同之处在于：它们所研究的是雌雄大小异型程度相对较低的物种[13]。螳螂(*Hierodula membranacea*) 雄性的体型是雌性的2/3 [13]。螳螂(*Pseudomantis albofimbriata)*雄性的体型是雌性的2/5[10]。蜘蛛(*Lycosa tarantula)*雄性的体型是雌性的2/3）。对于那些异型性程度高的物种(雄性体型很小)，雄性的身体对雌性来说可能只是无足轻重的食物[10]。例如，在*Latrodectus hasselti*中，雄性的质量不到成年雌性的2%[2]。除了雄性的绝对重量以外，雄性的重量与雌性需要在产卵前所吃的食物的重量的相对关系也很重要。在*Nephila plumipes*中，雄性的身体只能提供雌性在通常情况下产卵前所吃食物的质量的1%[86]，然而*Hogna helluo*中的雄性可以为雌性提供产卵前所需的8%的能量(S.M.Wilder & A.L. Rypstra, unpublished data)。雄性身体的重量与雌性在产卵前所需食物的重量的相对关系可能是研究性相食提升雌性繁殖力的很好指标，值得关注。

除了低雌雄大小异型外，在实验中使雌性处于相对饥饿状态的喂养方式观察到性相食使繁殖力显著提升[13]。只有很少研究性相食对繁殖力影响的实验中使用限制食物投喂量方式[2,7,13,30,33,40,49,64,92,93]。然而，在营养充足条件下，性相食与繁殖力提升很少相关。

关于食物可利用性对性相食的影响集中在食物数量。然而，食物质量对性相食也有重要影响。即使食物数量很多，如果食物质量很差，那么雌性也会营养不良。雌性可能需要与它们身体或者卵的物质组成相近的基本营养元素来保证其生长和繁殖[62,79,89,95,97]。在自然界中，食肉动物的身体中通常比食草动物含有更多的氮元素，它们身体内尿素含量与碳元素含量的比例也更高[19,31,32]。研究显示，食肉节肢动物会选择食用那些含有最适合它们（生长发育繁殖等生命活动）的基本营养元素和氨基酸的食物，并且更可能捕食那些含有它们所缺营养物质的猎物[41,65]。这可能也是性相食现象发生的原因之一，因为同物种的雄性比其它猎物更可能含有与雌性所需相当的营养及氨基酸比例[19,91]。因此，即使在雌性可以轻易获得其它食物的情况下，如果它们缺乏某种特定的营养物质，也会捕食雄性。

在食物质量影响性相食的研究中[101]，发现雌性狼蛛(*Pardosa milvina)*表现特别：用高质量的食物所喂养出的雌性实际上比用低质量的食物所喂养出的雌性更加容易攻击雄性并且嗜食同类[101]。有趣的是，一些其它的研究发现用类似的高质量*Poeciliopsis*食物喂养的*Pardosa* spp会比用低质量食物喂养的吃掉更多的食物并且捕获更多的猎物[66]。用高质量食物喂养的雌性可能会更加的健康和强壮，因此会比用低质量食物喂养的雌性具有更强的捕食雄性的能力。需要深入研究食物质量如何影响性相食，食物质量的哪个方面是重要的影响因素，以及食物质量影响性相食的机制。

在性相食研究中，食物的可利用性和繁殖力收益对性相食进化过程的影响已经比较清楚。还无法全面解释食物和哺育经历如何影响性相食发生的频率。也很少了解食物质量影响性相食。生态学家刚刚开始意识到食物中营养元素的量及其配比对动物觅食有重要影响，并且将这一想法融入觅食理论。而以前这一理论最主要考虑的是觅食的动物的精力问题[94,95]。环境中食物质量可能是影响性相食发生的频率的重要因素，尤其是考虑到食肉性节肢动物有强大的选择所缺营养物质的能力[41,65]。实验中，从野外捕获的雌性狼蛛的身体状况与在实验室中经过三个月或者更长时间饥饿处理的狼蛛实验结果相差不多[102]。

**3.2 配偶的可利用性**

很多生态因素会影响配偶的可利用性，包括强高捕食行为、斑块生境、与性有关的捕食以及寄生行为，这些因素通过种群密度和性比影响配偶的可利用性。因此，配偶的可利用性是影响雌性婚配前性相食和雄性努力避免婚配前被性相食的重要因素（图1）。

对于未婚配过的雌性，婚配前嗜食同类存在风险。因为如此无法与现在配偶婚配，且找不到下一个配偶的话，就一直不会受孕。因此降低雄性可利用性方式：例如降低种群密度、提升雌性性，都会增加雌性找不到另一个雄性的风险，从而减弱雌性进行婚前性相食倾向[70]。实验发现：那些被至少在成熟前十天就与雄性一起关在笼子里的雌性蜘蛛(fishing spiders, *Dolomedes triton*,)在后来的婚配过程中具有更高的性相食可能性[50]。在雄性性比高的地方，存在比较高的性相食[78]。虽然以上两个实验为性比影响婚配前的性相食倾向提供了证据，但是这两个实验在提升性比的同时也提升了雄性的种群密度（因此产生混淆变量）。

雌性的可利用性也可以影响雄性婚配后被性相食。如果雄性对雌性配偶的竞争十分激烈，而且通过被性相食可以确保自己获得父亲的地位（可以产生属于自己的后代），那么雄性可能会选择在婚配之后牺牲自己[5,39]。实验发现[39]：一夫一妻制可以提升受精的可能性。而在一夫多妻制中，如果性比偏雄，而且雄性为寻找雌性要花费大量资源情况下，这时雄性繁殖后代的成功率就会下降。这种情况在许多种类的蜘蛛中都会发生。于是这些雄蜘蛛选择将精力都投入最后一次婚配中，它们会允许自己被雌性性相食[5]。8物种充分的数据资料显示：那些雄性将精力投入在最后一次婚配中的物种会在雌性蜘蛛的网上与其它雄性进行激烈的竞争，而且雄性在寻找雌性的过程中死亡率很高[5]。比如，红背蜘蛛(*Latrodectus hasselti*)，雄性会在婚配时翻跟头而进入雌性的口器（从而被捕食）。在该物种的雌性的网上最多可同时出现六个雄性，而雄性在寻找配偶的过程中的死亡率为86%[5,37]。在婚配中翻跟头的行为并不是无用的，因为它们这些被性相食的雄性比那些没有被雌性捕食的雄性更能得到父亲的地位[2]。因此，虽然传统的Bateman规则指出：雌雄之间乱交对于雄性来说是更好的对策。但是当雄性面对凶险的竞争和很少有接触到更多雌性的机会情况下，它们可能会选择一夫一妻制，在婚配中牺牲自己的身体[5,11,39]。

总之，虽然种群密度和性比在种内和种间大为不同[55]，但研究这些因素对性相食的影响却很少。雌性可能会在雄性数目很多的情况下进行婚前性相食[41,50,70]。需要更深入的实验研究雌性是通过雄性的绝对数量还是性比来判断雄性的多少，以及适应性良好的雌性如何自身做出改变来应对雄性的可利用性。有趣的是，在一些物种中，如果雄性需要经过激烈竞争才能和雌性婚配，那么雄性会故意牺牲自己来让雌性捕食，以此来确保自己在婚配后可以获得父亲的地位[5,39]。在几乎所有的研究中，雄性的牺牲几乎是带有义务性质，而我们不知道在其它物种中雄性是否可以不以那么极端的方式牺牲自己。比如说，雄性可以通过改变自己对雌性攻击的抵抗力或婚配后逃跑的比率来影响性相食的发生率。而这种雄性牺牲自我的程度的调整可能在雄性间存在竞争和获得雌性的难易程度可变化性较大的环境中出现。比如，在狼蛛(*Hogna helluo)*中，那些婚配过的雄性比起那些在实验前从未婚配过的雄性有更少在与雌性婚配后被性相食[103]。配偶可利用性对性相食的影响值得关注。

**4 系统发育条件**

各种系统发育条件对有机体的形态和行为产生影响，并使个体具有最大繁殖力性状。虽然这些性状不完全是为性相食而选择出来，但是这些适应性的性状可以通过增强雌性捕食雄性的能力或降低雄性被雌性捕获后逃脱的能力影响性相食。下面讨论捕食方式、雌雄大小异型、婚配行为和遗传相关对性相食频率的影响。如捕食方式、雌性较大的雌雄大小异型、雄性的身体靠近雌性口器的婚配体位或者遗传限制导致的高度攻击性会使性相食发生频率更高。因此，一旦雌性捕食雄性的行为被自然选择出来，系统发育因素就有可能影响性相食。

**4.1 捕食方式**

捕食方式可能是系统发育因素中影响性相食的一个重要因素。很显然，在动物的众多的捕食方式中，食肉动物更容易发生性相食现象。在现已报道的90多种有性相食的物种中，超过90%都是食肉动物[22,29]。

虽然在多数情况下性相食发生在食肉动物中，但是在一些非食肉动物中也会发生动物吃掉同类身上某一个特定部位的现象。一个值得注意的例子就是蟋蟀(sagebrush cricket, *Cyphoderris strepitans)* [20]。在这个物种婚配的过程中，雄性肉质的后翅会被雌性吃掉。这并不属于传统意义上的性相食，因为在这个过程中雄性并没有死掉。但是有时它也被算作是性相食，因为毕竟雄性的一部分被雌性吃掉[20,52,84]。一种对为什么雄性没有被杀死的解释是：尽管雌性想要吃掉它的全部，但是它的口器没有强大到有效制服雄性。因此，如果性相食发生在非食肉的物种，那么性相食发生的程度或条件是有限制。

尽管多数有性相食的物种是食肉动物，但不是所有食肉动物都有性相食。在食肉动物中，性相食现象的发生频率因其捕食能力的不同而大为不同。性相食会发生在那些进化出捕食大型猎物能力的物种中。能发生性相食的食肉动物中，雌性至少要能捕食像同种雄性那么大的猎物。然而，性相食更可能发生在那些雌性能捕食比同种雄性体型大许多的猎物的物种中，因为更高的捕食能力可以降低雌性遭受雄性反击过程中受伤的可能性。比如，穴狼蛛雌性(*Hogna helluo)*可以比豹蛛(*Pardosa milvina)*更轻易地杀死与与自己体型相比倍数更大的猎物（包括同种个体）[83,99]。性相食的比例在食肉强度高的穴狼蛛中的比例（大于30%的婚配过程都有性相食）[102]大于在豹蛛中的比例（约1%的婚配过程有性相食；A. Schlosser and A.L. Rypstra, unpublishd data）。为捕获大型猎物而存在特殊适应性，例如捕食者的前腿和毒液，也许是性相食在螳螂和蜘蛛中十分普遍的原因之一。因此，虽然食肉是影响性相食发生频率的重要因素，但是依据它们食肉程度不同，性相食发生的程度也不同。

**4.2 雌雄大小异型**

许多动物类群中，雄性和雌性的身体大小异型。在鸟类和哺乳动物中，雄性倾向更大体型，这可能是因为雄性之间的竞争所致，并且最终体型大的雄性留下来[1]。然而，在无脊椎动物中，雌性倾向更大体型，可能是自然选择有利于更大的雌性体型，同时也有利于更小的雄性体型[42,47]。圆网蛛(orb-weaving spiders)系统发育研究表明，雌性体型增大影响了22个属的雌雄大小异型，雄性的体型的减小影响了2个属的雌雄大小异型(Hormiga et al. 2000)。无脊椎动物中，雌性体型变大，卵窝数与雌性成年后体型大小密切相关的（因为繁殖力选择）[42]。雄性体型变小，因为小的体型会减小生物在幼年期的死亡率，个体可以进行快速繁殖，以及有更快的爬行速度追上雌性[69,98]。选择因素的强度在各物种间的不同导致物种间雌雄大小异型差异极大，在无脊椎动物例如蜘蛛中，雌性的体型大小的范围可以从比雄性稍小一点到比雄性大十倍[54]。高程度雌雄大小异型可以使雌性更好的捕获雄性，同时在没有被伤害的风险下杀死雄性，因此在性相食的进化过程中被选择出来。

雌雄大小异型程度可以影响雌性攻击雄性和性相食发生的频率。虽然很少有关于雌性攻击各种不同体型雄性的统计数据，在裂狼蛛(*Schizocosa ocreata)*中，雌性确实更易攻击体型小的雄性[72]。在有性相食的物种中，有7个种的雌性更易嗜食体型小的雄性[7,28,30,25,51,72,100]。在狼蛛(*Hogna helluo)*中，随机的雌雄配对会产生雌性比雄性大0%至53%的雌雄大小异型[100]。这种雌雄大小异型可以对性相食发生的概率有很大影响。在体型差异为最大差异的25%时（也就是雌性的体型比雄性大13%），性相食发生概率为4%，在体型差异为最大差异的75%时（也就是雌性的体型比雄性大41%），性相食发生的概率为68% [100]。在捕捉和嗜食幼体的情况中[9,24,83]，雄性更可能会成为雌性的一顿美餐，因为幼年期雌性和雄性的体型比成年期时差异更大。

然而，在特定物种中，雄性的体型大小和性相食似乎没有关系，有的时候体型小的雄性反而不易受攻击[7,28,51,87,100]。在*Nephila plumipes*和*Argiope aurantiac*中，雌性攻击大体型的雄性的频率更高[26,36]。在*Nephila plumipes*中，雌性更可能嗜食体型较大的雄性[26,85]。在这个物种中雌雄大小异型与性相食之间有趣的正向关系可能与这个物种的平均雌雄大小异型程度较其它他至今研究过的物种较大有关[100]。在*N. plumipes*中，体型小的雄性个体，小到可以在雌性未察觉的情况下接近雌性。雌性可以察觉到大体型蜘蛛的退步运动和对网的拉拽，而对体型小的蜘蛛的存在则毫无察觉[26]。除了不易被察觉，体型极小的雄性的身体只能为雌性提供很少的营养，也可能因而被雌性攻击的频率较低[26,68]。在*Nephila plumipes*中，雄性的重量只是雌性的2%。因此，即使体型小的雄性在许多物种中更容易被性相食，但是也许因为体型小从而不易被察觉而且不能提供很多营养，因此也不那么容易被雌性吃掉。

除了影响某一种内性相食的概率，雌雄大小异型也可能与不同物种有不同的性相食频率有关。广泛分类研究[22]，但是没有发现雌雄大小异型与性相食程度（无、低、高三种程度）之间有什么联系。最近研究收集了代表21个属和12个科的27种蜘蛛的雌雄大小异型程度和性相食频率的定量数据[100]，其中74%的数据是Elgar (1992)的实验中未得到的。这些数据显示性相食的比率从0%至100%皆有分布，而雌雄大小异型程度（通过计算雌性体型/雄性体型而得出）的范围为1.17至4.89。通过将一个物种作为一个数据点的方式来作图，研究人员发现雌雄大小异型程度与性相食发生的频率之间有强正相关（也就是雄性在它们小的时候更易被捕食）[100]。这种正相关性在使用比较分析的方法来控制系统发育史后依旧显著[77]。这种强相关性(*r*2 *>* 0.45)令人惊讶，因为其中有些物种很明显地进化出了适应特征来减小性相食发生的频率。这些结果为雌雄大小异型程度高的物种中雌性更易成功捕食雄性假说提供了证据。

如果体型小的雄性更可能被性相食，那么为什么自然界没有选择使雄性的体型变大来减小与雌性之间体型的差异呢？雄性在成熟所需时间、寻找配偶能力、幼年死亡率以及雄性成年后的体型之间的权衡可以解释为什么在一些物种中自然选择保留了高度的雌雄大小异型[47,69,98]。在一些有季节性变化的环境中，那些选择拥有小体型的雄性可以取得更大接触未婚配雌性的可能性，或与减少同性间为争夺未婚配雌性而发生竞争。小体型雄性会有更快的平均爬行速度，使其可以更快的接近雌性并减少它们在寻找配偶过程中被其它捕食者伤害的可能[69]。另外，在雌雄大小异型程度高的物种中许多性相食发生在婚配后。在这些物种中，雄性其实很少有机会能找到其它配偶，这样的性相食实际没有减少潜在的未来婚配机会，这样做的群体生态代价很小。因此，自然选择保留小体型雄性有利于早成熟、被性相食后损失日后婚配机会的代价较低。

**4.3 婚配行为**

一旦雄性和雌性决定与对方婚配，雄性必须将精子传递给对方才能够达到目的。在许多节肢动物中，受精是在体内进行，就意味着在婚配过程中雌性和雄性的生殖器必须要相互接触。不同的物种有不同的婚配方式。对于一个特定的物种来说，生殖器的位置、体形和生活方式可能会使个体在婚配时采取某种特定的体位。特定的婚配行为或体位可能会通过影响雄性在婚配前、婚配中或婚配后被雌性攻击的难易程度并促进性相食进化来对性相食的发生产生影响。

在蜘蛛中，雄性的生殖器在触肢上，它是口器的附属器官，也可以用来取用食物。在蜕皮进入成年期后，雄性的精液通常是从生殖孔中流出的，生殖孔在腹部的下表面。之后这些精液会达到一个特化的网，然后进入触肢[34]。雌性的生殖器，也就是外雌器，位于它腹部下表面靠近腹部与外壳的连接部位。雌性和雄性生殖器的位置和生活方式（也就是tangle webs, sheet webs, orb webs, wanding, etc.）使得蜘蛛可以进化出多种婚配体位，其中有一些体位可以使雌性在婚配过程中或婚配后有更大的概率成功捕获雄性。

在不同种类的蜘蛛中，有的雄性会登上雌性的腹部，有的会登上雄性的背部。当雄性在雌性的腹部上时，雄性的身体有可能会靠近雌性的口器从而有可能被雌性在婚配的过程中吃掉（例如*Latrodectus hasselti*）[3]。即使雄性的身体不靠近雌性的口器，婚配对于雄性来说同样是危险的，因为婚配时雄性的身体总会十分靠近雌性的吐丝器和第四对腿，而这可以让雌性快速的用丝将雄性包裹起来（例如*Argiope aurantia*）[36]。相较之下，那些婚配时在雌性背部的雄性被捕食的可能性要小一些，因为婚配时它们的身体会离雌性的口器远一些。雄性螳螂也采用在雌性背上婚配的体位，而且通常在婚配结束后飞走以远离雌性，这样就减少了它们在婚配时和婚配后被捕食的可能性[61,63]。

最后，为了完成整个受精过程而所需的婚配次数也会影响性相食的可能性。在蜘蛛中，雄性和雌性都有成对的生殖器官。虽然一些雄性可以在同一种体位中使用两侧的触肢来使雌性两侧的外刺激发生受精作用，一些雄性在一种体位下只能使雌性的一边的生殖囊发生受精，为了使另一边的生殖囊也受精它们需要改变体位，进行第二次婚配。例如，在*Latrodectus hasselti*中，87%的雄性在第一次婚配后存活下来，然后只有52%的雄性在与同一个雌性婚配两次后存活下来[4]。然而，虽然雄性想使雌性两侧的受精囊都受精的尝试的代价可能很高，但是自然选择依旧选择出了这样的行为，这可能是因为如果它的竞争对手使雌性的另一个受精囊受精的话，那么属于它的后代会显著的减少（比如，减少30%的后代）[90]。

**4.4 遗传相关**

行为的可塑性使个体可以在不同的情况中都做出与环境匹配的最适合的行为。然而，对于那些没有进化出与环境相匹配的行为的物种来说，行为的可塑性是有限的。近期的研究表明，一些物种即使在不同的环境下也会表现出相同的行为，这种现象被称为行为综合症[88]。例如，在觅食时表现出高攻击性的个体可能也会在其它情况下，例如逃避捕食者、争夺领域以及婚配时展现出高攻击性[45,,82]。因此，自然选择为捕食而选择的高攻击性性状，也同时对性相食产生影响。

Arnqvist & Henriksson提出行为综合症可能在fishing spider, *Dolomedes fimbriatus*的性相食行为中有着重要作用。在观测食物可利用性对性相食的影响时，发现在*Dolomedes fimbriatus*中雌性的饥饿程度与性相食的发生没有关系。而且他们发现一些雌性对它们遇到的所有雄性都表现出很强的攻击性并捕食它们，以至于在整个实验过程中都不会与雄性婚配。而其它的雌性则可以在试验期间与雄性婚配并产卵。产过卵的雌性的繁殖力与它们成年后的体型有着强相关性。而体型是与幼年期的哺育经历有关。因此假设自然选择会选择出那些在幼年期具有强攻击性的个体，是因为其成年后的大体型会使雌性有更强的繁殖力。而遗传限制导致这些个体在成年后依旧有较强的攻击性，而它们对于猎物的攻击性也拓展到对雄性的攻击性[7]。

研究行为综合症在性相食中的作用：雌性捕鱼蛛( *D. triton)*的攻击水平不依据它所处的环境而改变；例如，那些更可能捕食雄性的雌性同样也对猎物更贪婪，在实验条件下遭受来自捕食者威胁时表现的也更加勇猛[53]。发现幼年期和成年期的攻击水平是相关的。因此，性相食似乎更与跨情景的较高的攻击水平有关，而并不是雌性对于饥饿的适应反应。然而，虽然有证据表明这种攻击性行为综合症可能是造成fishing spiders (Araneae, Pisauridae)性相食的原因，但不知是否也适用于其它物种[53]。

**5 讨论**

生态和系统发育因素对性相食的发生和其频率有着重要的影响。以上讨论了生态和系统发生的因素通过影响雌性捕食雄性或雄性逃脱的动机以及雌性捕食雄性的难易程度来影响性相食发生的频率（图1）。生态因素（食物可利用性，种群密度和性比）可以影响雌性捕食雄性的动机的强弱以及雄性逃脱动机的强弱。比如，食物可利用性低会提升雄性的身体对于雌性食物的贡献率，这样性相食的频率就会提升。在系统发育方面，为其它情况而选择出的形态或者行为上的性状可能也会同时影响雌性捕食雄性或者雄性逃避的本领。例如，对于体型较大的雌性的繁殖力选择可以为雌性的体型比雄性大许多创造条件，因此，雌性也就有更强的能力捕食雄性。

许多生态的和系统发育的因素可能会共同作用。将这些因素汇总在一起在很大程度上可以解释为什么性相食在一些物种中十分常见。例如，食物限制、捕食方式和偏雌性比和雌雄大小异型结合在一起也许可以解释为什么性相食在螳螂和蜘蛛中常见[34,75,105]。而且，在蜘蛛中，这些因素的组合也许可以解释wandering和web-building spiders中性相食的不同强度。Wandering spiders中的性相食的发生频率相对较小，这是因为这个物种有着较小的雌雄大小异型，而且婚配体位中雄性也处于安全位置。然而在web-building spiders中性相食的发生频率则较大，这是因为这个物种有着与Wandering spiders相反的特征[2,6,18,30,40,44,58,72,85,93]。然而，虽然这些因素的结合可以辅助决定性相食在不同物种中发生的频率，但是我们很难将这些因素从中拆分出来并考察它们单独存在时对于性相食发生率和频率的影响。

在一些物种中，观察到的性相食发生率与频率可能与使用生态和系统发育因素所分析出的结论不符，这可能因为雄性进化出逃避被性相食的适应性状。在形态上，雄性*Tetragnatha* spp有很大的螯翅，它可以在雄性与雌性婚配时打开雌性的螯翅[16]。除了有较长的口器，Araneidae科中的雄性的腿的长度与体长的比例大于Tetragnathidae和Gasteracanthidae [27]。在Araneidae中，性相食经常发生，而这种相对较长的腿可以使雄性在离雌性较远的位置处就接触到它[27]。行为上的适应虽然没有那么明显，但是它也可以减少性相食的发生率与频率。雄性可以通过装死、小心翼翼靠近雌性、从雌性的身后靠近以及在雌性捕食猎物时靠近的方式来避免在婚配前被捕食[12,26,,60,63,,73]。雄性也可以通过在婚配时将雌性用丝裹住的方法来减小被捕食的可能性[15,16,21]。这些形态上的和行为上的适应可能是在研究生态和系统发育因素对性相食影响中的难点。

研究生态因素，实地和实验研究相结合的方式也许更为有效。比如，通过食物供给研究*L. hasselti*中食物可利用性对性相食的影响[3]。在*D. triton*中配偶的可利用性对性相食有影响[50]。发现曾与雄性接触过的雌性攻击潜在的配偶的频率高。系统发育因素很难检验，需要使用比较分析方法。使用控制系统发育的方法分析描述许多种类蜘蛛，发现性相食在雌雄大小异型的物种中更容易发生[100]。

**6 未来的研究方向**

1. 自然环境中的食物数量和质量对性相食的影响。
2. 食物质量影响性相食的机制。
3. 在实验条件下，性比（种群密度不变）影响性相食的机制。
4. 雄性怎样权衡被性相食和未来婚配？
5. 物种攻击行为的可塑性。
6. 为什么一些物种会进化出逃避性相食的性状？

**参考文献**

1. Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
2. Andrade MCB. 1996. Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science* 271:70–72
3. Andrade MCB. 1998. Female hunger can explain variation incannibalistic behavior despite male sacrifice inredback spiders. *Behav. Ecol.* 9:33–42
4. Andrade MCB. 2003. Risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. *Behav. Ecol.* 14:531–38
5. Andrade MCB, Kasumovic MM. 2005. Terminal investment strategies and male mate choice: extreme tests of Bateman. *Integr. Comp. Biol.* 45:838–47
6. Arnqvist G. 1992. Courtship behavior and sexual cannibalism in the semiaquatic fishing spider, *Dolomedesfimbriatus* (Clerck) (A raneae: Pisauridae). *J. Arachnol.* 20:222–26
7. Arnqvist G, Henriksson S. 1997. Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evol. Ecol.* 11:255–73
8. Arnqvist G, Rowe L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
9. Balfour RA, Buddle CM, Rypstra AL, Walker SE, Marshall SD. 2003. Ontogenetic shifts in competitive interactions and intraguild predation between two wolf spider species. *Ecol. Entomol.* 28:25–30
10. Barry KL, Holwell GI, Herberstein ME. 2008. Female praying mantids use sexual cannibalism as a foraging strategy to increase fecundity. *Behav. Ecol.* 19:710–15
11. Bateman AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349–68
12. Bilde T, Tuni C, Elsayed R, Pekar S, Toft S. 2006. Death feigning in the face of sexual cannibalism. *Biol. Lett.* 2:23–25
13. Birkhead TR, Lee KE, Young P. 1988. Sexual cannibalism in the praying mantid *Hierodula membranacea*. *Behavior* 106:112–18
14. Breene RG, Sweet MH. 1985. Evidence of insemination of multiple females by the male black widow spider,*Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae). *J. Arachnol.* 13:331–35
15. Bristowe WS. 1958. *The World of Spiders*. London, UK: Collins Bruce JA, Carico JE. 1988. Silk use during mating in *Pisaurina mira* (Walckenaer) (Araneae, Pisauridae). *J. Arachnol.* 16:1–4
16. Bruce JA, Carico JE. 1988. Silk use during mating in *Pisaurina mira* (Walckenaer) (Araneae, Pisauridae). *J. Arachnol*. 16:1–4
17. Choe JC, Crespi BJ. 1997. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. New York, NY: Cambridge Univ. Press
18. Christenson TE, Goist KC. 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5:87–92
19. Denno RF, Fagan WF. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology* 84:2522–31
20. Eggert AK, Sakaluk SK. 1994. Sexual cannibalism and its relation to male mating success in sagebrush crickets, *Cyphoderris strepitans* (Haglidae: Orthoptera). *Anim. Behav.* 47:1171–77
21. Elgar MA. 1991. Sexual cannibalism, size dimorphism, and courtship behavior in orb-weaving spiders (Araneidae). *Evolution* 45:444–48
22. Elgar MA. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. See Elgar & Crespi 1992, pp. 128–55
23. Elgar MA. 1998. Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids. In *Sperm Competition and Sexual Selection*, ed. TR Birkhead, AP Moller, pp. 307–32. London: Academic
24. Elgar MA, Crespi BJ. 1992. *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. New York: Oxford Univ. Press
25. Elgar MA, de Crespigny FEC, Ramamurthy S. 2003. Male copulation behavior and the risk of sperm competition. *Anim. Behav.* 66:211–16
26. Elgar MA, Fahey BF. 1996. Sexual cannibalism, competition, and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes* Latreille (Araneae, Araneoidea). *Behav. Ecol.* 7:195–98
27. Elgar MA, Ghaffar N, Read AF. 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism. *J. Zool.* 222:455–70
28. Elgar MA, Nash DR. 1988. Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus*. *Anim. Behav.* 36:1511–17
29. Elgar MA, Schneider JM. 2004. The evolutionary significance of sexual cannibalism. *Adv. Stud. Behav.* 34:135–63
30. Elgar MA, Schneider JM, Herberstein ME. 2000. Female control of paternity in the sexually cannibalistic spider *Argiope keyserlingi*. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 267:2439–43
31. Fagan WF, Denno RF. 2004. Stoichiometry of actual vs. potential predator-prey interactions: insights into nitrogen limitation for arthropod predators. *Ecol. Lett.* 7:876–83
32. Fagan WF, Seimann E, Mitter C, Denno RF, Huberty AF, et al. 2002. Nitrogen in insects: implications for trophic complexity and species diversification. *Am. Nat.* 160:784–802
33. Fahey BF, Elgar MA. 1997. Sexual cohabitation as mate-guarding in the leaf-curling spider *Phonognatha graeffei* Keyserling (Araneoidea, Araneae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40:127–33
34. Foelix RF. 1996. *Biology of Spiders*. New York, NY: Oxford Univ. Press, 2nd ed.
35. Foellmer MW, Fairbairn DJ. 2003. Spontaneous male death during copulation in an orb-weaving spider. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 270:S183–85
36. Foellmer MW, Fairbairn DJ. 2004. Males under attack: sexual cannibalism and its consequences for male morphology and behavior in an orb-weaving spider. *Evol. Ecol. Res.* 6:161–81
37. Forster LM. 1992. The stereotyped behavior of sexual cannibalism in *Latrodectus hasselti* Thorell (Araneae: Theridiidae), the Australian redback spider. *Aust. J. Zool.* 40:1–11
38. Fromhage L, Elgar MA, Schneider JM. 2005. Faithful without care: the evolution of monogyny. *Evolution* 59:1400–5
39. Fromhage L, Schneider JM. 2005. Safer sex with feeding females: sexual conflict in a cannibalistic spider. *Behav. Ecol.* 16:377–82
40. Fromhage L, Uhl G, Schneider JM. 2003. Fitness consequences of sexual cannibalism in female *Argiope bruennichi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:60–64
41. Greenstone MH. 1979. Spider feeding behavior optimizes dietary essential amino acid composition. *Science* 282:501–3
42. Head G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species. *Evolution* 49:776–81
43. Hebets EA. 2003. Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:13390–95
44. Hebets EA, Stratton GE, Miller GL. 1996. Habitat and courtship behavior of the wolf spider *Schizocosa retrora* (Banks) (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 24:141–47
45. Hedrick AV, Riechert SE. 1989. Genetically-based variation between two spider populations in foraging behavior. *Oecologia* 80:533–39
46. Herberstein ME, Schneider JM, Elgar MA. 2002. Costs of courtship and mating in a sexually cannibalistic orb-web spider: female mating strategies and their consequences for males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51:440– 46
47. Hormiga G, Scharff N, Coddington JA. 2000. The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orbweavingspiders (Araneae, Orbiculariae). *Syst. Biol.* 49:435–62
48. Jackson RR. 1980. Cannibalism as a factor in the mating strategy of the jumping spider *Phidippus johnsoni*(Araneae: Salticidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 5:129–33
49. Johnson JC. 2001. Sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): an evaluation of two explanations for female aggresstion towards potential mates. *Anim. Behav.* 61:905–14
50. Johnson JC. 2005a. Cohabitation of juvenile females with mature males promotes sexual cannibalism in fishing spiders. *Behav. Ecol.* 16:269–73
51. Johnson JC. 2005b. The role of body size in mating interactions of the sexually cannibalistic fishing spider *Dolomedes triton*. *Ethology* 111:51–61
52. Johnson JC, Ivy TM, Sakaluk SK. 1999. Female mating propensity contingent on sexual cannibalism in sagebrush crickets, *Cyphoderris strepitans*: a mechanism of cryptic female choice. *Behav. Ecol.* 10:227–33
53. Johnson JC, Sih A. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58:390–96
54. Kaston BJ. 1981. Spiders of Connecticut. *Conn. State Geol. Nat. Hist. Bull.* 70:1–874
55. Kasumovic MM, Bruce MJ, Andrade MC, Herberstein ME. 2008. Spatial and temporal demographic variation drives within-season fluctuations in sexual selection. *Evolution* 62:2316–25
56. Knoflach B, Benjamin SP. 2003. Mating without sexual cannibalism in *Tidarren sisyphoides* (Araneae, Theridiidae). *J. Arachnol.* 31:445–48
57. Knoflach B, Van Harten A. 2000. Palpal loss, single palp copulation and obligatory mate consumption in *Tidarren cuneolatum* (Tullgren, 1910) (Araneae, Theridiidae). *J. Nat. Hist.* 34:1639–59
58. Knoflach B, Van Harten A. 2001. *Tidarren argo* sp. Nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behavior: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. *J. Zool. London* 254:449–59
59. Kynaston SE, McErlain-Ward P, Mill PJ. 1994. Courtship, mating behavior and sexual cannibalism in the praying mantis, *Sphodromantis lineola*. *Anim. Behav.* 47:739–41
60. Lawrence SE. 1992. Sexual cannibalism in the praying mantid, *Mantis religiosa*: a field study. *Anim. Behav.* 43:569–83
61. Liske E, Davis WJ. 1987. Courtship and mating behavior of the Chinese praying mantis, *Tenodera aridifolia sinensis*. *Anim. Behav.* 35:1524–37
62. Matsumura M, Trafelet-Smith GM, Gratton C, Finke DL, Fagan WF, Denno RF. 2004. Does intraguild predation enhance predator performance? A stoichiometric perspective. *Ecology* 85:2601–15
63. Maxwell MR. 1999. The risk of cannibalism and male mating behavior in the Mediterranean praying mantid, *Iris oratoria*. *Behavior* 136:205–19
64. Maxwell MR. 2000. Does a single meal affect female reproductive output in the sexually cannibalistic prayingmantid *Iris oratoria*? *E col. Entomol.* 25:54–62
65. Mayntz D, Raubenheimer D, Salomon M,Toft S, Simpson SJ. 2005. Nutrient-specific foraging in invertebrate predators. *Science* 307:111–13
66. Mayntz D, Toft S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *J. Anim. Ecol.* 75:288–97
67. Morse DH. 1979. Prey capture by the crab spider *Misumena calycina* (Araneae: Thomisidae). *Oecologia* 39:309–19
68. Morse DH. 2004. A test of sexual cannibalism models, using a sit-and-wait predator. *Biol. J. Linn. Soc.* 81:427–37
69. Moya-Larano J, Halaj J, Wise DH. 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56:420–25
70. Newman JA, Elgar MA. 1991. Sexual cannibalism in orb-weaving spiders: an economic model. *Am. Nat.* 138:1372–95
71. Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, ed. MS Blum, NA Blum, pp. 1–19. New York: Academic
72. Persons MH, Uetz GW. 2005. Sexual cannibalism and mate choice decisions in wolf spiders: influences of male size and secondary sexual characters. *Anim. Behav.* 69:83–94
73. Prenter J, Elwood RW,Montgomery WI. 1994. Male exploitation of female predatory behavior reduces sexual cannibalism in male autumn spiders, *Metellina segmentata*. *Anim. Behav.* 47:235–36
74. Prenter J, MacNeil C, Elwood RW. 2006. Sexual cannibalism and mate choice. *Anim. Behav.* 71:481–90
75. Prete FR, Wells H, Wells PH, Hurd LE. 1999. *The Praying Mantids*. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press
76. Pruden AJ, Uetz GW. 2004. Assesment of potential predation costs of male decoration and courtship display in wolf spiders using video digitization playback. *J. Insect Behav.* 17:67–80
77. Purvis A, Rambaut A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *CABIOS* 11:247–51
78. Rabaneda-Bueno R, Rodriguez-Girones MA, Aguado-dela-Paz S, Fernandez-Montraveta C, De Mas E, et al. 2008. Sexual cannibalism: high incidence in a natural population with benefits to females. *PLoS ONE* 3:e3484
79. Raubenheimer D, Simpson SJ. 1997. Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. *Nutr. Res. Rev.* 10:151–79
80. Raubenheimer D, Simpson SJ. 1999. Integrating nutrition: a geometrical approach. *Entomol. Exp. Appl.* 91:67– 82
81. Riechert SE, Hedrick AV. 1993. A test for correlations among fitness-linked behavioral traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Anim. Behav.* 46:669–75
82. Riechert SE, Johns PM. 2003.Dofemale spiders select heavier males for the genes for behavioral aggressiveness they offer their offsping? *Evolution* 57:1367–73
83. Rypstra AL, Samu F. 2005. Size-dependent intraguild predation and cannibalism in coexisting wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 33:390–97
84. Sakaluk SK, Campbell MTH, Clark AP, Johnson JC, Keorpes PA. 2004. Hemolymph loss during nuptial feeding constrains male mating success in sagebrush crickets. *Behav. Ecol.* 15:845–49
85. Schneider JM, Elgar MA. 2001. Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneoidea): female and male perspectives. *Behav. Ecol.* 12:547–52
86. Schneider JM, Elgar MA. 2002. Sexual cannibalism in *Nephila plumipes* as a consequence of female life history strategies. *J. Evol. Biol.* 15:84–91
87. Schneider JM, Herberstein ME, DeCrespigny FC, Ramamurthy S, Elgar MA. 2000. Sperm competition and small size advantage for males of the golden orb-web spider *Nephila edulis*. *J. Evol. Biol.* 13:939–46
88. Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19:372–78
89. Simpson SJ, Raubenheimer D. 1995. The geometric analysis of feeding and nutrition: a user’s guide. *J. Insect Physiol.* 41:545–53
90. Snow LSE, Andrade MCB. 2005. Multiple sperm storage organs facilitate female control of paternity. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 272:1139–44
91. Snyder WE, Joseph SB, Preziosi RF, Moore AJ. 2000. Nutritional benefits of cannibalism for the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environ. Entomol.* 29:1173–79
92. Spence JR, Zimmermann M, Wojcicki JP. 1996. Effects of food limitation and sexual cannibalism on reproductive output of the nursery web spider *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae). *Oikos* 75:373–82
93. Stalhandske P. 2001. Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behav. Ecol.* 12:691–97
94. Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging Theory*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
95. Sterner RW, Elser JJ. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
96. Tsai M, Dai C. 2003. Cannibalism within mating pairs of the parasitic isopod, *Ichthyoxenus fushanensis*. *J. Crustac. Biol.* 23:662–68
97. Urabe J,Watanabe Y. 1992. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: an experimental test. *Limnol. Oceanogr.* 37:244–51
98. Vollrath F, Parker GA. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature* 360:156–59
99. Walker SE, Rypstra AL. 2002. Sexual dimorphism in trophic morphology and feeding behavior of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) as a result of differences in reproductive roles. *Can. J. Zool.* 80:679–88
100. Wilder SM, Rypstra AL. 2008a. Sexual size dimorphism predicts sexual cannibalism in spiders. *Am. Nat.* 172:431–40
101. Wilder SM, Rypstra AL. 2008b. Diet quality affects mating behavior and egg production in a wolf spider. *Anim. Behav.* 76:439–45
102. Wilder SM, Rypstra AL. 2008c. Sexual size dimorphism mediates the occurrence of state-dependent sexual cannibalism in a wolf spider. *Anim. Behav.* 76:447–54
103. Wilder SM, Rypstra AL. 2008d. Prior encounters with the opposite sex affect male and female mating behavior in a wolf spider (, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62:1813–20
104. Wilder SM, Rypstra AL, Elgar MA. 2009. The importance of ecological and phylogenetic conditions for the occurrence and frequency of sexual cannibalism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*. 40: 21-39.
105. Wise DH. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press
106. Wise DH. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annu. Rev. Entomol.* 51:441–65