

***Larinioides sclopetarius*, eine parasoziale Spinne Mitteleuropas?**

Marcus SCHMITT

Abstract: *Larinioides sclopetarius*, a parasocial spider of Central Europe?

Larinioides sclopetarius is one of very few Central European spiders known to be found in colonies in which the orb-webs are attached to each other. Individuals of different generations cooperate at least in web-building, i.e. they share the same framework or irregular "web carpet". This behaviour is called parasocial and up to now it has been studied mainly in subtropical and tropical species. Parasocial (colonial) life can lead to total degeneration of the orb-webs and is the result of increased tolerance, which depends on local superabundance of prey. Initial surveys in Essen (Germany) showed that groups of 60 to 200 individuals do not seem to be exceptional. More detailed studies on the group-living of *L. sclopetarius* are needed.

Key words: colonial, cooperation, *Larinioides sclopetarius*, parasocial, tolerance

EINLEITUNG

Es gibt unter den inter- wie intraspezifisch allgemein als unverträglich geltenden Spinnen einige wenige hochsoziale Arten, die in gemeinsamen Gespinsten leben und Arbeitsteilung etwa in Netzbau, Beutefang und Jungenaufzucht betreiben (z.B. *Anelosimus eximius* (Keyserling, 1884); BUSKIRK 1981, AVILÉS 1997). Daneben zeigen manche Araneae, insbesondere Araneidae, ein Verhalten, dass unter soziobiologischen Gesichtspunkten nicht leicht einzuordnen ist. Die Tiere kombinieren ihre (Rad-) Netze, behalten den eigentlichen Fangnetzteil aber individuell bei und verhalten sich darin territorial. Kooperation findet nur beim Netzbau statt, da Halte- und Rahmenfäden von mehreren Individuen gebaut und genutzt werden. Diese Spinnen werden mal als „communal-territorial“ (JACKSON 1986), „colonial“ (UETZ & HODGE 1990) oder „social-territorial“ (PASQUET & KRAFFT 1992) bezeichnet. FOELIX (1992) verwendet den Begriff „parasozial“, der auch im Folgenden benutzt wird.

Es bleibt indes ein definitorisches Problem, ob man die entsprechenden Arten sozial (UETZ & HIEBER 1997) oder unsozial (DOWNES 1995) nennt.

Die Netzkolonien parasozialer Spinnen können aus zwei bis einigen Dutzend Individuen bestehen (BUSKIRK 1975, SMITH 1982) oder, im Falle von *Metepeira spinipes* F. O. P.-Cambridge, 1903, viele zehntausend Exemplare umfassen (UETZ 1983). In den meisten Fällen ist das gemeinschaftliche Auftreten aber ein fakultatives Phänomen, die Spinnen können auch solitär leben.

Die Brückenradnetzspinne, *Larinioides sclopetarius* (Clerck, 1757), ist möglicherweise die einzige mitteleuropäische Spinne, die regelmäßig in großen, auch adulte Individuen umfassenden Gemeinschaftsgespinsten vorkommt. Dieses Verhalten wird in der arachnologischen (BUSKIRK 1981, BURGESS & UETZ 1982) bzw. populärwissenschaftlichen Literatur (JONES 1984) zwar erwähnt, erfährt aber letztlich erstaunlich wenig weitere Beachtung. Studien über *L. sclopetarius* beschäftigen sich mit anderen Fragen, etwa der Netzsymmetrie (MASTERS & MOFFAT 1983, HERBERSTEIN & HEILING 1999) oder streifen das Thema nur am Rande (HEILING 1999).

BEOBACHTUNGEN

Im Süden von Essen (Nordrhein-Westfalen) in der Nähe der Ruhr ist *L. sclopetarius* im Sommer und Herbst überaus häufig zu finden. Auffällig wird sie vor allem an Brücken und S-Bahn-Haltestellen, wo sie an Holz- und Metallkonstruktionen ihre Gespinste befestigt. Die nachfolgenden Daten wurden am 4. August 2003 (23.00–0.00 Uhr, gemittelte Temperatur: 22°C) auf dem Gelände des S-Bahnhofs Essen Kettwig erhoben. Die Örtlichkeit liegt etwa 100 m von der Ruhr, dem nächsten Gewässer, entfernt.

Auf einem dauerhaft geschlossenen metallenen Rollladen, Fläche 4,2 m² (265 cm x 159 cm), fanden sich mindestens 182 Individuen von *L. sclopetarius*. Das Verhältnis juveniler/subadulter Individuen zu adulten betrug etwa 2:1. Der Rollladen war mit Silberfarbe gestrichen, die das Licht der Bahnhofsbeleuchtung reflektierte. Seine gesamte Oberfläche war mit einem regellosen Gewirr an Spinnseide überzogen, auf der die Spinnen

saßen bzw. sich bewegten; lediglich über Eindellungen des Ladens waren kleine Radnetze aufgespannt (Durchmesser < 15 cm), insgesamt nicht mehr als 10 Stück. In den direkt angrenzenden, schwerer einsehbaren Bereichen fanden sich mindestens weitere 20 Spinnen, teilweise in frei aufgehängten Radnetzen.

Rund um eine Leuchtstoffröhre, die in den Dachverstreben am Eingang des Fussgängertunnels des Bahnhofs angebracht war, befanden sich mindestens 60 Tiere in einem Bereich von ca. 0,18 m³ (200 cm x 30 cm x 30 cm). Die Lampe war in Betrieb und umgeben von einem sehr dicht gewobenen „hängenden Netzteppich“, an dessen Peripherie einzelne Radnetze angebracht waren.

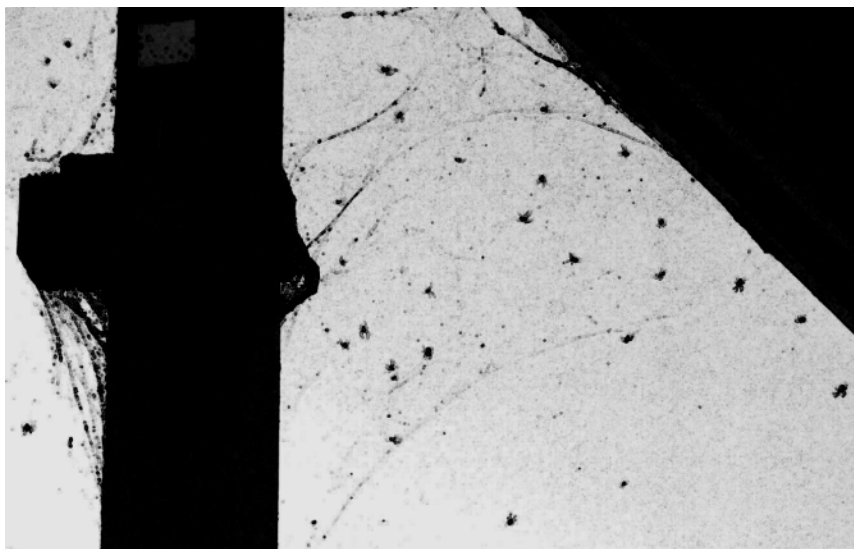


Abb. 1: In der Dämmerung kommen die Spinnen in die (Rad-) Netze. (Foto: M. Schmitt)

Fig. 1: The spiders enter their webs at dusk. (Photo: M. Schmitt)

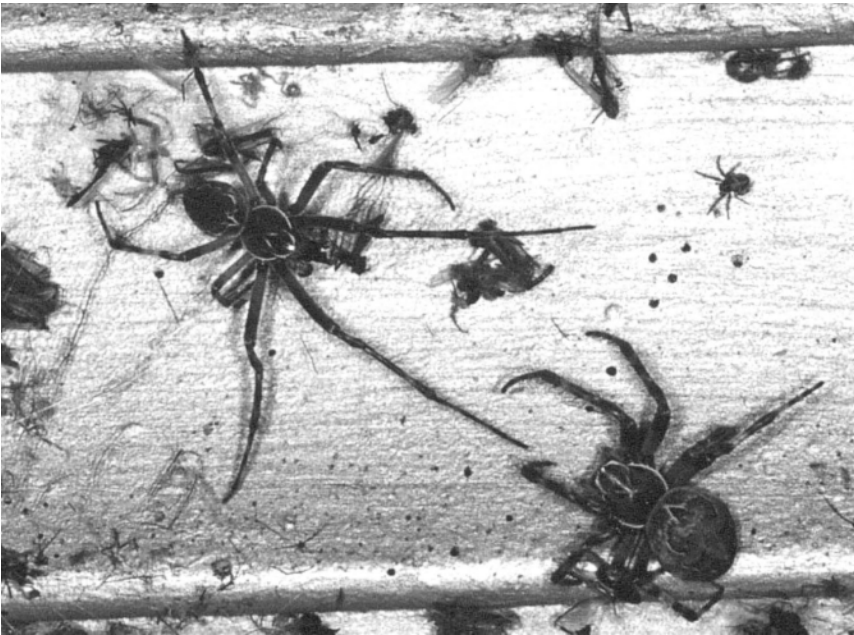


Abb. 2: Begegnungsverhalten von Männchen und Weibchen; man beachte das Jungtier. (Foto: M. Schmitt)

Fig. 2: Encounter behaviour of male and female; note the juvenile spider. (Photo: M. Schmitt)

Auch an den übrigen Beleuchtungskörpern und den angestrahlten Oberflächen des Bahnhofs fanden sich Spinnenaggregationen. Die stählernen Dachsäulen wiesen dabei regelrechte „Netzteppiche“ von je ca. 0,2 m² auf. In den dunklen Bereichen der Gebäude und Dachkonstruktionen befanden sich solitäre Tiere in Radnetzen mit Durchmessern > 20 cm. An sämtlichen Gespinsten – Radnetze und Netzteppiche – hafteten tausende Zuckmücken (Chironomidae), die an diesem Abend massenhaft schwärmten. Weitere Beobachtungen wurden am 3. September 2003 auch an anderen Stellen im Gebiet gemacht, die vormals besuchten Kolonien waren augenscheinlich unverändert. Folgende Verhaltensweisen konnten an beiden Terminen festgestellt werden:

1. Die Tiere kommen mit einsetzender Dämmerung in die Netze (Abb. 1), einzelne Exemplare sitzen aber auch tagsüber auf der Nabe bzw. betreiben Netzbau.
2. Inter- und intrasexuelles agonistisches Verhalten. Dazu eine beispielgebende Beobachtung: Ein großes Weibchen begab sich an den Rand eines Radnetzes und begann an dessen Peripherie mit vorsichtigem Ziehen und Dehnen; die kleinere Inhaberin des Netzes verließ die Nabe und kletterte daraufhin in die Nähe der fremden Spinne, die mit ihrem Zupfverhalten fortfuhr. Die Tiere berührten sich nicht, vielmehr verließ die Inhaberin ohne Hast ihr Gespinst über einen Rahmen- bzw. Brückenfaden. Nun verfang sich eine Mücke im Netz, nahe des Zentrums, und wurde von dem immer noch am Netzrand befindlichen großen Weibchen geortet. Dieses bewegte sich problemlos auf die Beute zu, überwältigte sie und zog sich ohne weitere Mühe auf die Nabe zurück, wo es mit der Mahlzeit begann. Die eigentliche Inhaberin machte keine Versuche, ihr Gespinst zurückzuerobern.
3. Außerhalb des Radnetzes, auf überwobenem Substrat, ist das Begegnungsverhalten offenkundig durch direkte Berührung gekennzeichnet. Die Tiere nähern sich dann bis auf „Beinreichweite“ (Abb. 2).
4. Kleine Jungspinnen (< 3mm) saßen oft an den Rändern der Netze erwachsener Tiere.
5. Beutefang: Die Zuckmücken wurden von der Unterlage (ein mehr oder weniger locker gewobener „Netzteppich“) „aufgeklaut“ bzw. aus der Fangspirale befreit und direkt den Cheliceren zugeführt.
6. Auch adulte Männchen fingen und fraßen Beute.
7. Kannibalismus: Opfer waren immer schwächere Tiere, auch erwachsene Männchen fraßen an Artgenossen (Abb. 3).
8. Beutefang und Fressakt waren rein individuelle Vorgänge.

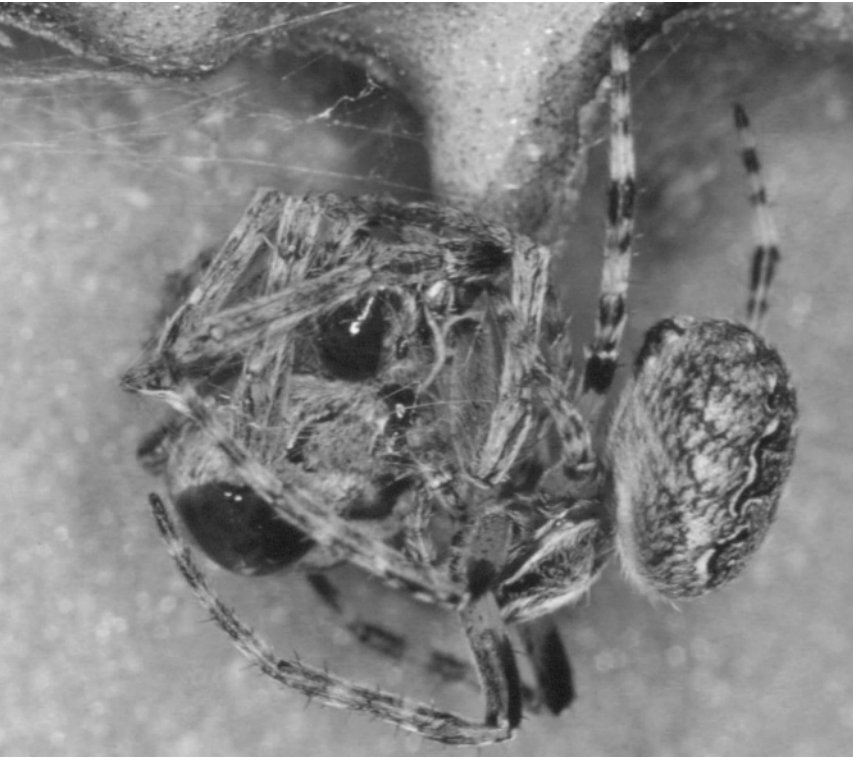


Abb. 3: Ein Beispiel für Kannibalismus. (Foto: M. Schmitt)
Fig. 3: An example of cannibalism. (Photo: M. Schmitt)

DISKUSSION

Die beschriebene Versammlung von *L. sclopetarius* in Kolonien ist kein Zufallsfund. Der Verfasser konnte sie in den letzten Jahren regelmäßig an verschiedenen Stellen in Gewässernähe (S-Bahnhöfe, Brücken, Gebäude) im westlichen Ruhrgebiet (Duisburg, Essen) und im Rheinland (Düsseldorf) beobachten. BURGESS & UETZ (1982) schildern für eine nordamerikanische Population von *L. sclopetarius* eine sehr ähnliche Situation (ca. 100 Individuen/m³, irreguläre Gespinste). Bei der nahe verwandten paläarktischen Art *Larinioides ixobolus* (Thorell, 1873) ist ein vergleichbares

Verhalten immerhin möglich (HORAK & KROPF 1992). *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757) bildet Aggregationen, wenngleich deutlich weniger ausgeprägt als *L. sclopetarius*. Sie wird daher hier nicht parasozial genannt. Die Netze von *Z. x-notata* gehen selten ineinander über, Netzdegeneration bleibt aus (LEBORGNE & PASQUET 1987).

Vermittels überreichlicher Zufütterung konnten bei einigen natürlicher-weise streng solitären und territorialen Versuchstieren (Araneidae, Theridiidae, Linyphiidae, Agelenidae) künstlich Toleranz, Fangnetzreduktion, ja -degeneration erzeugt werden (RYPSTRA 1983, 1985, 1986, POURIÉ & TRABALON 2001). Die Resultate legen den Schluss nahe, dass die den Spinnen als typisch nachgesagte Unverträglichkeit lediglich Teil eines *flexiblen* Verhaltensrepertoires ist, wenigstens bei weit mehr Arten als früher angenommen. Spinnen sind intolerant und solitär, solange es die Umweltbedingungen erfordern, also Netzbaustrukturen und vor allem Nahrung nur begrenzt verfügbar sind. Für unmanipulierte Bedingungen trifft dies in der Regel zu. Und doch, zumeist in den insektenreichen Subtropen und Tropen, tritt mitunter eine „Superabundanz“ (UETZ & HODGE 1990) an Beute auf, die Bildung und Erhalt parasozialer Spinnenverbände von 100 - 100.000 Individuen erlaubt (RYPSTRA 1979, UETZ 1983, RAYOR & UETZ 1993). Vor- und Nachteile dieser Lebensweise sind Gegenstand der Forschung (UETZ & HIEBER 1997, UETZ et al. 2002). In den meisten Fällen handelt es sich um Arten, die solitär leben, sobald die Umstände die Beutezahlen vermindern. Mindestens bei einer tropischen Spezies (*Metepeira incrassata* F. O. P.-Cambridge, 1903) stellte man indes obligatorisches Zusammenleben fest (CANGIALOSI & UETZ 1987). Gemeinschaftsgespinnste, jedoch ohne dauernde Besiedlung, können bisweilen auch durch die Kombination sehr vieler Weg- bzw. Sicherheits-fäden entstehen, z.B. dann, wenn sich die Spinnen zum Ballooning an einer Stelle begeben (JÄGER 2002).

In Wassernähe ist stets mit einem relativ hohen Aufkommen potenzieller Beutetiere zu rechnen. Der natürliche Lebensraum von *L. sclopetarius* mag also tolerantes Verhalten gegenüber Artgenossen ermöglichen. Warum aber bilden andere Radnetzspinnen aus denselben Lebensräumen, z.B. *Tetragnatha* spp., *Larinioides cornutus* (Clerck, 1757), keine Netz-Kolonien? Vielleicht liefert das eigentliche Habitat der Brückenradnetzspinne die Antwort. Ursprünglich dürfte es sich bei *L. sclopetarius* um

eine felsbewohnende Art gehandelt haben. Vegetationslose Felsbereiche in Ufernähe sollten natürlicherweise einen geringeren Flächenanteil einnehmen, als mit einer Pflanzendecke versehene Bereiche. Und, wichtiger noch, Felsbiotope sind von ihrer räumlichen Struktur her ärmer als etwa Busch- oder Staudenbestände, haben je Raumeinheit eine geringere „innere Oberfläche“ und bieten daher weniger Individuen Netzbaumöglichkeiten. Es ist mithin denkbar, dass die knappe Ressource Raum einerseits und ein großes Nahrungsangebot andererseits die Entstehung von Toleranz und die Ausprägung sozialer Verhaltensweisen (Kommunikation; gemeinsamer Netzbau) gefördert haben. Die Antwort auf die Frage, weshalb sich nur so



Abb. 4: Mit regellosem Netzteppich überwobener Scheinwerfer. (Foto: M. Schmitt)
Fig. 4: A lamp covered with an irregular "web carpet". (Photo: M. Schmitt)

wenige Spinnenarten, etwa 30 wurden bislang in der wissenschaftlichen Literatur erwähnt, unter natürlichen Bedingungen in Netzkolonien versammeln, mag also in der jeweiligen ökologischen Nische zu suchen sein. Von den verschiedenen nischenspezifischen Umweltparametern, die die „Planstelle“ einer Art ausmachen, fördern vielleicht einige in ihrer Kombination die parasoziale Lebensweise, sofern das Verhaltensrepertoire der Spinnen dem entgegenkommt. Dies scheint, wie die erwähnten Fütterungsversuche zeigten, so zu sein.

Fraglos ist der Laternenschein auch für nachtaktive Insekten ein starker Stimulus, der örtlich, z.B. an Gewässern, zu einer Superabundanz führen kann. Bei Untersuchungen an *L. sclopetarius* fand sich in einem beleuchteten Habitat 20-mal mehr Beute als in einem dunklen (HEILING & HERBERSTEIN 1999). Nach HEILING (1999) ist die positive Phototaxis von *L. sclopetarius* genetisch fixiert, auch unerfahrene Jungspinnen siedelten sich nahe von Lichtquellen an. Allerdings bildet künstliches Licht nur einen (phylogenetisch zu jungen) „Superstimulus“ (Abb. 4), als entscheidender Selektionsfaktor kämen etwa Mondlichtreflexionen im Wasser in Frage. Interessanterweise vermeidet es die Autorin, *L. sclopetarius* als sozial zu bezeichnen, da diese Art im Gegensatz zu anderen Radnetzspinnen (etwa *Metepaira* spp.) kein spezifisches Gruppenverhalten zeige, z.B. keinen gemeinsamen Beutefang. Parasozialität im araneologischen Sinn wird allerdings gerade dadurch charakterisiert, dass die Tiere zwar in Gemeinschaften leben, aber in ihrem Fangnetz territorial handeln und also Nachbarn darin nicht dulden. Dafür aber kooperieren sie z.B. im Rahmennetzteil - wenn auch nicht in so elaborierter Form wie etwa manche Hymenoptera beim Wabenbau - und als Resultat können sich, wie auch Heiling ausdrücklich feststellt, mehrere Fangnetze in derselben Aufhängung befinden (Abb. 5). Im Extremfall gibt es dann keine abgegrenzten Territorien mehr, d. h. die Radnetze degenerieren zu einem Gewirr von Weg- und Fangfäden ohne nachvollziehbare Residuen der ursprünglichen Geometrie, das die Tiere gemeinsam erstellen (Kooperation), in dem aber bei der Nahrungsbeschaffung das „Recht des Stärkeren“ (Individualismus, Kannibalismus) regiert. Jungtiere, die sich in der Kolonie frei bewegen (Abb. 2) oder ihre Netze an jene der erwachsenen Spinnen knüpfen, leben darum wohl besonders gefährlich. Inwieweit das agonistische Verhalten von *L. sclopetarius* bereits fortgeschrittene Ritualisierungen aufweist, bedarf noch der Unter-

suchung. Den vereinzelt Beobachtungen zufolge scheinen z.B. Netzinvasionen regelmäßig ohne energieaufwendige Konflikte vor sich zu gehen. Da in den Gespinstkolonien häufige Begegnungen der Mitglieder zwangsläufig sind, bzw. jede Bewegung eines Individuums von den Nachbarn wahrgenommen wird, muss der Selektionsdruck auf ritualisierte Kommunikation relativ hoch sein. Je stärker das agonistische Verhalten schematisiert - also energiesparender - ist, desto höher ist der Grad der Sozialität (HODGE & UETZ 1995).

Neben der intraspezifischen Toleranz ist auch das Fangnetz von *L. sclopetarius* eine sich nach den ökologischen Umständen richtende Variable. Das hinsichtlich Aufwand und Ertrag optimierte Radnetz (NENTWIG & HEIMER 1983) wird aufgegeben, sobald seine Effizienz nicht mehr gebraucht wird. Die Spinnen sind, was ihr Furagierverhalten betrifft, nicht darauf angewiesen, wie auch GILLESPIE (1987) nach

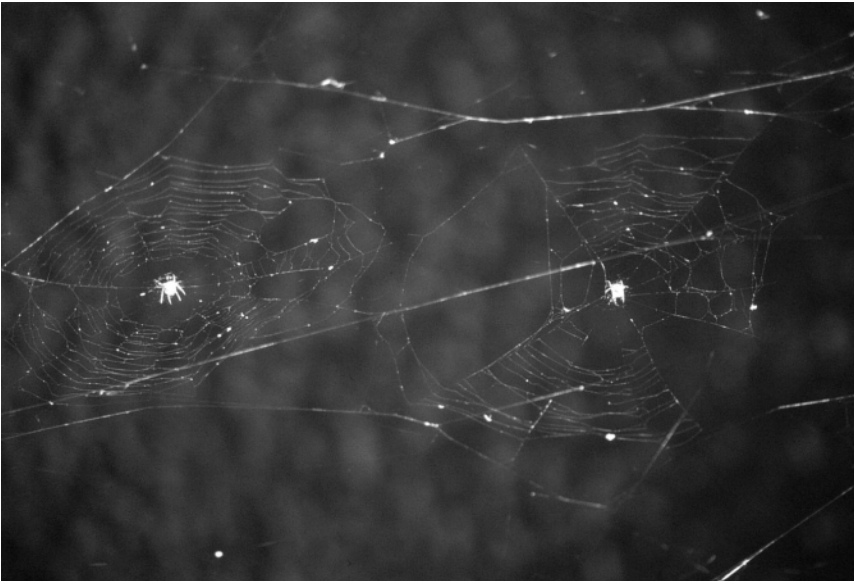


Abb. 5: Zwei Radnetze im gemeinsamen Rahmen. (Foto: M. Schmitt)
Fig. 5: Two orb-webs sharing the same framelines. (Photo: M. Schmitt)

Studien an der amerikanischen Art *Tetragnatha elongata* Walckenaer, 1842 feststellte.

Es soll hier nicht darum gehen, die Brückenradnetzspinne als soziale Art zu „preisen“. Aber immerhin zeigt diese in Mitteleuropa verbreitete Art ein Verhalten, das unter den rund 38.000 Araneae (PLATNICK 2003) höchst selten ist, und das, wie ein Blick in die Literaturliste zeigt, vor allem amerikanische Arachnologen beschäftigt. *L. sclopetarius* weist eine fakultative, einfache Parasozialität auf, deren höhere Entwicklungsstufen man erst in den Tropen findet. Speziell die Formen und Ausprägungen des Kommunikationsverhaltens sowie die Kosten-Nutzen-Analyse der kolonialen gegenüber der solitären Lebensweise verdienen weitere Beachtung.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Brückenradnetzspinne *Larinioides sclopetarius* ist eine von wenigen mitteleuropäischen Spinnen, die in Netzkolonien auftreten, in denen Individuen verschiedener Generationen leben und die mindestens beim Netzbau kooperieren (gemeinsame Rahmenfäden bzw. regelloser „Netzteppich“). Dieses Verhalten wird als parasozial bezeichnet und wurde bislang fast nur bei subtropischen und tropischen Arten gefunden und untersucht. Es ist das Resultat lokal stark erhöhter Beutedichten, die eine zunehmende Toleranz der Spinnen bis hin zur Aufgabe des Radnetzes erlauben. Erste Untersuchungen in Essen (Nordrhein-Westfalen) lassen Koloniegrößen von 60 bis 200 Tiere als nicht ungewöhnlich erscheinen. Genaue Studien zur Ausprägung der Parasozialität von *L. sclopetarius* stehen noch aus.

LITERATUR

- AVILÉS L. (1997): Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. In: J.C. CHOU & B.J. CRESPI (Hrsg.): The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press. S. 476-498
- BURGESS J.W. & G.W. UETZ (1982): Social spacing strategies in spiders. In: P.N. WITT & J.S. ROVNER (Hrsg.): Spider communication: Mechanisms and ecological significance. Princeton University Press. S. 317-351
- BUSKIRK R.E. (1975): Aggressive display and orb defence in a colonial spider, *Metabus gravidus*. - Anim. Behav. 23: 560-567
- BUSKIRK R.E. (1981): Sociality in the Arachnida. In: H.R. HERMANN (Hrsg.): Social insects, Vol. II. Academic Press, New York. S. 281-367
- CANGIALOSI K.R. & G.W. UETZ (1987): Spacing in colonial spiders: effects of environment and experience. - Ethology 76: 236-246
- DOWNES M.F. (1995): Australasian social spiders: what is meant by 'social'? - Rec. West. Aust. Mus. Suppl. 52: 25-32
- FOELIX R.F. (1992): Biologie der Spinnen. 2. Aufl., Thieme, Stuttgart. 331 S.
- GILLESPIE R. (1987): The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*. - Anim. Behav. 35: 675-681
- HEILING A.M. (1999): Why do nocturnal orb-web spiders (Araneidae) search for light? - Behav. Ecol. Sociobiol. 46: 43-49
- HEILING A.M. & M.E. HERBERSTEIN (1999): The role of experience in web-building spiders (Araneidae). - Anim. Cogn. 2: 171-177
- HERBERSTEIN M.E. & A.M. HEILING (1999): Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints? - Anim. Behav. 58: 1241-1246
- HODGE M.A. & G.W. UETZ (1995): A comparison of agonistic behaviour of colonial web-building spiders from desert and tropical habitats. - Anim. Behav. 50: 963-972
- HORAK P. & C. KROPF (1992): *Larinioides ixobolus* (Thorell) und *L. sclopetarius* (Clerck), zwei nahe verwandte Arten aus der Steiermark und benachbarten Gebieten (Arachnida: Araneae: Araneidae). - Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 122: 167-171
- JACKSON R.R. (1986): Communal jumping spiders (Salticidae) from Kenya: interspecific nest complexes, cohabitation with web-building spiders, and intraspecific interactions. - New Zealand J. Zool. 13: 13-26
- JÄGER P. (2002): Aggregative Spinnennetze – weitere Funde in Deutschland und mögliche Erklärungen. - Arachnol. Mitt. 23: 33-44
- JONES D. (1984): Der Kosmos-Spinnenführer. Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart. 320 S.
- LEBORGNE A. & R. PASQUET (1987): Influences of the aggregative behavior on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). - Behav. Ecol. Sociobiol. 20: 203-208
- MASTERS M. & A.J.M. MOFFAT (1983): A functional explanation of top-bottom asymmetry in vertical orbwebs. - Anim. Behav. 31: 1043-1046
- NENTWIG W. & S. HEIMER (1983): Orb webs and single-line webs: An economic consequence of space web reduction in spiders. - Z. zool. Syst. Evol. 21: 26-37
- PASQUET A. & B. KRAFFT (1992): Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). - Ethology 90: 121-133

- PLATNICK N.I. (2003): The World Spider Catalog, Version 4.0. - American Museum of Natural History: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>
- POURIÉ G. & M. TRABALON (2001): Plasticity of agonistic behaviour in relation to diet and contact signals in experimentally group-living of *Tegenaria atrica*. - Chemoecology 11: 175-181
- RAYOR L.S. & G.W. UETZ (1993): Ontogenetic shifts within selfish herd: predation risk and foraging trade-offs change with age in colonial web-building spiders. - Oecologia 95: 1-8
- RYPSTRA A.L. (1979): Foraging flocks of spiders (a study of aggregate behaviour in *Cyrtophora citricola* in West Africa). - Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 291-300
- RYPSTRA A.L. (1983): The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. - Oecologia 59: 312-319
- RYPSTRA A.L. (1985): Aggregations of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae, Araneidae) in relation to prey availability. - J. Arachnol. 13: 71-78
- RYPSTRA A.L. (1986): High prey abundance and a reduction in cannibalism: the first step to sociality in spiders (Arachnida). - J. Arachnol. 14: 193-200
- SMITH D.R. (1982): Reproductive success of solitary and communal *Philoponella oweni* (Araneae: Uloboridae). - Behav. Ecol. Sociobiol. 11: 149-154
- UETZ G.W. (1983): Sociable Spiders? - Nat. Hist. 92: 62-79
- UETZ G.W., J. BOYLE, C.S. HIEBER & R.S. WILCOX (2002): Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders: the 'early warning' effect. - Anim. Behav. 63: 445-452
- UETZ G.W. & C.S. HIEBER (1997): Colonial web-building spiders: balancing the costs and benefits of group-living. In: J.C. CHOU & B.J. CRESPI (Hrsg.): The Evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press. S. 458-475
- UETZ G.W. & M.A. HODGE (1990): Influence of habitat and prey availability on spatial organization and behavior of colonial web-building spiders. - Natl. Geogr. Res. 6: 22-40

Dipl. Ökol. Marcus SCHMITT
 Universität Duisburg-Essen, Allgemeine Zoologie
 Universitätsstraße, D-45117 Essen
 e-mail: marcus.schmitt@uni-essen.de