

一些蜘蛛类群味觉毛的形态、数量和分布

肖永红^① 李枢强^{②*}

① 井冈山大学生命科学学院 江西 吉安 343009; ② 中国科学院动物研究所 北京 100081

摘要: 化学通讯是蜘蛛最基础和最普遍的种内及种间通讯方式之一,蜘蛛体表的味觉毛能够接触性地或者近距离地感知环境中的化学物质,但味觉毛的相关研究仅在少数几种蜘蛛中有过报道。我们通过扫描电镜分别对幽灵蛛科(Pholcidae)、弱蛛科(Leptonetidae)、泰莱蛛科(Telemidae)、蟹蛛科(Thomisidae)和球蛛科(Theridiidae)共5科32种蜘蛛味觉毛的形态、数量及分布进行了观察。结果显示:蜘蛛味觉毛一般呈“S”形或弧形;毛根部与体表形成较大角度,末端开口。一般分布在步足的附节和后附节,一些种类在步足胫节亦有味觉毛分布。所观察的蜘蛛中绝大部分种类在触肢上未发现味觉毛,仅有2种蟹蛛即角红蟹蛛(*Thomisus labefactus*)和膨胀微蟹蛛(*Lysiteles inflatus*)以及1种球蛛即融形微姬蛛(*Phycosoma mustelinum*)在触肢上有味觉毛。味觉毛的数量在不同蜘蛛种类中有较大差异,从十几根到上百根不等。蜘蛛味觉毛的形态、数量和分布等特征除了与遗传相关外,亦有可能与其生境和生活方式等有关。

关键词: 蜘蛛; 味觉毛; 化学感受器; 扫描电镜

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2012)05-01-07

Morphology, Quantity and Distribution of Gustatory Hairs in Spiders

XIAO Yong-Hong^① LI Shu-Qiang^{②*}

① College of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009;

② Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Chemical communication is a basic and universal intra- and inter-specific communication in spiders. Gustatory hairs are chemoreceptors detecting chemicals from the environment by contacting or close-range olfactory. Up till now, few studies compared chemoreceptors among spiders. Here we studied morphology, quantity and distribution of gustatory hairs in 32 spider species from Pholcidae, Leptonetidae, Telemidae, Thomisidae, Theridiidae by scanning electronic microscopy (SEM). The typical features of spider gustatory hairs are in “S” or arc shape with open end, and they emerge from the cuticle at a great angle. Spider gustatory hairs usually locate on tarsi and metatarsi of their legs, while some studied species have gustatory hairs on tibia. Except for 3 spider species, *Thomisus labefactus* and *Lysiteles inflatus* from Thomisidae and *Phycosoma mustelinum* from Theridiidae, gustatory hairs are not present on the pedipalps. Quantity of the gustatory hairs varies among the spiders. Morphology, quantity and distribution of gustatory hairs in spiders may be correlated with not only heredity but also habitats and predatory styles.

Key words: Spider; Gustatory hair; Chemoreceptor; Scanning electronic microscopy (SEM)

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 31060282, 31160420), 江西省自然科学基金项目(No. 2010GQN120);

* 通讯作者, E-mail: lisq@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 肖永红,女,博士,副教授;研究方向:动物行为与化学通讯;E-mail: yonghongxiao01@126.com。

收稿日期:2012-05-21, 修回日期:2012-07-12

体表被毛是蜘蛛类群的共性,在蜘蛛体表成千上万的体毛中,除了极少数短毛和绒毛突起之外,其他的体毛都是由三合神经(triple innervation)支配的,说明蜘蛛的体毛担当着重要的感觉功能^[1],是联系内外环境的一座桥梁。蜘蛛体表的毛形感受器依据其功能不同可分为3种类型:触毛(tactile hairs)、听毛(trichobothrium)和味觉毛(gustatory hair),其中触毛数量最多,遍布于整个身体表面,而听毛和味觉毛仅分布于附肢上^[2]。

蜘蛛对化学物质反应灵敏,化学通讯极可能是蜘蛛进化过程中最初用来进行个体之间信息交流的方式,从而将雌雄个体相互吸引以完成遗传物质交换^[3]。目前已有大量文献用行为学的研究方法证实繁殖期间雌雄蜘蛛能够利用性信息素传递性的信息,已鉴定的蜘蛛性信息素数量不多,但包括雌蛛和雄蛛,涵盖皿蛛科(Linyphiidae)、漏斗蛛科(Ageleidae)、狼蛛科(Lycosidae)、园蛛科(Araneidae)、幽灵蛛科(Pholcidae)和球蛛科(Theridiidae)等类群^[4-8]。然而蜘蛛的化学感受器长期以来缺乏广泛深入的研究,目前已经确定的化学感受器是味觉毛。蜘蛛的味觉毛能够通过接触或非接触近距离地感知环境中的化学物质,但蜘蛛味觉毛的形态和分布仅在极少数种类中有过研究报告。Foelix的研究证实味觉毛具有以下几个特点:末端开口;毛干内分为圆形和半圆形两个腔;具有2~3种双极神经元(bipolar neuron),其树突成束进入圆形腔内^[1]。由于味觉毛垂直着生于表皮,毛干呈现一定程度“S”形弯曲,且末端直接开口与外界相通,因此在外形态上容易识别。本文对幽灵蛛科、弱蛛科(Leptonetidae)、泰莱蛛科(Telemidae)、蟹蛛科(Thomisidae)和球蛛科共5个科的32种蜘蛛体表的味觉毛进行了扫描电镜观察,分析味觉毛在不同蜘蛛类群中的形态、分布和数量特征,为蜘蛛的化学生态学和分类学研究提供有益数据。

1 材料与方法

1.1 标本采集 供试蜘蛛包括幽灵蛛科、弱蛛

科、泰莱蛛科、蟹蛛科和球蛛科的共32个种,分别采自北京、河北、贵州、云南、广西等地,其中弱蛛和泰莱蛛大部分采自贵州及广西的不同洞穴,幽灵蛛采自不同洞穴洞口附近区域,蟹蛛和球蛛采自非洞穴的不同生境(表1)。

1.2 样品的制备和观察 蜘蛛的各种感觉毛在北京幽灵蛛(*Pholcus beijingensis*)每条步足上的着生情况一致,但在步足各节的着生数量有差异^[2]。鉴于本研究涉及蜘蛛种类多,工作量巨大,实验中我们仅对各种蜘蛛的触肢和第一对步足进行了扫描电镜观察。为便于操作,取整头蜘蛛制备观察样品。各种类的雌性成蛛各2头浸入浓度为2.5%的戊二醛溶液中,4℃冰箱过夜以固定标本;用0.1 mol/L磷酸盐缓冲液(pH 7.4)清洗蜘蛛标本4次,每次15 min;梯度脱水法逐步取代样品中的水分,逐级用30%、50%、70%、80%、90%和100%的乙醇浸泡蜘蛛标本,每个浓度保持15~30 min;100%乙酸异戊酯置换蜘蛛标本中的乙醇,4℃冰箱过夜;使用HCP-2临界点干燥仪(日本HITACHI公司)以液态CO₂临界点干燥法干燥蜘蛛标本;金属镀膜后,取触肢和第一对步足置于扫描电子显微镜(S-3000N,日本HITACHI公司)下观察味觉毛的形态并进行拍照,记录味觉毛的分布和数量特征。

2 结果

2.1 不同蜘蛛类群味觉毛的形态特征 各种蜘蛛的味觉毛均短于体表的触毛和听毛,毛根部垂直着生于表皮,基部有一圆球状毛囊,中间有一腔窝,毛干基部着生于腔窝中,整个形态呈“S”形,顶端不封闭,在高倍电镜下可以看到顶端有一空腔。但各类群蜘蛛味觉毛的形态会有些差异,主要体现在2个方面,①绒毛着生情况:幽灵蛛的味觉毛其毛干有绒毛状突起,数量约5~15,分布于毛干上部,约占整个毛干的2/3,朝向一侧,似毛刷;弱蛛和泰莱蛛的味觉毛其毛干上的绒毛突起同样朝向一侧,但数量明显多于幽灵蛛,约有30~50,从毛干基部一直到顶端,着生很密;而蟹蛛和球蛛味觉毛的毛干

上未见绒毛状突起,但毛干呈现明显的螺纹;
② 弯曲度: 幽灵蛛、弱蛛、泰莱蛛和蟹蛛的味觉毛呈现为较明显的“S”型,末端弯曲程度较大,其中幽灵蛛的一些种如北京幽灵蛛,其味觉毛末端急剧弯曲^[2]。球蛛的味觉毛虽呈一定弧度的弯曲,但“S”形状不明显,末端亦相对较直。各类群代表蜘蛛的味觉毛形态特征见图版 I。

2.2 味觉毛在不同蜘蛛类群的数量和分布
所观察的 32 种蜘蛛中,味觉毛(表 1)在步足的跗节和后跗节均有分布,泰莱蛛科、蟹蛛科和球蛛科的各个种在步足胫节亦有味觉毛分布,但幽灵蛛科和弱蛛科仅有部分蜘蛛种类在步足胫

节着生味觉毛。除了蟹蛛中的角红蟹蛛(*Thomisus labefactus*)和膨胀微蟹蛛(*Lysiteles inflatus*)、球蛛科中的鬲形微姬蛛(*Phycosoma mustelinum*)在触肢上有味觉毛之外,其他种类的触肢上均没有味觉毛分布。味觉毛的数量在不同蜘蛛种类中有较大差异,从十几根到上百根不等。从绝对数量来看,幽灵蛛科物种的味觉毛多于其他蜘蛛类群,但鉴于幽灵蛛体型较大(体长约 4~6 mm),步足细长(约为体长的 2~3 倍),而弱蛛和泰莱蛛为洞穴内生活种类,其体型微小(约 1~2 mm),步足很短,因此弱蛛和泰莱蛛的味觉毛着生更密。

表 1 不同蜘蛛味觉毛的分布和数量

Table 1 Distribution and quantity of gustatory hairs in spiders

科名 Family	种名 Species	采集地点 Collecting site	味觉毛分布和数量(根) Distribution and quantity			
			跗节 Tarsi	后跗节 Metatarsi	胫节 Tibia	触肢 Pedipalp
	大滩幽灵蛛 <i>Pholcus datan</i>	河北丰宁县佛珠洞洞口 Entrance of Fozhu Cave, Fengning, Hebei	54	52	0	0
	八宝幽灵蛛 <i>P. babao</i>	河北丰宁县八宝洞洞口 Entrance of Babao Cave, Fengning, Hebei	16	43	0	0
	北京幽灵蛛 <i>P. beijingensis</i>	北京市房山区蝙蝠洞洞口 Entrance of Bianfu Cave, Fangshan District, Beijing	22	40	0	0
	白龙幽灵蛛 <i>P. bailongensis</i>	广西平果县白龙岩洞 Bailongyan Cave, Pingguo, Guangxi	19	55	10	0
幽灵蛛科 Pholcidae	幽灵蛛属新种 <i>Pholcus</i> sp.	云南西双版纳自治州勐仑植物园 Menglun Botanical Garden, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	34	65	11	0
	曼氏幽灵蛛 <i>P. affinis</i>	北京市海淀区圆明园公园 Yuanmingyuan Park, Haidian District, Beijing	29	54	0	0
	贝尔蛛属新种 <i>Belisana</i> sp.	广西省桂林市七星岩洞 Qixingyan Cave, Guilin, Guangxi	19	23	0	0
	里氏壶腹蛛 <i>Crossopriza lyoni</i>	广西钟山县银定岩洞口 Entrance of Yindingyan Cave, Zhongshan, Guangxi	37	35	0	0
	卡霍拉蛛属新种 <i>Khorata</i> sp.	广西桂灵川县定江乡 Dingjiang Townlet, Lingchuan, Guangxi	38	48	0	0
	桐梓黔弱蛛 <i>Leptonetela tongzi</i>	贵州桐梓县落马洞 Luoma Cave, Zixian, Guizhou	30	18	6	0
	杨氏黔弱蛛 <i>L. yangi</i>	贵州印江县灵观洞 Lingguan Cave, Yinjiang, Guizhou	16	14	6	0
弱蛛科 Leptonetidae	黎平黔弱蛛 <i>L. liping</i>	贵州黎平县贯团洞 Guantuan Cave, Liping, Guizhou	11	9	12	0
	金沙黔弱蛛 <i>L. jinsha</i>	贵州金沙县岩高洞 Yangao Cave, Jinsha, Guizhou	19	10	7	0
	弯刺黔弱蛛 <i>L. curvispinosa</i>	贵州大方县野佬洞 Yelao Cave, Dafang, Guizhou	10	10	0	0

续表 1

科名 Family	种名 Species	采集地点 Collecting site	味觉毛分布和数量 (根) Distribution and quantity			
			附节 Tarsi	后附节 Metatarsi	胫节 Tibia	触肢 Pedipalp
	苏氏黔弱蛛 <i>L. suae</i>	贵州修文县岩灰洞 Yanhui Cave, Xiuwen, Guizhou	10	6	0	0
	丹霞黔弱蛛 <i>L. danxia</i>	贵州盘县神仙洞 Shenxian Cave, Panxian, Guizhou	15	10	0	0
	六指华弱蛛 <i>Sinoneta sexdigiti</i>	贵州开阳县桥头洞 Qiaotou Cave, Kaiyang, Guizhou	10	4	0	0
泰莱蛛科 Telemidae	泰莱蛛新种 <i>Telema</i> sp.	广西贺州市龙泉洞 Longquan Cave, Hezhou, Guangxi	22	20	12	0
	泰莱蛛新种 <i>Telema</i> sp.	广西钟山县银锭岩洞 Yindingyan Cave, Zhongshan, Guangxi	4	6	1	0
	泰莱蛛新种 <i>Telema</i> sp.	广西阳朔县饼石岩洞 Bingshiyan Cave, Yangshuo, Guangxi	10	5	1	0
	圆形泰莱蛛 <i>T. circularis</i>	贵州关岭县柑桔树洞 Ganjushu Cave, Guanling, Guizhou	12	5	1	0
	大齿泰莱蛛 <i>T. grandidens</i>	贵州独山县坝佑洞 Bayou Cave, Dushan, Guizhou	14	3	1	0
	白龙平莱蛛 <i>Pinelema bailongensis</i>	广西平果县白龙岩洞 Bailongyan Cave, Pingguo, Guangxi	14	4	1	0
蟹蛛科 Thomisidae	波纹花蟹蛛 <i>Xysticus croceus</i>	湖北兴山龙门河林场 Longmenhe Forest, Xingshan, Hubei	35	25	30	0
	千岛花蟹蛛 <i>X. kurilensis</i>	湖南省石门县壶瓶山 Huping Mountain, Shimen, Hunan	28	20	14	0
	角红蟹蛛 <i>Thomisus labefactus</i>	山西芮城大禹渡 Dayu Ferry, Ruicheng, Shanxi	9	7	1	2
	膨胀微蟹蛛 <i>Lysiteles inflatus</i>	海南五指山 Wuzhishan Mountain, Hainan	18	15	14	12
球蛛科 Theridiidae	八斑丽蛛 <i>Chryso octomaculata</i>	云南西双版纳自治州勐仑镇 Menglun townlet, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	12	10	5	0
	旋转后丘蛛 <i>Dipoenura cycloides</i>	云南西双版纳自治州勐仑镇 Menglun townlet, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	9	16	19	0
	无斑圆腹蛛 <i>Phycosoma flavomarginatum</i>	云南西双版纳自治州勐仑绿石林保护区 Menglun Lüshilin Nature Reserve, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	20	22	12	0
	融形微姬蛛 <i>P. mustelinum</i>	云南西双版纳自治州勐仑镇 Menglun townlet, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	14	8	7	2
	黑星盔姬蛛 <i>P. nigromaculatum</i>	云南西双版纳自治州勐仑镇 Menglun townlet, Xishuangbanna Thai Prefecture, Yunnan	7	8	1	0

3 讨论

味觉毛是蜘蛛体表一类重要的微感受器, 可以通过接触或者近距离地感知环境中的化学

物质, 繁殖期间雌雄蜘蛛可以用味觉毛感知同种异性释放的性信息素, 如 Tichy 等用电生理的方法证实热带捕猎蛛 (*Cupiennius salei*) 雄蛛触肢上的味觉毛能感受到同种雌蛛产生的性

信息素物质^[9]。肖永红等用北京幽灵蛛雄蛛的性信息素(Z)-9-二十三烯对同种雌蛛的跗节进行触角电位(electroantennography, EAG)实验,也能记录到雌蛛的电位反应^[8]。本文对来自5科32种蜘蛛味觉毛的电镜观察结果显示:味觉毛的形态在不同蜘蛛类群中有一些变化,但竖直着生且末端开口是其与其他感觉毛相区别的重要特征;味觉毛一般分布在蜘蛛步足的跗节和后跗节,一些种类在步足跗节亦有味觉毛分布;味觉毛的数量在不同蜘蛛种类中有较大差异,从十几根到上百根不等。

在所观察的蜘蛛中绝大部分种类在触肢上未发现味觉毛,仅有蟹蛛中的角红蟹蛛和膨胀微蟹蛛、球蛛科中的鼯形微姬蛛在触肢上有味觉毛。一些蜘蛛,如十字园蛛(*Araneus diadematus*)和斑点狼蛛(*Rabidosa punctulata*),其步足以及触肢的末端均有味觉毛分布^[10]。Barth等的研究发现,热带捕猎蛛的触肢末端密布着许多味觉毛^[11]。这种差异可能来自于种间的区别。从分别对来自洞穴和洞外生境的结网型与游猎型的32种蜘蛛味觉毛的数量及分布观察来看,蜘蛛味觉毛的数量和分布可能与遗传、生境以及捕食方式等多种因素相关,但味觉毛在不同种类中数量、分布等变化是否与系统发育或者与不同类群对其生境的适应之间相关联,这些还有待下一步深入探讨。

尽管很早以来就有行为证据能够证明蜘蛛具有嗅觉功能,例如许多蜘蛛种类的雄蛛在求偶期很明显能被同种性成熟雌蛛的“气味”所吸引^[5],但蜘蛛的远距离化学感受器即嗅觉感受器目前仍存在争议,嗅觉感受器的形态、结构、数量和分布等特征还缺乏确切、有说服力的证据。Foelix等对园蛛和狼蛛附肢跗节器内的神经分布等作了研究,认为跗节器可能是温度感受器或者嗅觉感受器,抑或兼有两种功能^[10]。Dumpert等随后证实多种挥发性物质能够激发跗节器的电生理反应^[12]。但之后Ehn等的研究却认为跗节器主要的功能是温湿度感受器,跗节器内有3种感觉细胞,其中2种感觉细胞对湿度改变敏感,另一种对温度变化敏

感^[13-14]。有关蜘蛛类群的嗅觉感受器还需要借助触角电位、单细胞记录等电生理技术进行更深入的研究。

致谢 中国科学院动物研究所张键旭研究员阅读本文并提出宝贵建议;中国科学院遗传与发育生物学研究所田彦宝老师在电镜使用过程中给予指导和帮助;中国科学院动物研究所姚志远、高彩霞、王春霞,湖南师范大学生命科学学院唐果和四川大学生命科学学院林玉成等同仁对本文蜘蛛种类进行鉴定。

参 考 文 献

- [1] Foelix R F. Biology of Spiders. 2nd ed. New York: Oxford University Press, 1996: 69-82.
- [2] 肖永红,李枢强. 北京幽灵蛛体表微感受器的类型、结构和分布. 动物学杂志, 2011, 46(3): 1-10.
- [3] Weygoldt P. Communication in crustaceans and arachnids // Sebeok T A. How Animals Communicate. Bloomington: Indiana University Press, 1977: 303.
- [4] Chinta S P, Goller S, Lux J, et al. The sex pheromone of the wasp spider *Argiope bruennichi*. Angewandte Chemie International Edition, 2010, 49(11): 2033-2036.
- [5] Gaskett A C. Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. Biological Reviews, 2007, 82(1): 27-48.
- [6] Jerhot E, Stoltz J A, Andrade M C B, et al. Acylated serine derivatives: a unique class of arthropod pheromones of the Australian redback spider, *Latroctes hasselti*. Angewandte Chemie International Edition, 2010, 49(11): 2037-2040.
- [7] Xiao Y H, Zhang J X, Li S Q. A two-component female-produced pheromone of the spider *Pholcus Beijngensis*. Journal of Chemical Ecology, 2009, 35(7): 769-778.
- [8] Xiao Y H, Zhang J X, Li S Q. Male-specific (Z)-9-tricosene stimulates female mating behaviour in the spider *Pholcus Beijngensis*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1696): 3009-3018.
- [9] Tichy H, Gingl E, Ehn R, et al. Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 2001, 187(1): 75-78.
- [10] Foelix R F, Chu-Wang I W. The morphology of spider sensilla II. Chemoreceptors. Tissue and Cell, 1973, 5

- (3): 461 - 478.
- [11] Barth F G. *A Spider's World: Senses and Behavior*. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [12] Dumpert K. Spider odor receptor: electrophysiological proof. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1978, 34 (6): 754 - 756.
- [13] Ehn R, Tichy H. Hygro- and thermoreceptive tarsal organ in the spider *Cupiennius salei*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1994, 174(3): 345 - 350.
- [14] Ehn R, Tichy H. Response characteristics of a spider warm cell: temperature sensitivities and structural properties. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1996, 178(4): 537 - 542.

图 版 说 明

不同蜘蛛类群味觉毛的形态特征

1. 北京幽灵蛛; 2. 大滩幽灵蛛; 3. 杨氏黔弱蛛; 4. 桐梓黔弱蛛; 5. 白龙平菜蛛; 6. 泰莱蛛新种; 7. 波纹花蟹蛛; 8. 角红蟹蛛; 9. 鼬形微姬蛛; 10. 无斑圆腹蛛。箭头指示味觉毛。

Explanation of Plate

Morphology of gustatory hairs in different spider species

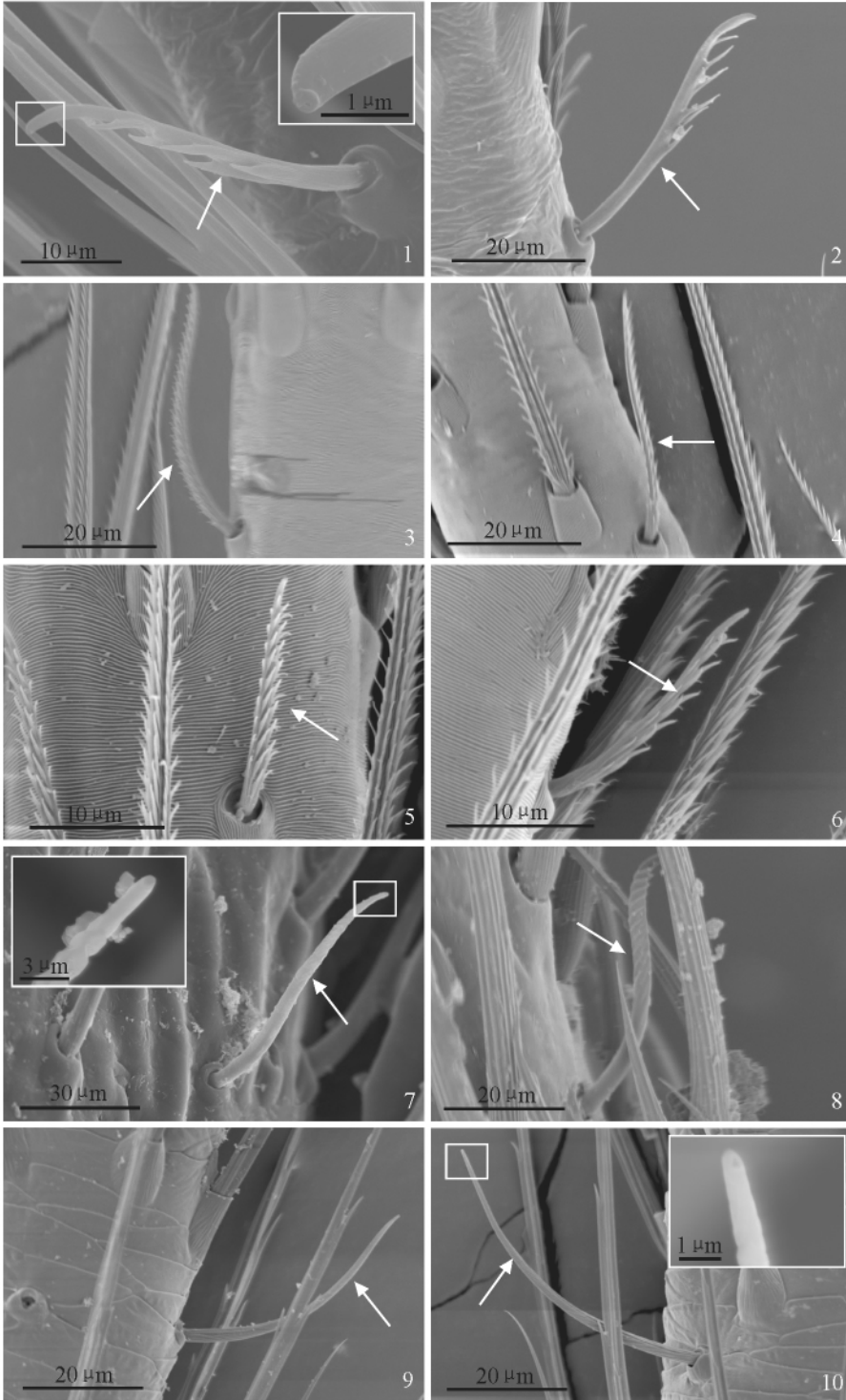
1. *Pholcus Beijingsis*; 2. *P. datan*; 3. *Leptonetela yangi*; 4. *L. tongzi*; 5. *Pinelema bailongensis*; 6. *Telema* sp.; 7. *Xysticus croceus*; 8. *Thomisus labefactus*; 9. *Phycosoma mustelinum*; 10. *P. flavomarginatum*. Arrows pointing to gustatory hairs.

肖永红等: 一些蜘蛛类群味觉毛的形态、数量和分布

图版 I

XIAO Yong-Hong *et al.*: Morphology, Quantity and Distribution of Gustatory Hairs in Spiders

Plate I



图版说明见文后