

机敏异漏斗蛛不同感觉对捕食和趋向行为的影响*

荆 奇 周 琼** 欧丹霞 谭 灿

(湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

摘 要 【目的】蜘蛛的感觉在发现猎物和捕食过程中起重要作用, 研究机敏异漏斗蛛 *Allagelena difficilis* (Fox) 的不同感觉对其捕食和趋向行为的影响, 有助于揭示影响漏斗蛛捕猎的主要感觉因素及其机制。

【方法】视觉屏蔽法、“Y”型嗅觉仪法、去除蛛网法等方法。【结果】视觉和嗅觉对机敏异漏斗蛛的捕食量和趋向行为无显著影响, 但蛛网的存在对其捕食量影响明显: 视觉屏蔽与未屏蔽的机敏异漏斗蛛 24 h 捕食黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen 量分别为 25.20 头/管和 26.00 头/管, 两者之间差异不显著; 嗅觉测试发现, 在不同的气流条件下, 机敏异漏斗蛛停留、选择有猎物管臂和对照管臂的数量之间差异均不显著; 另外, 该蛛在无蛛网情况下也可捕食, 但捕食量极低, 与已结网蛛之间的捕食量差异极显著 ($P<0.01$), 随着蛛网的修复, 两者之间捕食量差距逐渐减小, 至 24 h 时, 两者捕食量相近。【结论】机敏异漏斗蛛主要通过机械感觉线索感受蛛网振动、听觉以及猎物的直接碰触发现和捕获猎物, 视觉和嗅觉对其捕食行为影响不明显。

关键词 机敏异漏斗蛛, 感觉, 捕食, 趋向行为

Effect of different sensory stimuli on the predatory and approach behavior of the funnel-web spider *Allagelena difficilis* (Fox) (Araneae: Agelenidae)

JING Qi ZHOU Qiong** OU Dan-Xia TAN Can

(College of Life Science, Hunan Normal University, Changsha 410081, China)

Abstract 【Objectives】Spiders senses play an important role in the process of prey detection and capture. By studying the effects of *Allagelena difficilis* (Fox) senses on their prey-capture and approach behavior, we can gain a better understanding the primary factors underlying funnel-web spider predation. 【Methods】Y-tube olfactometer test, visual shielding test and web-removal test were conducted under laboratory conditions. 【Results】The visual and olfactory senses of *A. difficilis* had little influence on its approach to prey and predation behavior, but the spider's web had a significant effect on these behaviors: there was no significant difference in the number of *A. difficilis* that chose the fork containing preys in the Y-tube olfactometer and those that did not ($P>0.05$), and prey consumption of *A. difficilis* whose eyes were shielded with black ink was also not significantly different to those whose eyes were not shielded ($P>0.05$). However, the prey consumption of spiders whose webs had been removed was significantly lower ($P<0.01$) than those which had not had their webs removed. After the removed webs had been repaired, the prey consumption of the both spider groups was similar. 【Conclusion】*A. difficilis* depends primarily on mechanical senses transmitted via its web to detect and capture prey rather than on visual and olfactory senses. Vibratory / acoustic and tactile cues may be important factors affecting the prey-capture behavior of *A. difficilis*.

Key words *Allagelena difficilis*, sensation, prey-capture, approach behavior

* 资助项目: 国家自然科学基金项目 (31172107); 湖南省自然科学基金项目 (14JJ5029)

**通讯作者, E-mail: zhoujoan@hunnu.edu.cn

收稿日期: 2013-10-14, 接受日期: 2014-02-24

蜘蛛是农业和林业自然生态系统的重要组成部分之一 (Riechert, 1984; Settle *et al.*, 1996; 尹长民, 1999), 作为陆地节肢动物类群和重要的捕食性天敌, 蜘蛛发现和捕食猎物需要依靠其灵敏的感觉器官, 包括视觉、嗅觉、触觉和听觉 (彭宇等, 1997; 宋大祥, 2000), 但这在游猎型和结网型蜘蛛之间有差异, 游猎型狼蛛科 (Lycosidae) 的豹蛛 *Pardosa milvina* (Hentz) 通过嗅觉发现有捕食者狼蛛 *Hogna elluo* (Walckenaë) 存在时, 会通过减少自身的活动而表现出躲避反应 (Persons and Rypstra, 2001; Persons *et al.*, 2001; Barnes *et al.*, 2002); 但部分种类结网型蜘蛛捕捉猎物时, 嗅觉甚至视觉在捕食过程中的作用似乎并不重要 (舒迎花等, 2005)。

机敏异漏斗蛛 *Allagelena difficilis* (Fox) 是漏斗蛛科 (Agelenidae) 的结网型蜘蛛, 与机敏漏斗蛛 *Agelena difficilis* Fox 为同一物种 (Fox, 1937; Zhang *et al.*, 2006), 在我国广泛分布, 是茶区、果园、桑园的习见种类 (陈障福和宋大祥, 1980)。漏斗蛛常见于灌木丛低矮部位, 草丛、农田甚至院子篱笆上, 结大型片状漏斗网, 漏斗网包括一个管状隐蔽所 (宋大祥, 1997)。前人已对机敏异漏斗蛛的听毛进行了扫描电镜观察 (赵敬钊等, 2001), 并描述了其对灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 的捕食作用 (徐德进等, 2010), 以及生活史、生活习性等 (毕红玉, 2011)。但关于影响机敏异漏斗蛛捕食的因素尚未见报道, 为掌握机敏异漏斗蛛发现和捕食猎物过程中何种感觉因素起主要作用, 我们在明确其捕食行为过程 (荆奇等, 2012) 的基础上, 对机敏异漏斗蛛不同感觉因素对其捕食和趋向行为的影响展开了研究。

1 材料与方法

1.1 供试材料

机敏异漏斗蛛 *Allagelena difficilis* (Fox): 2010年9月—2011年2月以及2011年9月—2012年2月, 采自长沙市河西绿化带, 将其放入平底

玻璃管 (直径 2.5 cm, 长 9.8 cm), 在温度 (25±1) °C, (60±2) % RH, 光周期 12 L: 12 D 的条件下单头饲养, 管内加入湿润的棉球, 用黄粉虫幼虫或黑腹果蝇成虫饲喂一段时间后备用。

黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen: 腐烂水果自然诱获, 用人工培养基在人工气候箱 (RXZ 智能型, 宁波江南仪器厂制造) 中培养, (25±1) °C, (60±2) %RH, 12 L: 12 D, 取成虫作为饲养蜘蛛的猎物和供试猎物。

黄粉虫 *Tenebrio molitor* Linnaeus: 在长沙市西牌楼街宠物市场购买, 用麦麸在实验室内饲养, (25±1) °C, 取幼虫作为饲喂蜘蛛的猎物和供试猎物。

1.2 研究方法

1.2.1 蜘蛛预处理方法 取单头饲养的大小一致、健康的雌成蛛, 饱食黑腹果蝇 1 d, 单头移入干净的平底试管中, 饥饿处理 2 d 让其在管内织网后, 供试。

1.2.2 视觉屏蔽法 参照舒迎花等 (2005) 方法改进, 研究视觉对机敏异漏斗蛛捕食行为的影响。将经饱食-饥饿预处理的机敏异漏斗蛛放入 4°C 冰箱, 低温麻痹 10~15 min, 在体视显微镜 (SC45 型, 宁波舜宇仪器有限公司) 下, 用黑色油性记号笔将其各眼涂黑, 并放回原来已结网的平底管内。每管引入 40 头黑腹果蝇, 以同时麻痹而视觉未屏蔽的蜘蛛作为对照。24 h 后, 观察并记录各蛛捕食的果蝇量。供测试的视觉屏蔽和未屏蔽蜘蛛各 15 只, 重复 3 次。

1.2.3 嗅觉测试法 观察猎物气味物质对其趋向行为的影响, 参照舒迎花等 (2005) 方法改进, “Y”型嗅觉仪臂长 18 cm, 内径 2.5 cm, 两臂夹角 90°, 两臂端和管柄端套上磨口套管, 臂端套管中用未使用过的纱布隔绝。一套管放置 5 头剪开的黄粉虫幼虫, 另一套管为空白对照。两臂端套管依次连接玻璃转子流量计 (LZB-4WB 型, 余姚振兴流量仪表厂)、双蒸水过滤装置、活性炭过滤装置、液显定时大气采样器 (JP-5000 型, 中国盐城银河科技有限公司), 在柄端套管放入一头经饱食-饥饿预处理的机敏异漏斗蛛, 在“Y”型管上盖上黑布 (以排除视觉的影响), 同时打开大气采样器, 开始试验, 15 min 后观察记录结

果。每次测试完后将蜘蛛移回原管，将“Y”型管及套管清洗后用无水乙醇润洗，烘干后，相互调换两套管的位置，重复以上实验后，更换蜘蛛测试。气体流量分别设置为 0.5，1.0，2.0，3.0 mL/min，每气流量测 30 头机敏异漏斗蛛。

1.2.4 去除蛛网法 选取经上述饱食-饥饿预处理的雌成蛛，单只分别放入干净的平底玻璃管中，对照仍单只留在原平底玻璃管中，每管内引入 80 头黑腹果蝇成虫，用海绵塞住管口，置于温度 25℃、相对湿度(60±2)%的人工气候箱内，分别在 1、2、3、4、5 以及 24 h 时记录每管中剩余的黑腹果蝇量，计算被捕食量。每处理 10 头蜘蛛，重复 3 次，共测试 30 头蜘蛛，对照 30 头蜘蛛。

1.2.5 数据分析 采用 SPSS16.0 数据软件处理数据，用成对数据 *t*-检验测试蜘蛛的捕食量差异显著性水平，卡方检验分析蜘蛛对猎物气味物质的嗅觉反应。

2 结果与分析

2.1 视觉屏蔽对机敏异漏斗蛛捕食量的影响

视觉屏蔽测试结果，24 h 时，遮眼蜘蛛与未遮眼机敏异漏斗蛛对黑腹果蝇的平均捕食量相近，分别为 25.20 头/管和 26.00 头/管（表 1），经成对数据 *t*-检验，两者差异不显著(*P*>0.05)，表明视觉屏蔽对机敏漏斗蛛捕食行为影响不

明显。

2.2 猎物气味对机敏异漏斗蛛趋向行为选择的影响

用“Y”型嗅觉仪测试猎物（黄粉虫幼虫）气味对机敏异漏斗蛛趋向行为的影响，结果发现，大气采样器的流量为 0.5，1.0，2.0，3.0 mL/min 时，受试的 30 头机敏异漏斗蛛选择猎物管臂（处理）、无猎物管臂（对照）以及未作选择的数量均相近。经卡方检验，在所测试的气流范围，3 种选择之间差异均不显著（*P*>0.05）（表 2）。说明猎物气味对机敏异漏斗蛛没有明显的引诱作用。

2.3 蛛网对机敏异漏斗蛛捕食量的影响

去除蛛网和有蛛网的情况下，机敏异漏斗蛛捕食黑腹果蝇的量见表 3。

研究中发现，当将果蝇引入去除蛛网的玻璃管内，其中的机敏异漏斗蛛并不主动猎捕，只有当果蝇碰触到机敏异漏斗蛛时，蜘蛛才会捕食该猎物，因此与已结网的对照蜘蛛比较，去除网蜘蛛捕食的猎物量明显少。最初 1 h，去除网与已结网的蜘蛛捕食量分别为 3.00 头/管·只和 10.53 头/管·只，两者之间差异极显著（*P*<0.01）。之后，

表 1 视觉屏蔽对机敏异漏斗蛛捕食量的影响
Table 1 Effect of visual masking on the prey consumption of *Allagelena diffilis*

猎物密度（头/管） Density of prey (ind./tube)	24 h 时猎物被捕食量（mean±SE）（头/管·只） Numbers of being preyed after 24 h treatment	
	处理组 Treatment groups	对照组 Control groups
40	25.20 ± 1.22	26.00 ± 0.95

表 2 机敏异漏斗蛛对猎物气味的嗅觉反应
Table 2 Olfactory response of *Allagelena diffilis* to the odor from prey in Y-tube test

流量 Quantity of flow (mL/min)	蜘蛛的选择 Choice of spider	蜘蛛的数量 Number of spider (N=30)	频率 Frequency (%)	<i>X</i> ²	<i>P</i>
0.5	有猎物 Prey	8	26.67	1.400	0.497
	无猎物 No prey	9	30.00		
	未做选择 No choice	13	43.33		

1.0	有猎物 Prey	10	33.33	2.000	0.905
	无猎物 No prey	9	30.00		
	未做选择 No choice	11	36.67		
2.0	有猎物 Prey	10	33.33	0.800	0.670
	无猎物 No prey	12	40.00		
	未做选择 No choice	8	26.67		
3.0	有猎物 Prey	10	33.33	0.000	1.000
	无猎物 No prey	10	33.33		
	未做选择 No choice	10	33.33		

表 3 去除网与已结网机敏异漏斗蛛捕食量比较
Table 3 Comparison of hunting capacity between the web-removed *Allagelena difficilis* and the webbed ones

处理时间 (h) Time after treatment	猎物密度 (头/管) Density of prey (ind./tube)	蜘蛛累计平均捕食量 (头/管·只) Total prey consumption of spider (mean±SD)		差异显著水平 (P) Level of difference
		去除网 Web-removed	有网 Webbed	
1	80	3.00±0.51	10.53±1.89	0.000
2	80	5.00±0.70	13.43±2.30	0.001
3	80	8.23±0.79	16.03±2.50	0.004
4	80	10.50±0.94	18.56±2.61	0.005
5	80	14.07±1.08	20.10±2.58	0.032
24	80	60.70±1.16	60.73±1.34	0.979

差异显著性水平 P 值表示同行数据经成对数据 t -检验结果, $P<0.01$, 表示差异极显著; $0.01<P<0.05$, 表示差异显著; $P>0.05$, 表示差异不显著。
The different significance level (P value) shows the results of the datum in same row by paired t -test. $P<0.01$, indicates that the different level is very significance; $0.01<P<0.05$, indicates that the different level is significance; $P>0.05$, indicates that the different level is not significance.

蜘蛛很快开始结网,随着蛛网的逐渐结成,机敏异漏斗蛛捕食量也逐渐增加,与有网蛛间的捕食量差距逐渐缩小。处理后 2、3、4 h,去除网与对照结网蜘蛛的捕食量之间差异仍达到极显著水平 ($P<0.01$),累计捕食猎物量与对照结网蛛捕食量的比值从 1 h 的 28%到 4 h 的 56%。处理后 5 h 时,去网蛛和对照结网蛛的累计平均捕食量分别为 14.07 头/管·只和 20.10 头/管·只,经成对数据 t -检验,两者之间差异仍显著 ($0.01<P<0.05$),累计捕食量的比值达到 70%;24 h 时,去网蛛和对照未除蛛网的机敏异漏斗蛛平均累计捕食量接近,均达到约 60 头/管·只,两者之间差异不显著 ($P>0.05$),累计捕食量的比值达到 99.95%。上述结果说明蛛网的存在,对机敏异漏斗蛛的捕食能力有显著的影响。

3 讨论

蜘蛛有着高度进化的传感器,这使它可以在自然界很好地生存和发展下来(刘献中和李晓晨,2008)。蜘蛛的眼属于单眼,不同蜘蛛的视力相差很大。跳蛛、狼蛛和其他猎蛛的视力最好,而依靠网的震动和依靠触觉发现猎物的蜘蛛则视力较差(Uetz and Stratton, 1983; 尚玉昌,1992)。机敏异漏斗蛛个体较大,眼位于头区,8 个排成 2 列。本研究中遮眼与未遮眼机敏异漏斗蛛之间捕食量差异不显著,表明视觉对机敏异漏斗蛛发现和捕食猎物影响不明显,支持上述观点。
现在已普遍认为琴形器(Lyriform organ)是蜘蛛的嗅觉器官。拟蝎目(Psoeudoscorpiones)、

盲蛛目 (Opiliones) 和蜘蛛目 (Araneae) 的全部种类都有琴形器, 它分布在步足各节末端 (跗节除外) 以及螯肢和胸板上 (尚玉昌, 1992)。但也有学者认为竖琴状感器对张力敏感, 用于感知蜘蛛本身运动时所产生的张力和压力, 以及猎物、天敌和配偶所发出的震动 (Uetz and Stratton, 1983; 刘献中和李晓晨, 2008)。本研究嗅觉趋向反应实验发现, 在所测试的几种气流下, 选择停留、趋向猎物气味和无猎物气味的机敏异漏斗蛛数量差异不显著, 提示嗅觉不是机敏异漏斗蛛发现猎物的主要感受方式。

对于结网蛛而言, 网是其许多行为发生的重要介质, 结网蛛靠网捕食, 网的作用不仅是传递猎物靠近的信息, 还可以延缓猎物的行动, 使蜘蛛有足够的时间捕捉猎物 (宋大祥, 1997), 蛛网固有的粘着特性足以杀死那些随机撞在网上而又无法逃脱的猎物, 雄蛛也依靠网求偶, 从而完成繁衍后代 (Ann *et al.*, 2009; Roberts and Uetz, 2005)。本研究发现, 如果去除蛛网, 机敏异漏斗蛛捕食量很少, 只在猎物飞行碰触到蜘蛛时, 蜘蛛才能感受到并捕食之; 同时, 该蛛会尽快织新网, 并捕食落在网上的猎物。赵敬钊等 (2001) 报道了机敏异漏斗蛛步足听毛的数量较多, 主要位于胫节、后跗节和跗节, 说明其听觉较发达。因此, 我们认为, 嗅觉和视觉并非影响机敏异漏斗蛛捕食行为的主要因素, 机敏异漏斗蛛主要依据感受蛛网的振动、触觉和听觉判断捕捉猎物。

前人研究和我们的结果表明, 不同生活型 (如结网型和游猎型) 蜘蛛感器的发达程度以及感受猎物信息的方式有差异, 结网型漏斗蛛主要依赖感受蛛网的振动、触觉或听觉发现和捕食猎物。

参考文献 (References)

- Ann LR, Schlosser AM, Sutton PL, Persons MH, 2009. Multimodal signalling: the relative importance of chemical and visual cues from females to the behaviour of male wolf spiders (Lycosidae). *Anim. Behav.*, 77(4): 937–947.
- Barnes MC, Persons MH, Rypstra AL, 2002. The effect of predator chemical cue age on antipredator behavior in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *J. Insect Behav.*, 15(2): 269–280.
- Fox I, 1937. New species and records of Chinese spiders. *American Museum Novitates*, 90(7): 1–9.
- Persons MH, Rypstra AL, 2001. Wolf spider show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *J. Chem. Ecol.*, 7(12): 2493–2504.
- Persons MH, Walker SE, Rypstra AL, 2001. Wolf spider predator avoidance tactics and survival in the presence of diet-associated predator cues (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.*, 61(1): 43–51.
- Riechert SE, 1984. Spiders as biological control agents. *Annu. Rev. Entomol.*, 29(1): 299–320.
- Roberts JA, Uetz GW, 2005. Information content of female chemical signals in the wolf spider, *Schizocosa ocreata*: male discrimination of reproductive state and receptivity. *Anim. Behav.*, 70(1): 217–223.
- Settle WH, Ariawan H, Astuti ET, 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, 77(7): 1975–1988.
- Uetz GW, Stratton G, 1983. Communication in spiders. *Endeavour*, 7(1): 13–18.
- Zhang ZS, Zhu MS, Song DX, 2006. A new genus of funnel-web spiders, with notes on relationships of the five genera from China (Araneae: Agelenidae). *Oriental Insects*, 40: 77–89.
- 毕红玉, 王昌贵, 李宜文, 徐萍, 陈睿, 2011. 机敏漏斗蛛生物学特性观察研究. 山东林业科技, (3): 37–39. [BI HY, WANG CG, LI YW, XU P, CHEN R, 2011. Observation on Biological Characteristics of *Agelena difficilis* Clerk. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 3: 37–39.]
- 陈障福, 宋大祥, 1980. 机敏漏斗蛛的生活习性. 动物学杂志, 3(7): 14–15. [CHEN ZF, SONG DX, 1980. Life habit of *Agelena difficilis*. *Chinese Journal of Zoology*, 3 (7): 14–15.]
- 荆奇, 周琼, 杜军, 尤克西, 2012. 机敏异漏斗蛛的捕食行为及其控虫效能评价. 环境昆虫学报, 34(1): 75–79. [JING Q, ZHOU Q, DU J, YOU KX, 2012. Research on the predation behavior and evaluate the control efficiency of *Allagelena difficilis*. *Journal of Environmental Entomology*, 34 (1): 75–79.]
- 刘献中, 李晓晨, 2008. 蜘蛛的机械感器. 昆虫知识, 45(1): 162–165. [LIU XZ, LI XC, 2008. Spider's mechanoreceptors. *Entomological Knowledge*, 45 (1): 162–165.]
- 彭宇, 赵敬钊, 陈建, 胡萃, 1997. 我国关于蜘蛛的研究和利用进展. 蛛形学报, 6(1): 69–72. [PENG Y, ZHAO JC, CHEN J, HU C, 1997. Progress in the researches and applications on spiders in China. *Acta Arachnologica Sinica*, 6 (1): 69–72.]
- 尚玉昌, 1992. 蜘蛛的感觉和感觉器官. 动物学杂志, 27(3): 45–48. [SHANG YC, 1992. Sense and sensory organs of Spiders. *Chinese Journal of Zoology*, 27 (3): 45–48.]
- 舒迎花, 刘志辉, 张古忍, 2005. 拟环纹豹蛛对白背飞虱的嗅觉

- 反应. 蛛形学报, 14(2): 122–125. [SHU YH, LIU ZH, ZHANG GR, 2005. Olfactory responses of *Pardosa pseudoannulata* Boes. Et Str. To *Sogatella furcifera* (Horv.th). *Acta Arachnologica Sinica*, 14 (2) :122–125.]
- 宋大祥, 1997. 蛛网的进化. 菏泽师专学报, 19(2): 1–8. [SONG DX, 1997. On the evolution of the spider web. *Journal of Heze Normal college*, 19 (2) :1–8.]
- 宋大祥, 2000. 蜘蛛的生物学. 河北大学学报(自然科学版), 20(3): 200–214. [SONG DX, 2000. Biology of Spiders. *Journal of Hebei University (Science Edition)*, 20 (3) :200–214.]
- 徐德进, 顾中言, 徐广春, 许小龙, 范鹏, 2010. 机敏漏斗蛛对灰飞虱的捕食作用及对常用杀虫剂的敏感性. 植物保护学报, 37(3): 201–205. [XU DJ, GU ZY, XU GC, XU XL, FAN P, 2010. Predation of *Agelena difficilis* (Fox) on *Laodelphax striatellus* (Fallen) and its sensibility to common insecticides. *Acta Phytophylacica Sinica*, 37 (3) :201–205.]
- 尹长民, 1999. 中国蜘蛛生态学研究概况. 蛛形学报, 8(2): 122–127. [YUN CM, 1999. The survey of ecological study of Chinese spiders. *Acta Arachnologica Sinica*, 8 (2) :122–127.]
- 赵敬钊, 卢宝廉, 宋大祥, 2001. 蜘蛛听毛的电镜观察. 蛛形学报, 10(2): 8–11. [ZHAO JC, LU BL, SONG DX, 2001. Observation on trichobothria of nine spider species by scanning electron microscope (Araneae). *Acta Arachnologica Sinica*, 10(2):8–11.]