

文章编号: 1674-5566(2015)01-0074-05

水蛛气管的形态学观察与比较

曹政, 薛俊增

(上海海洋大学 省部共建水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 水蛛 (*Argyroneta aquatica*) 是目前世界上唯一栖息在小溪、池塘、沼泽等小型水体中以捕食小鱼、小虾、昆虫幼虫为生的蜘蛛, 广泛分布于古北界。本文对水蛛气管结构进行了形态学观察研究, 并与3种常见陆生蜘蛛——宁波熊蛛 (*Arctosa ningboensis*)、广缕网蛛 (*Psecchrus senoculatus*) 和大腹园蛛 (*Araneus ventricosus*) 的气管结构进行了比较。发现水蛛气管为两条并排的圆柱体, 其圆柱体两端伸出许多微气管分支, 分别向前向后延伸入水蛛头胸部以及水蛛腹部中后端。其他3种蜘蛛的气管结构均为简单的4管型。复杂的气管结构体现了水蛛对气管更为高效的利用率, 同时也发现水蛛的气管结构最为发达, 说明其新陈代谢水平与运动水平也超过了常见的陆生蜘蛛种类。本文不仅对水蛛气管进行了观察比较, 还讨论了水蛛气管结构与功能之间的关系, 发现高度复杂的气管结构是水蛛对其独特的水下生存环境的一种适应, 证明了气管在蜘蛛进化中的重要地位, 为国内蜘蛛气管研究提供基础资料。

研究亮点: 对蜘蛛气管系统的研究在蜘蛛生理学、行为学研究等方面有着重要的意义, 也在蜘蛛进化演化研究中起着一定的作用。在前人研究的基础上, 针对蜘蛛类群中最特殊的水蛛进行了研究, 并与其他几类具有代表性的蜘蛛类群进行了比较, 对水蛛的独特进化地位进行了探讨。

关键词: 水蛛; 形态学; 气管结构

中图分类号: Q 954.57

文献标志码: A

作为陆生节肢动物, 蜘蛛以气管和书肺进行呼吸^[1]。在具备不同生活习性的蜘蛛类群中, 气管与书肺两个结构此消彼长, 在原始的蜘蛛类群中, 往往具有两对书肺, 随着蜘蛛的进化, 其中一对书肺消失, 并被气管所取代^[2]。蜘蛛的气管最初出现自蜘蛛分支类 (*Araneoclada*)^[3], 而现今大部分蜘蛛都具备气管这一结构。

蜘蛛的气管一般经气孔开口于蜘蛛腹部的腹面后端、靠近纺器基部位置并延伸至腹柄处, 但也有部分蜘蛛的气管自腹柄延伸至蜘蛛头胸部。少数种类, 如水蛛, 其气孔开口位置远离纺器并到达了纺器与生殖沟之间的中间位置。气管结构的复杂程度与其生活方式有着密切关系, 在不同蜘蛛类群中差异极大^[4]。研究表明, 蜘蛛气管虽然不如高等昆虫那么发达, 但是仍对提高新陈代谢效率和对氧气的利用率有着一定的作

用^[5]。

从蜘蛛演化的角度来说, 原始类群拥有一对至两对的书肺, 发展至现在只拥有一对书肺和气管, 对于书肺和气管这两种呼吸结构之间的权重一直在变化。在一些类群中, 如狼蛛科 (*Lycosidae*) 和漏斗蛛科 (*Agelenidae*), 对书肺的利用就超过对气管的使用, 而在水蛛 (*Argyroneta aquatica*)、妩蛛科 (*Uloboridae*)、蟹蛛科 (*Thomisidae*) 和跳蛛科 (*Salticidae*) 等蜘蛛中, 情况恰恰相反, 发达的气管结构使其对书肺的依赖和利用降到了最低^[6]。

目前国际上对蜘蛛气管在气管形态和分布的研究基础上, 深入到了蜘蛛血蓝蛋白 (*hemocyanin*) 的结构与气管、书肺的使用之间的关系^[7], 及其和蜘蛛的新陈代谢^[2]等生理活动相关性的研究, 甚至有学者利用气管结构的差异来

收稿日期: 2014-04-13 修回日期: 2014-08-29

基金项目: 国家自然科学基金(31272267)

作者简介: 曹政(1989—), 男, 硕士研究生, 研究方向为形态与分子系统发育。E-mail: einbar@126.com

通信作者: 薛俊增, E-mail: jzxue@shou.edu.cn

分析蜘蛛之间的亲缘关系^[8]。我国对蜘蛛气管的研究尚在起步阶段,虽然已总结了漏斗蛛科(Agelenidae)和暗蛛科(Amaurobiidae)蜘蛛的气管结构^[9],但国内学者对蜘蛛气管结构、功能的研究尚待进一步深入。

水蛛(*Argyroneta aquatica*)隶属于节肢动物门(Arthropoda)、蛛形纲(Arachnida)、蜘蛛目(Araneae)、并齿蛛科(Cybaeidae)、水蛛属(*Argyroneta*)^[10],是目前世界上唯一一种生活在水下的蜘蛛,是一种独特的水生生物。水蛛在水下的生活完全依赖由其分泌的蛛丝所构成的潜水钟(diving bell)。其独特的生活习性结合特别的生活环境使水蛛成为了一种十分特别的蜘蛛,对其气管形态进行观察研究并与其他类型的蜘蛛进行比较将有助于进一步了解水蛛在蜘蛛目的地位,并促进对蜘蛛适应环境能力的理解和认识。

本文对水蛛气管进行了初步的观察,并与其他3种常见蜘蛛,宁波熊蛛(*Arctosa ningboensis*)、广缕网蛛(*Psecrus senoculatus*)和大腹园蛛(*Araneus ventricosus*)的气管结构进行了比对,以期对国内蜘蛛气管研究方面的空白进行填充。

1 材料与方 法

1.1 样品采集与处理

水蛛标本于2011年8月、2012年7月和2013年5月采集自中国内蒙古、新疆等地,采用扫网法直接从水中捞出。其他用于比较的蜘蛛则来自西南大学蛛形学研究室,分别采自重庆缙云山、浙江天目山等地。

采集所得的活体样本均暂时放置于指管中,在指管中放入棉花并定时添加水以保持湿度。带回实验室后将水蛛置于装有水的瓶中饲养,瓶内放入短树枝以辅助蜘蛛进行蛛网的建造,并在蛛网建成后定期投喂稀有鮡鲫(*Gobiocypris rarus*)幼体。

1.2 蜘蛛气管的解剖与观察

剪断蜘蛛腹柄,在体视显微镜下用解剖剪及镊子分离蜘蛛腹部背面表皮,随后将蜘蛛腹部置于装有10%~20%氢氧化钾溶液的小烧杯中,将烧杯置于石棉网上用酒精灯加热5~10 min以去除外壳及表皮,加热后取出样品置于解剖镜下去除多余的腹部组织,对气管进行观察,并在显微

镜下拍照。

观察用的体式显微镜为Leica M205C体视显微镜,配备有专业的Leica DFC 450摄像头,拍照采用LAS软件(Leica Application Suite, Ver. 4.0)。采集的图像采用LAS软件或Helicon Focus(Ver. 3.1免费版)进行叠加处理。

2 结 果

在本实验中,共观察了水蛛、宁波熊蛛、广缕网蛛和大腹园蛛共4种蜘蛛的气管结构。

水蛛的气管位置靠前,接近书肺,同时气管两端均延伸出众多微气管,向前沿着蜘蛛腹柄延伸进入头胸部,向后则延伸至腹部中后端。在主气管和微气管之间没有行过渡功能的支气管(图版-1)。

宁波熊蛛气管呈简单的4管型,开口于纺器基部前端,远离书肺,并向蜘蛛腹柄处延伸,但气管并未延伸至头胸部。宁波熊蛛气管极细,4根气管的长短大致相同(图版-2)。广缕网蛛气管也呈4管型,开口于纺器基部前端,向蜘蛛腹柄处延伸,但并未延伸入头胸部,在解剖中并未能得到完整的气管,但通过观察,广缕网蛛气管形态与宁波熊蛛气管形态大致相同(图版-3,4)。

大腹园蛛气管同样呈4管型,开口于纺器基部前端,向蜘蛛腹柄延伸,也未延伸至头胸部。其中处于内侧的两根气管在末端有类似三角形薄片的结构,外侧的两根气管较内侧的两根长,并主要向外延伸(图版-5)。

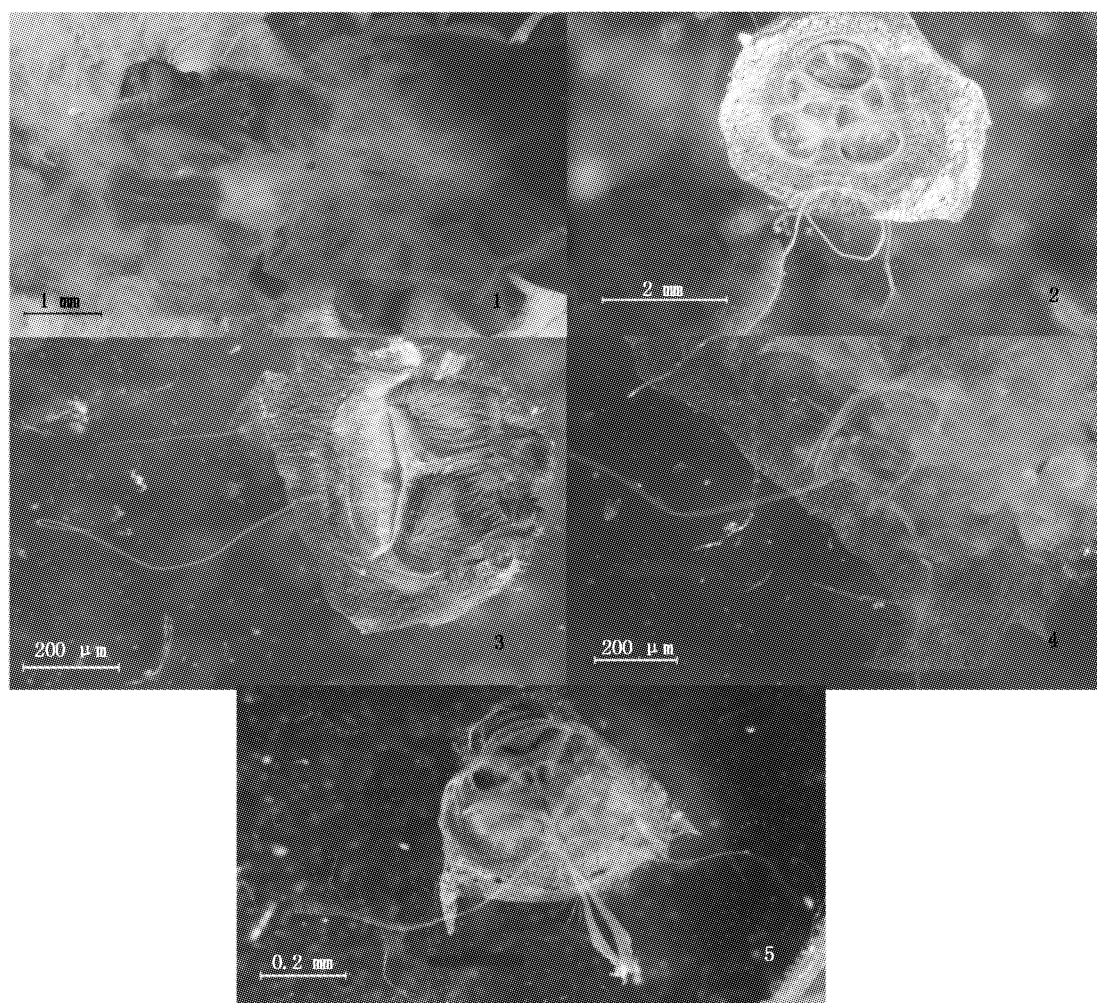
3 讨 论

3.1 4种蜘蛛气管的形态学比对

在以上4种蜘蛛中,水蛛的气管与其他3种蜘蛛有着明显的不同。

首先,气孔(气管开口)位置不同:水蛛的气孔位置靠前,接近生殖沟和书肺;而其他3种蜘蛛均开口于纺器基部前端。

其次,气管的基本结构模式不同:水蛛主气管前部延伸出的许多微支气管穿过腹柄一直延伸进入了水蛛头胸部,同时,主气管还向后发出许多微支气管(图版-1);其他3种蜘蛛的气管结构均相对简单,由两根中气管和两根侧气管组成,且其分布仅限于腹部。因此,水蛛的气管系统的复杂程度明显高于其他蜘蛛。



图版 4 种蜘蛛气管

Plate Four spiders' tracheal system

1. 水蛛(背面观); 2. 宁波熊蛛(背面观); 3. 广缕网蛛(腹面观); 4. 广缕网蛛(背面观); 5. 大腹园蛛(背面观)。

1. *A. aquatica* (dorsal view); 2. *A. ningboensis* (dorsal view); 3. *P. senoculatus* (ventral view); 4. *P. senoculatus* (dorsal view); 5. *A. ventricosus* (dorsal view).

再次,气管的形状也明显不同:水蛛的气管系统包括主气管(即中气管)和众多的微支气管,无侧气管。主气管为两条并排的圆柱形管道且明显骨化,其他种蜘蛛的气管结构均为简单的4管型。其中宁波熊蛛和广缕网蛛的气管最为相近,其差别在于前者较宽、后者较窄长;前者的气孔(气管开口)内部为相对较宽且矮的V字形气室,其向前分别发出两根中气管和两根侧气管,而后者的气室近小长方形,中气管自气室前端两角发出,而侧气管则自后端两角处发出(图版-2~4)。大腹园蛛的气管虽然与宁波熊蛛和广缕网蛛的气管相类似,但是也有自己的特点,其气

管整体延伸的形状与前两者不同,侧气管偏向外、而非向前延伸,内侧的中气管则并非管状,而是在气管的末端有扁平的三角状结构,推测可能在生活状态时气管应为不均匀管状,非扁平结构(图版-5)。

最后,水蛛气管的体积明显较其他蜘蛛大得多。水蛛是上述蜘蛛中主气管最粗壮的,微支气管长且多,体积明显大于其他蜘蛛(图1)。

3.2 水蛛气管结构与功能的关系探讨

在所观察的4种蜘蛛中,广缕网蛛和大腹园蛛均是结网蜘蛛,但前者相对原始;宁波熊蛛为狼蛛的一种,行游猎生活;而水蛛虽然结网,但是

通过观察,其生活习性偏向于游猎生活。水蛛在水下捕到猎物后,会将猎物带回其建造的钟形网——潜水钟中再食用。因此,虽然从结网的角度来说,水蛛可能偏向于缕网蛛和园蛛,但是从捕食习性出发,水蛛则更偏向于狼蛛,而通过观察,水蛛的气管形态远比这3种蜘蛛复杂(图1)。

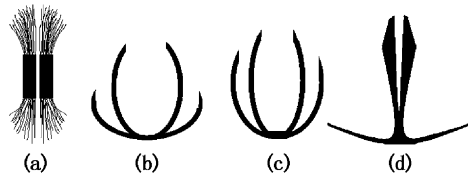


图1 4种蜘蛛的气管模式图

Fig.1 The pattern of the tracheal system of 4 spiders

(a)水蛛;(b)宁波熊蛛;(c)广缕网蛛;(d)大腹园蛛。

(a)*A. aquaticus*; (b)*A. ningboensis*; (c)*P. senoculatus*; (d)*A. ventricosus*.

从气管结构来看,水蛛已经为适应水下生活而进化出了在蜘蛛中独一无二的发达气管结构,而这一点恰恰可以与水蛛的生活习惯和其独特的生存环境有关。水蛛是目前世界上唯一终生都可生活在水下的蜘蛛,虽然其所处的小环境是其自制的潜水钟,但是水蛛所处的大环境依旧是在水下。水蛛的潜水钟里充满了空气,随着时间的流逝,潜水钟里的氧气会逐渐消耗,但是水蛛会反复往来于水面与潜水钟,利用包裹腹部的气泡和第四对步足进行空气的运输,并以此维持住潜水钟内的氧气浓度。当潜水钟内随着呼吸作用导致二氧化碳以及来自空气中的氮气的浓度上升至无法维持时,水蛛便会弃去这个潜水钟,再构建另外一个^[11]。水蛛的体型呈流线型,在水下运动时,腹部会被一层气泡所包裹,主要依赖4对步足的划动在水中游动、捕食。水蛛主要以水中的小鱼、小虾以及昆虫的幼虫为食,而水蛛在捕到猎物后,会将猎物带回潜水钟内直接进食,这点也与大部分陆生结网蜘蛛在猎物扑网后,对猎物先行用蛛丝缠绕再进食的习惯不同。

水蛛与众不同的生活环境、独树一帜的生活状态,导致水蛛为了维持生存所付出的运动量要远远大于陆生的结网蜘蛛。研究表明,蜘蛛的新陈代谢率不仅要超过一般昆虫,更是与本身书肺等呼吸系统的规模成正比^[2]。作为对书肺的补充和更新,气管在蜘蛛中也有着相应的重要地

位,而水蛛发达的气管构造,夸张的气管体积也证明了这一点。

在国内对水蛛的气管结构进行观察尚属首次,自国内首次发现水蛛以来,对水蛛的研究并没有得到很好的开展,一方面是因为水蛛的生境虽然简单,但不易被人类所发现,另一方面是因为国内对蜘蛛气管结构方面的研究较少,同时少量的研究基本都注重于通过气管结构,对蜘蛛进行分类,为传统的蜘蛛分类学提供从另一个角度出发的依据。因此,在蜘蛛气管结构的功能和起源等方面进行的研究不多。

通过对水蛛的研究,进一步展现了水蛛在蜘蛛类群中独特的地位,不仅仅是生活环境的不同,更是进化角度的不同。水蛛的祖先是如何从陆地潜入水下,目前依旧不得而知,但目前水蛛栖息地的环境正在逐步恶化、减少,在人们真正开始认识这种生物;意识到其独特之处之前,水蛛的生存现状已经不容乐观。在此希望能够通过本文对水蛛的研究,为人们意识到水蛛的重要性做出一点贡献,进而意识到保护环境的重要。

诚挚感谢重庆西南大学的张志升研究员为本项研究提供的便利,同时感谢王露雨等几位研究生在标本采集过程中的帮助。

参考文献:

- [1] BROMHALL C. Spider tracheal systems[J]. *Tissue and Cell*, 1987, 19(6): 793-807.
- [2] ANDERSON J F, PRESTWICH K N. Respiratory gas exchange in spiders[J]. *Physiological Zoology*, 1982, 55: 72-90.
- [3] CODDINGTON J A, LEVI H W. Systematics and evolution of spiders (Araneae)[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1991, 22(1): 565-592.
- [4] OPELL B D. The respiratory complementarity of spider book lung and tracheal systems[J]. *Journal of Morphology*, 1998, 236(1): 57-64.
- [5] ANDERSON J F. Metabolic rates in spiders[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1970, 33(1): 51-72.
- [6] SCHMITZ A. Tracheae in Spiders: Respiratory Organs for Special Functions [M]//*Spider Ecophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, 2013:29-39.
- [7] BURMESTER T. Evolution and adaptation of hemocyanin within spiders[M]// *Spider Ecophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, 2013:3-14.
- [8] RAMIREZ M J. Respiratory system morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae)

- [J]. *Journal of Arachnology*, 2000, 28(2): 149–157.
- [9] 张志升, 中国漏斗蛛科和暗蛛科的系统学研究(蛛形纲: 蜘蛛目)[D]. 石家庄: 河北大学, 2006.
- ZHANG Z S. Study on the Systematics of the Spider Families Agelenidae and Amaurobiidae from China (Arachnida: Araneae)[D]. Shijiazhuang: Hebei University, 2006.
- [10] PLATNICK N I. World spider catalog [EB/OL]. Bern: Natural History Museum Bern, 2014 [2013. 10. 28]. <http://wsc.nmbe.ch>.
- [11] SEYMOUR R S, HETZ S K. The diving bell and the spider: the physical gill of *Argyroneta aquatica*[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(13): 2175–2181.

Morphology and comparison of the tracheal system of water spider, *Argyroneta aquatica*

CAO Zheng, XUE Junzeng

(The Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 200136, China)

Abstract: The water spider (*Argyroneta aquatica*), is currently the world's only species inhabiting in water of streams, ponds, swamps and other water bodies and preying on small fishes, shrimps and insect larvae. It can be widely found in Palearctic area, including Europe and North of Asia. This paper observes the structure of tracheal systems in the water spider, and compared it with three common terrestrial spiders, *Arctosa ningboensis*, *Psecchrus senoculatus* and *Araneus ventricosus*. The trachea system of water spiders were found in the form of two cylinders, with many tiny tubes (tracheal) extending forwardly into the cephalothorax and backwardly into the mid and posterior parts of abdomen from the ends of the cylinders. Tracheal structures in others are constructed in four simple tubes. The complex structure of the water spider's tracheal systems has revealed a higher usage of the tracheal system, and indicates the water spider's metabolism and exercise level also exceeds the common terrestrial spiders. This paper not only observed and compared the water spider tracheal systems, but also discussed the relationship between the structure and function of the system. It revealed that highly complex tracheal system is an adaptation to the unique underwater environment, proved the importance of the tracheal system in spider evolution, and filled the blank of Chinese spider tracheal system study.

Key words: *Argyroneta aquatica*; morphology; tracheal system