

横纹金蛛捕食经验对其丝纤维力学行为与性能的影响

蒋平^① 吴丽华^② 江丽琴^③ 肖永红^① 廖信军^① 刘科^① 郭聪^{④*}

① 井冈山大学生命科学学院 生态环境与资源研究所 江西省生物多样性与生态工程重点实验室 吉安 343009; ② 井冈山大学商学院 吉安 343009; ③ 中山大学生命科学学院 广州 510275; ④ 生物资源与生态环境教育部重点实验室 四川大学生命科学学院 成都 610064

摘要: 蛛网是蜘蛛的捕食工具, 蛛网网丝的结构与性能不仅影响蜘蛛的捕食效率, 也关系着蜘蛛的捕食投入。本文利用单纤维电子强力仪研究横纹金蛛 (*Argiope bruennichi*) 室内捕食面包虫 (*Tenebrio molitor*) 时上前与返回捕食拖丝的力学性能以及捕食经验对圆网半径丝修补前后的力学性能的影响。结果表明, 与上前捕食拖丝相比, 返回捕食拖丝减小了弹性区的投入, 增加了屈服区和加强区的投入, 且返回时捕食拖丝更具柔韧性。整体而言, 与初始半径丝相比, 在未喂食面包虫的条件下, 网的半径修补丝增加了力学性能的投入; 而在喂食面包虫的条件下, 网的半径修补丝减少了力学性能的投入。所测试丝样中出现了两种类型的蛛丝力学行为: 一种为典型的蛛丝力学行为; 另外一种为似黏流性材料的力学行为, 其反映的是满足蛛丝耗散猎物或自身下降时动能的另外一种力学性能的策略。本研究表明蜘蛛能根据其捕食经验遵循 Cost-Benefit 原则对蜘蛛丝的力学性能进行调节, 从而调整捕食投入。

关键词: 横纹金蛛; 捕食经验; 捕食拖丝; 半径修补丝; 力学性能

中图分类号: Q495 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2014)04-587-10

Effect of the Prey Experience on Tensile Behavior and Properties of Silk Fiber from *Argiope bruennichi*

JIANG Ping^① WU Li-Hua^② JIANG Li-Qin^③ XIAO Yong-Hong^①
LIAO Xin-Jun^① LIU Ke^① GUO Cong^{④*}

① College of Life Sciences, Institute of Eco-environment and Resources, Jinggangshan University, Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Jiangxi Province, Ji'an 343009;

② Business College, Jinggangshan University, Ji'an 343009; ③ College of Life Sciences, Sun Yet-san University, Guangzhou 510275; ④ Key Laboratory of Bio-resources and Eco-environment, Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China

Abstract: Spider webs are used to capture prey, therefore the structure and mechanical properties of the webs can affect the efficiency of prey capture and foraging investment. Is there an effect of the prey experience on tensile behavior and properties of silk fiber? In this paper, tensile properties of forward and returning preying dragline silk and the effects of the predator experience on tensile properties of radius silk before and after

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31160420, 31060282, 30760041), 江西省自然科学基金项目 (No. 2010GQN120), 江西省科技厅青年科学家培养对象项目 (No. 20133BCB23022);

* 通讯作者, E-mail: guocong@gmail.com;

第一作者介绍 蒋平, 男, 副教授; 研究方向: 蜘蛛生物学; 天然动物蛋白纤维结构与性能; E-mail: jping412@aliyun.com。

收稿日期: 2013-09-20, **修回日期:** 2014-02-16

mending were examined and investigated using electric single-fiber tensile apparatus when *Argiope bruennichi* preyed on *Tenebrio molitor*. The data dealt with Spass 17.0. Fig. 1 and table 1 show that compared with forward preying dragline silk ($D_u = 12.2 \pm 2.5$ mm, $F_u = 5.12 \pm 0.53$ cN), returning preying dragline silk reduces investment in the elastic region and increases investment in the yield and hardening region ($D_u = 23.94 \pm 0.50$ mm, $F_u = 8.07 \pm 3.70$ cN, $P_D = 0.001 < 0.010$, $P_F = 0.242 > 0.050$), moreover returning preying dragline silk presents higher toughness. Fig. 2 and table 2 show that compared with initial radius silk ($D_u = 7.18$ mm, $F_u = 0.51$ cN), radius mending silk under no feeding *T. molitor* increases investment of tensile properties ($D_u = 9.73 \pm 0.94$ mm, $F_u = 3.37 \pm 0.85$ cN). However, radius mending silk under feeding *T. molitor* reduces investment of tensile properties (control silk: $D_u = 21.93$ mm, $F_u = 9.88$ cN, mending silk: $D_u = 18.47 \pm 3.43$ mm, $F_u = 3.01 \pm 1.40$ cN). In addition, Fig. 1 and 2 also demonstrate that two types of tensile behaviors present in tested samples of spider silk: one is the typical of tensile behavior similar to dragline silk; another one is the tensile behavior of material of the viscous flow, which reflects the tensile properties, is the strategy of another kind of materials. It can content with the demand that spider silk dissipate absorb kinetic energy of prey and spider itself when it fall down. This study shows that spider can adjust mechanical properties of spider silk according to its prey experience following cost-benefit principles in order to adjust prey inputs.

Key words: *Argiope bruennichi*; Prey experience; Prey dragline silk; Radius mending silk; Tensile behavior

纺丝是蜘蛛适应陆上生活的结果,是蜘蛛最重要的生物学特征。蜘蛛丝是一类天然动物蛋白纤维,其主要化学成分是甘氨酸、丙氨酸等多种氨基酸,具有优良的机械性能,如高强度、弹性、柔韧性和抗断裂性能等,以及比重小、耐紫外线、吸能、生物相容性好、生物可降解等特性,其优异的综合性能是包括蚕丝在内的天然纤维与合成纤维所无法比拟的(Gosline et al. 1986, Himan et al. 2000, Kubik 2002)。因此,蜘蛛丝具有广阔的应用前景(Buehler 2011)。对蛛丝的研究,除了科学理论上的需要外,其最终目的是为了更深入地认识和掌握蜘蛛丝的结构与性能之间的关系,以模仿蜘蛛液晶的拉丝技术与蛛丝特有的结构和性能生产出高性能纤维,这些仿制蛛丝纤维可广泛应用于人工关节、韧带、肌腱、肌肉等人造组织和器官的组织工程材料领域;医用缝合线、药物载体等医药领域(Grip 2008, Agnarsson et al. 2009, Lammel et al. 2010, Brown et al. 2011);高性能的丝纤维、条带和薄片、纺织、刺绣等材料的日常生活领域;武器装备的防护材料、防弹衣、降落伞等国防领域(Vollrath 2000, Grip 2008);高性能的导磁导电的新型丝纤维领域

(Mayes et al. 1998);太空服等航天航空领域(Vollrath 2000, Grip 2008)。

蜘蛛丝的结构和性能受很多因素的影响(Vollrath et al. 1997, Guinea et al. 2003),通常可把这些影响因子分为内因和外因两大类。其中,内因是蜘蛛自身存在的影响因素,包括基因、个体发育阶段和丝供应量等;外因是外界环境的影响因素,主要有温度、湿度、风、空间大小、食物状况、捕食者、杀虫剂和农药等人为因素等。也有很多因素影响蛛网的结构与性能(Vollrath et al. 1997),捕食经验对圆网结构影响(Herberstein et al. 1999, Venner et al. 2000)、网的损坏与捕食经验对结网位置选择的影响(Chmiel et al. 2000)、食物类型对园蛛(*Araneus diadematus*)圆网几何结构的影响(Schneider et al. 1998)、蜘蛛大小与体重对园蛛圆网结构的影响(Heiling et al. 1998, Herberstein et al. 1999, Venner et al. 2003)均有研究报道。其中捕食经验是属于影响蜘蛛行为的一种重要的近因微观进化因素,一直是进化生态学中研究的热点问题。国内外很少见捕食经验对蛛丝力学性能影响的报道。

由于横纹金蛛(*Argiope bruennichi*)属于较

易饲养的一种大型的农林蜘蛛,因此,本文采用电子单纤强力仪,对横纹金蛛上前捕食和返回捕食拖丝与半径丝修复前后的力学行为进行了初步的测试。以探究捕食经验对蜘蛛拖丝和半径丝力学性能的影响,进一步拓宽和加深人们对蜘蛛丝结构、力学行为和性能与生物学功能之间关系的认识和理解。

1 材料与方法

1.1 蜘蛛 于2012年8月在江西省井冈山国家级自然保护区捕捉成年雌性横纹金蛛15只,放入60 cm × 60 cm × 60 cm笼中,在开放的半自然的室内条件下饲养,本文选取7只成年雌性横纹金蛛作为实验对象。参照蒋平等(2011a)的方法饲养,将面包虫(*Tenebrio molitor*)幼虫直接放在雌蛛网上,饲养条件为(24 ± 2)℃,相对湿度50% ± 5%, L:D = 12:12(h)。

1.2 蜘蛛丝样品的制备

1.2.1 横纹金蛛捕食拖丝 使用面包虫直接在蛛网上喂食成年雌性横纹金蛛个体1和2,面包虫的位置距离网中心约30 ~ 40 cm,以保证蜘蛛上前捕食时纺出的拖丝足够长,便于获取丝样。当蜘蛛前去捕食时,会从尾部纺出拖丝。此时按住丝的开端,贴上标有时间和编码的标签纸,剪下此端,当蜘蛛到了取食位置时,在靠近蜘蛛纺器这端的拖丝也贴上标签,剪下拖丝,将其保存在黑色绒布板上备用。

1.2.2 横纹金蛛半径丝 用面包虫在蛛网下半部分靠近所取半径丝的扇形区喂食成年雌性横纹金蛛个体3和5,面包虫的位置离网中心保持约30 ~ 40 cm的距离。待蜘蛛来取食后,小心剪断所取半径丝(从中间去取,大约5 ~ 6 cm的半径丝)处两旁的螺旋丝,贴上标有时间和编码的标签纸,以做标记,剪下半径丝,每天观察和记录,且继续在靠近所取半径丝扇形区喂食,若此半径丝不修复则不取,修复则取,每次以开始取的第一根半径丝为后面修补半径丝的对照丝。另外,喂食成年雌性横纹金蛛个体4、6和7面包虫,在蛛网上半部分靠近

所取半径丝的扇形区喂食。方法与上述相同。

1.3 蜘蛛丝力学行为的测试 采用电子单纤强力仪(LLY-06B型,莱州市电子仪器有限公司)对横纹金蛛捕食拖丝和半径修复丝力学行为进行测试。测试方法参照蒋平等(2010a),测试条件:制作成2 cm纸框架,并将丝黏贴上去,待测试;夹持距20 mm,下降速度10 mm/min,温度20℃,湿度65%。

2 结果与分析

2.1 捕食拖丝力学行为分析 捕食拖丝出现了两种不同类型的力学行为曲线:第一种为典型的拖牵丝力学行为曲线(图1),如横纹金蛛上前捕食拖丝(图1a, c)与捕食拖丝(图1b, d),表现为较复杂的负荷-位移曲线,由初始的弹性区、屈服点、屈服区和加强区及断裂点组成。图1与表1表明,与横纹金蛛上前捕食拖丝相比,返回捕食拖丝的屈服点负荷和伸长率减小,即蜘蛛减少了弹性区的投入;在屈服区,蜘蛛增加了返回时捕食拖丝的伸长投入,却降低了负荷投入,使拖丝更晚进入加强区;在加强区,返回时捕食拖丝的断裂点负荷和断裂点伸长率都高于上前时的捕食拖丝,拉伸单位长度所需的负荷小于上前时的捕食拖丝,返回捕食拖丝增加了在加强区的投入,即返回捕食拖丝拉至断裂时外力做功更多,即断裂能大,使之更具柔韧性,发生脆性断裂的可能性越小。第二种为似黏流动性材料的力学行为,如图1a、c的返回捕食拖丝,此类返回捕食拖丝不能用弹性区、屈服点和屈服区等第一种力学行为曲线来界定。从其力学行为曲线上看,其单位伸长所需负荷明显小于具有第一种力学行为的捕食拖丝;其断裂点负荷和断裂点伸长率均大于上前时的捕食拖丝。

2.2 半径修补丝力学行为分析 半径丝及其修补丝与捕食拖丝相似,也出现了两种不同类型的力学行为曲线(图2):第一种为典型的纺自大壶状腺拖牵丝的力学行为(图2g, h),且这种横纹金蛛半径修补丝的负荷-位移曲线的弹性区伸长率十分小;第二种力学行为曲线,

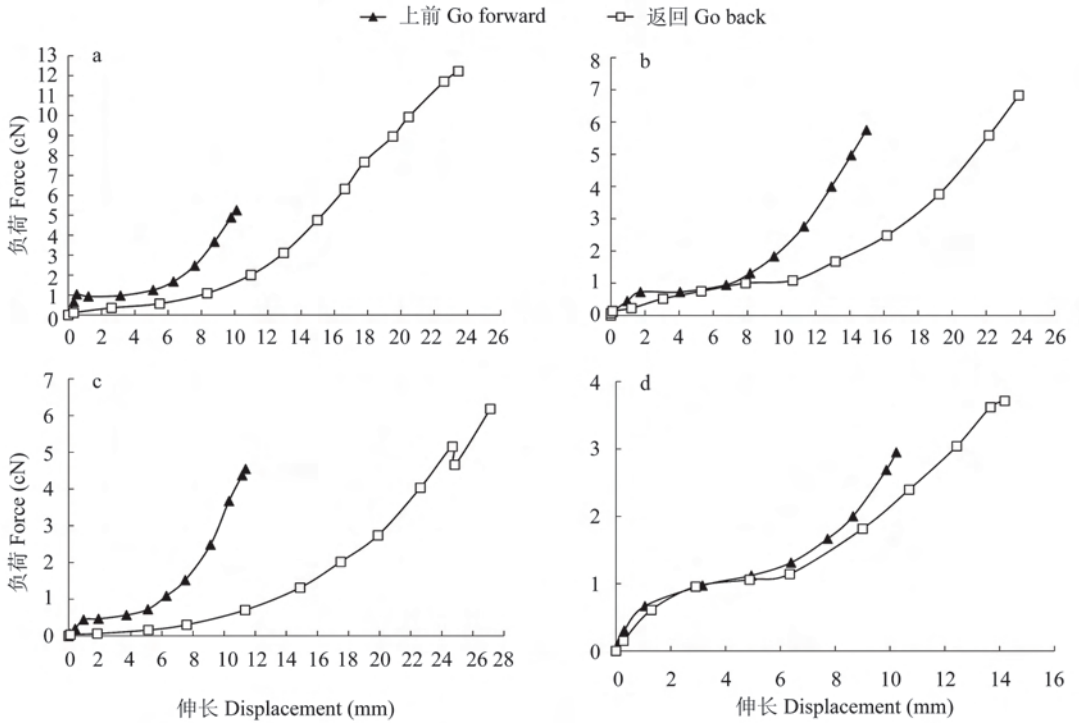


图 1 横纹金蛛上前与返回捕食拖丝力学拉伸行为

Fig. 1 Tensile behavior of prey dragline silk from *Argiope bruennichi*

- a. 个体 1 第一次捕食拖丝; b. 个体 1 第二次捕食拖丝; c. 个体 1 第三次捕食拖丝; d. 个体 2 第一次捕食拖丝。
 a. Individual 1, for the first time for preying; b. Individual 1, for the second time for preying; c. Individual 1, for the third time for preying; d. Individual 2, for the first time for preying.

如图 2b ~ f 的大部分曲线, 没有弹性区与屈服区之分。分析表 2 数据和负荷-位移曲线, 未喂食条件下的蜘蛛半径修补丝一般具有弹性区, 与典型的拖牵丝的力学行为相似, 同时更早的进入加强区; 在加强区, 蜘蛛半径修补丝伸长单位长度所需的负荷大于修补前的半径丝, 即蜘蛛增加了修补丝加强区的投入; 而修补前的半径丝一般表现为第二种似黏流性材料的力学行为。喂食后的蜘蛛修补半径丝较修补前对照丝更晚进入加强区; 修补丝的断裂点负荷和伸长普遍低于修补前对照丝, 且半径修补丝伸长单位长度所需的负荷也小于修补前对照丝, 即蜘蛛在修补时, 降低了丝纤维力学性能投入。另外, 实验结果也存在个别差异, 如 6 号蜘蛛喂食条件下半径丝的第二次修补, 蜘蛛增加了加强区力学性能的投入, 但第一次修补, 却减少了在加强区力学性能的投入(图

2e); 7 号蜘蛛喂食条件下半径丝第一次修补, 蜘蛛增加了在加强区的力学性能的投入, 但第二次修补, 蜘蛛减小了在加强区的力学性能的投入(图 2g), 7 号蜘蛛未喂食条件减少了修补半径丝力学性能的投入(图 2h)。

3 讨论

蜘蛛丝是一种半结晶的高分子聚合物, 含有结晶相和非结晶相。结晶相主要由多聚丙氨酸[缩写(A)_n]或甘氨酸-丙氨酸[缩写(GA)_n]氨基酸基序构成的沿丝纤维长轴方向排列的反平行 β-折叠构成; 肽链分子间相互以氢键结合, 形成排列整齐、密集的片层结构, 分子间作用力很大, 赋予了蜘蛛丝以高强度和高模量; 非结晶相是由无定型结构和微孔(Frische et al. 1998)构成, β-折叠片层之间的富含甘氨酸的(甘氨酸-甘氨酸-任意氨基酸)_n[缩写

表 1 横纹金蛛捕食拖丝屈服点与断裂点力学性能参数
Table 1 Force and elongation of preying dragline silk of *Argiope bruennichi* at elastic limit and breaking point

捕食拖牵丝 Preying dragline silk		力学性能参数 Tensile parameter					
		屈服点伸长 D_p (mm)	屈服点伸长率 ε_p (%)	屈服点负荷 F_p (cN)	断裂点伸长 D_u (mm)	断裂点伸长率 ε_u (%)	断裂点负荷 F_u (cN)
个体 1 Individual one	上前 Forward	0.51	2.55	1.04	10.12	50.61	5.25
	返回 Return	—	—	—	23.45	11.73	12.23
	上前 Forward	1.73	8.66	0.73	14.98	74.90	5.57
	返回 Return	0.10	0.50	0.14	23.91	119.54	6.83
	上前 Forward	0.96	4.81	0.44	11.38	56.92	4.54
	返回 Return	—	—	—	24.45	123.45	5.16
个体 2 Individual two	上前 Forward	1.06	5.29	0.67	10.23	51.15	2.95
	返回 Return	1.29	6.46	0.61	14.19	70.94	3.72

“—”表示曲线没有弹性区,不具有此项力学性能参数。“—”means that there is no elastic region, and no Tensile parameter.

D_p : Displacement at the proportional limit; ε_p : Strain at the proportional limit; F_p : Force at the proportional limit; D_u :

Displacement at breaking; ε_u : Strain at breaking; F_u : Force at breaking.

(GGX)_n]或(甘氨酸-脯氨酸甘氨酸-任意氨基酸-任意氨基酸)_n[缩写(GPGXX)_n]或(甘氨酸-脯氨酸甘氨酸-谷氨酰胺-谷氨酰胺)_n[缩写(GPGQQ)_n]基序构成了无定型区。(GGX)_n基序可能形成 3_{10} 螺旋结构,而(GPGXX)_n或(GPGQQ)_n基序形成类似 β 转角的弹性螺旋结构(van Beek et al. 1999, Hayashi et al. 1999),这些结构赋予了蜘蛛丝良好的延展性和弹性。由于蜘蛛丝是为蜘蛛的生存与繁殖设计的,因此其特有的结构和性能与它的生物学功能密切相关(Vollrath 1992, 2000)蜘蛛丝,如蜘蛛拖牵丝(蒋平等 2011b)典型的力学行为曲线:一般由初始的弹性区(直线部分)、屈服点、屈服区(平稳或上凹曲线段)和加强区(几近直线的上扬部分)及断裂点组成。物理中对力学性能的基本解释为:“弹性部分(杨氏模量区)”意味着分子链(段)在拉伸时键长和键角的变化和随之产生的应力,撤销拉伸后可回复;而“屈服”则是当键长和键角的变化不足以对付

应变时,开始(屈服点)产生了分子链间的滑移(在屈服区会由别的蛋白二级结构转变成 β -折叠);过了屈服区,进入加强区 β -折叠继续拉伸直至分子键断裂(Garrido et al. 2002, 杨湧等 2001)。此外,蜘蛛丝还存在另一种力学行为曲线,由于此种蛛丝非常柔软如螺旋捕丝(Gosline et al. 1999, Vollrath 2000)、在水中测量的蜘蛛大壶状腺丝、超收缩的大壶状腺丝(Guinea et al. 2005)以及橡胶等的分子链间的相互作用力非常弱(通常处于黏流态或有小分子增塑等),材料在被拉伸的初期就出现了分子链的相对滑移,即会产生这种似黏流态性质材料的负荷-位移曲线,对此类材料的力学行为不可用弹性区、屈服区和屈服点等来界定区分,本文将其称为第二种力学行为曲线。

蒋平等(2010c)对悦目金蛛(*A. amoena*)捕食拖丝与半径丝的超微形貌结构研究表明,有的捕食拖丝与半径丝除了含有大直径的大壶状腺丝以外,还含有可能纺自小壶状腺的小直

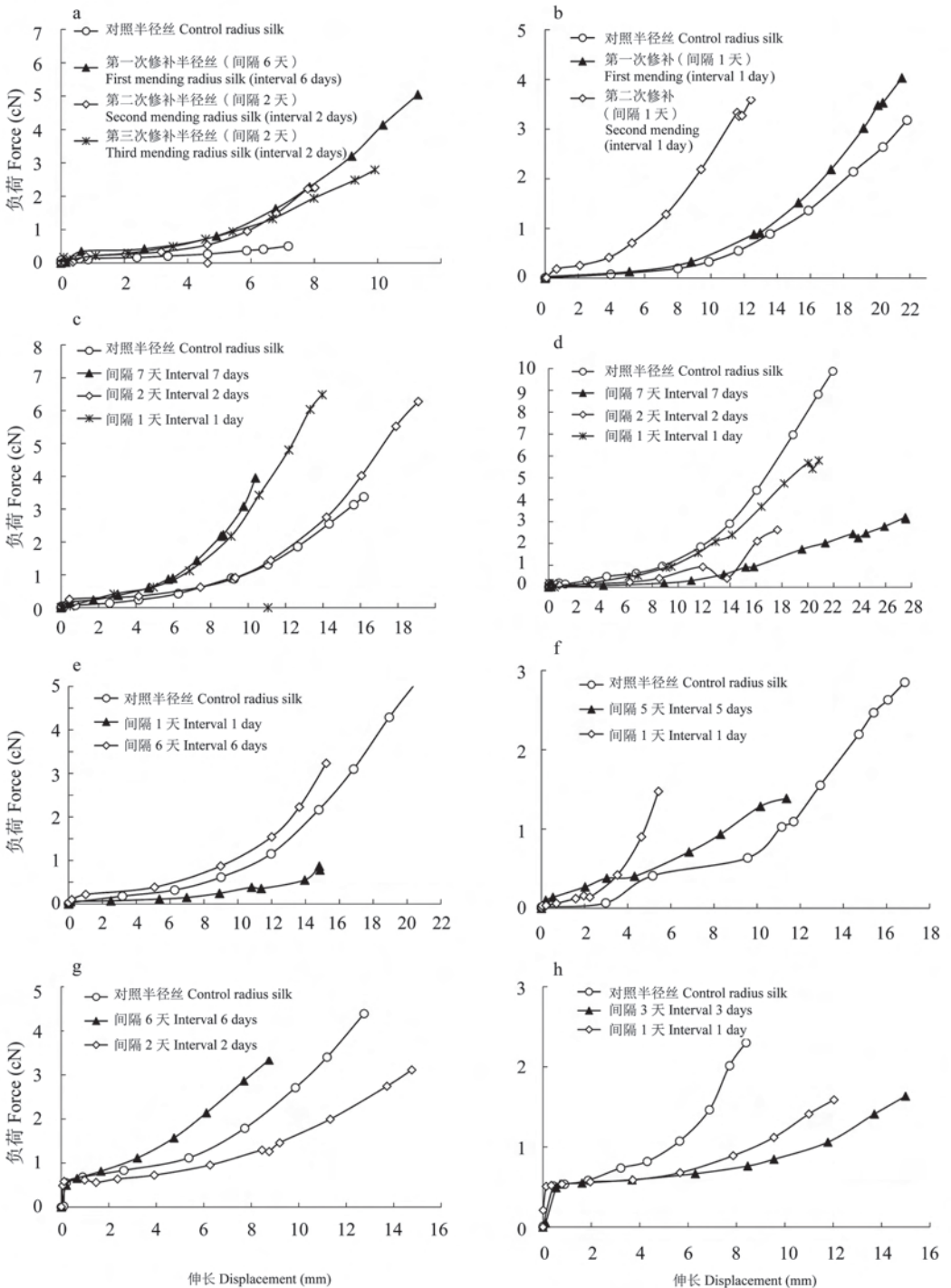


图 2 横纹金蛛圆网修复半径丝的力学拉伸行为

Fig. 2 Tensile behavior of mending radius silk of orb web of *Argiope bruennichi*

a. 个体 3 圆网上半部分半径丝, 未喂食; b. 个体 4 圆网下半部分半径丝, 未喂食; c. 个体 5 圆网上半部分半径丝, 未喂食; d. 个体 5 圆网下半部分半径丝, 喂食; e. 个体 6 圆网上半部分半径丝, 喂食; f. 个体 6 圆网下半部分半径丝, 未喂食; g. 个体 7 圆网上半部分半径丝, 喂食; h. 个体 7 圆网下半部分半径丝, 喂食。
 a. Up half web of individual 3 under no feeding; b. Down half web of individual 4 under no feeding; c. Up half web of individual 5 under no feeding; d. Down half web of individual 5 under feeding; e. Up half web of individual 6 under feeding; f. Down half web of individual 6 under no feeding; g. Up half web of individual 7 under feeding; h. Down half web of individual 7 under no feeding.

表2 横纹金蛛圆网半径修补丝屈服点与断裂点力学性能参数
 Table 2 Force and elongation of radius mending silk of *Argiope bruennichi*
 at elastic limit and breaking point

圆网半径丝 Radius silk		力学性能参数 Ensil parameter					
		屈服点伸长 D_p (mm)	屈服点伸长率 ε_p (%)	屈服点负荷 F_p (cN)	断裂点伸长 D_u (mm)	断裂点伸长率 ε_u (%)	断裂点负荷 F_u (cN)
个体3圆网上半部分(未喂食) Up half web of individual 3 (No feeding)	对照丝 Control	0.004	0.020	0.081	7.176	35.880	0.506
	修复丝 Mending	0.51 ± 0.22	2.55 ± 1.10	0.24 ± 0.05	9.73 ± 0.94	48.65 ± 4.70	3.37 ± 0.85
个体4圆网下半部分(未喂食) Down half web of individual 4 (No feeding)	对照丝 Control	—	—	—	21.829	109.145	3.179
	第一次修补 First mending	—	—	—	21.517	107.585	4.030
	第二次修补 Second mending	0.693	3.465	0.186	12.413	62.065	3.591
个体5圆网上半部分(未喂食) Up half web of individual 5 (No feeding)	对照丝 Control	—	—	—	16.180	80.900	3.375
	修复丝 Mending	0.32 ± 0.13	1.60 ± 0.65	0.15 ± 0.70	14.48 ± 2.53	72.4 ± 12.65	5.57 ± 0.81
个体5圆网下半部分(喂食) Down half web of individual 5 (Feeding)	对照丝 Control	0.061	0.305	0.172	21.930	109.650	9.877
	修复丝 Mending	—	—	—	18.47 ± 3.43	92.35 ± 17.15	3.01 ± 1.40
个体6圆网上半部分(喂食) Up half web of individual 6 (Feeding)	对照丝 Control	—	—	—	20.370	101.850	5.008
	第一次修补 First mending	0.122	0.610	0.055	14.811	74.055	0.868
	第二次修补 Second mending	1.013	5.065	0.218	15.222	76.110	3.233
个体6圆网下半部分(未喂食) Down half web of individual 6 (No feeding)	对照丝 Control	—	—	—	16.848	84.240	2.852
	第一次修补 First mending	0.001	0.005	0.100	11.363	56.815	1.386
	第二次修补 Second mending	0.030	0.150	0.032	5.426	27.130	1.475
个体7圆网上半部分(喂食) Up half web of individual 7 (Feeding)	对照丝 Control	0.209	1.045	0.553	12.752	63.760	4.389
	第一次修补 First mending	0.095	0.475	0.496	8.748	43.740	3.335
	第二次修补 Second mending	0.121	0.605	0.583	14.760	73.800	3.113
个体7圆网下半部分(未喂食) Down half web of individual 7 (No feeding)	对照丝 Control	0.001	0.005	0.512	8.397	41.985	2.300
	第一次修补 First mending	0.144	0.720	0.536	14.990	74.950	1.633
	第二次修补 Second mending	0.086	0.430	0.520	12.033	60.165	1.588

“—”表示曲线没有弹性区,不具有此项力学性能参数。“—” means that there is no elastic region, and no tensile parameter.

D_p . Displacement at the proportional limit; ε_p . Strain at the proportional limit; F_p . Force at the proportional limit; D_u . Displacement at breaking; ε_u . Strain at breaking; F_u . Force at breaking.

径丝纤维。即悦目金蛛捕食拖丝与半径丝在丝纤维种类和直径出现不同的组合。由此,从本

文研究的横纹金蛛捕食拖丝与半径丝所呈现出来的两种力学行为可以推断,它们与悦目金蛛

捕食拖丝和半径丝一样,在丝纤维种类和直径方面出现不同的组合。如图 2f,对照半径丝力学行为曲线明显为不同丝腺纺出的丝纤维之间组合成的纤维的复合曲线。这种自然条件下纺自不同腺体的蛛丝纤维复合前后的力学行为变化还有待进一步深入研究。由于蜘蛛捕食时捆绑猎物使用的葡萄状腺细丝表现为第一种力学行为曲线(Hayashi et al. 2004),所以可以排除这种复合曲线是由于捕食后残留导致的。这种返回捕食复合拖丝纤维是否是一种捕食后残留的其他丝腺丝纤维还需要进一步确认。表现为第二种力学行为曲线的丝样品究竟是从哪一种丝腺体纺出有待进一步研究确认。

从蛛丝微观进化的角度分析,导致捕食拖丝上前与返回时力学性能变化的原因可能有以下几个方面:首先蜘蛛上前捕食时纺丝速度大于沿半径丝返回时的速度。纺丝速度是影响蛛丝力学性能的一个重要因素,纺丝速度增大会使延伸率降低;断裂能增大;初始模量增大(Vollrath 1999)。其次是在网的下半部分的蜘蛛个体向上返回网中央时,要克服重力向上做功(Heiling et al. 1998, Herberstein et al. 1999),若此时蜘蛛掉落,拖丝不仅要承受蜘蛛自身重量,还要能承受蜘蛛向下的加速度产生的力。蜘蛛可能会携带猎物回网中央,使返回拖丝还要能承受猎物的重量。

导致横纹金蛛半径丝修复前后力学性能变化的原因是蜘蛛对圆网半径丝被破坏的经验判断,即捕食经验,有无喂食会导致蜘蛛在此处有或无成功捕食的经验,从而改变蜘蛛丝的性能来改变在丝纤维方面的捕食投入与策略。如果在没有成功捕食到猎物的情况下,半径丝被取走,圆网的扇面被破坏,蜘蛛可能会认为是由于半径丝力学性能不够好被破坏导致猎物逃走,或者在最初几次喂食的情况下,蜘蛛为了增加下次的捕食成功率和捕食量,这两种情况都可能使蜘蛛在修补时加强此处半径丝的力学性能,如加大对加强区的投入,增大半径丝的断裂负载,防止猎物跑掉,如 3~5 号蜘蛛(图 2a~c)和 7 号蜘蛛喂食条件下第一次半径修补

丝的变化情况(图 2g);若蜘蛛在实验的扇面总是能捕食到猎物,那么即使扇面的半径丝被取走破坏,那么蜘蛛也可能会认为此处网的破坏不会影响其成功捕食猎物,在修补时蜘蛛就会降低此处半径丝的力学性能,以降低此处的捕食投入,减少自身消耗,如 5 号蜘蛛喂食条件下半径修补丝的变化情况(图 2d)和 6 号蜘蛛喂食条件下第一次半径修补丝的变化情况(图 2e);但蜘蛛丝性能还受其他因素影响,若蜘蛛认为是由于非猎物因素影响使网受损,且在此处一直没有捕食到猎物,那么蜘蛛在修补时也可能降低此处半径丝的力学性能,降低此条件下的投入,减少自身消耗,如 6 号蜘蛛未喂食条件下第一次半径修补丝的变化情况(图 2f)和 7 号蜘蛛在未喂食条件下半径修补丝的变化情况(图 2h)。此外,蜘蛛修补网的上半部分的半径丝需要克服自身体重做功(Heiling et al. 1998, Herberstein et al. 1999, Venner et al. 2003)。因此,网上半部分修补半径丝的力学性能也要受到这一因素的影响。各种因素综合在一起,也可能出现先增加对丝纤维力学性能的投入,随后又减少其投入,如图 2g;或者反过来,如图 2e。即本研究中所有半径丝在修补前后力学性能的变化都符合 Cost-Benefit 原则。

本研究返回捕食拖丝与半径修补丝中都出现了第二种力学行为曲线,具有这种力学行为的丝纤维没有进行简谐振动,能更快地耗散猎物和蜘蛛自身下落时的动能,可防止猎物通过简谐振动挣脱网的束缚而逃跑,也可使蜘蛛身体能更早地稳定下来,有助于蜘蛛躲避敌害。这可能也是蜘蛛采用的一种丝纤维的力学性能策略。但本研究样本量较小,因此,需要增加样本量重复上述实验,以确定该实验现象和结果。此外,导致自然蜘蛛丝具有这种力学行为和性能分子机制尚不清楚,即这些蛛丝纤维蛋白的氨基酸组成及一级、二级甚至三级结构是怎样的,从而使其具有这样的力学性能,适应其各自不同的生物学功能和生态对策。

蒋平等(2011b)提出蜘蛛丝具有力学性能

策略以满足其瞬时的生物学功能的需要,其主要表现在以下三个方面:断裂能在应力-应变曲线的弹性区、屈服区和加强区的权衡;不同力学性能参数之间的权衡,如伸长和荷载、断裂强度和延展性等参数之间的权衡;不同丝腺纺出的丝纤维之间的组合。蜘蛛可通过两种基本的方式调节蛛丝的机械性能,以实现其不同的策略。第一种为改变蛛丝的分子组成与结构,影响因素有丝腺种类(即丝心蛋白种类)、纺丝速度、纺丝温度、纺丝湿度、纺丝介质、食物等(Casem et al. 1999, Craig et al. 2000, Vollrath 2000, Elices et al. 2005, Liu et al. 2005),如卵袋框丝与卵袋内层丝的丝心蛋白种类、氨基酸组成与蛋白二级结构有很大的不同(Casem et al. 1999, 蒋平等 2010a, b, 2011a, b)。即使是同一丝腺纺出的丝纤维的氨基酸组成与蛋白结构也有不同(Casem et al. 1999),如大壶状腺至少含有两种上皮细胞,分别分泌 MaSp1 与 MaSp2 这两种丝心蛋白家族成员, MaSp1 不含脯氨酸, MaSp2 富含脯氨酸,当 MaSp2 流经大壶状腺膨大区时, MaSp1 分泌出来与 MaSp2 以不同比例混合流经导管至纺管最后纺出,通过这种机制,蜘蛛可以在一定范围内调节蛛丝的氨基酸组成、蛋白二级结构(Dicko et al. 2004),进而调节其力学性能。第二种方式为改变丝纤维的直径大小(即尺寸效应)。若在弹性区与加强区断裂能所占百分比比较高,但其延展性较差,通过此种策略有利于承受较大外力的冲击,如典型的拖牵丝。若有一个平缓且宽的屈服区,并且在屈服区的断裂能所占百分比也较高,增加了对屈服区的投入,延展性很好,如蜘蛛圆网铆钉丝(蒋平等 2011b)与本研究中的一些捕食拖牵丝和圆网半径丝;或者采用具有似黏流态性质力学行为的丝纤维,如捕食螺旋丝、本研究中的一些捕食拖牵丝、修补半径丝,通过此种策略加大其韧性的投入,以利于蛛丝对外力的缓冲作用与对动能的耗散。本研究出现的具有两种力学行为的蛛丝纤维也符合上述的力学性能策略。

参 考 文 献

- Agnarsson I, Dhinojwala A, Sahni V, et al. 2009. Spider silk as a novel high performance biomimetic muscle driven by humidity. *Journal of Experimental Biology*, 212(13): 1990 - 1994.
- Brown C P, Rosei F, Traversa E, et al. 2011. Spider silk as a load bearing biomaterial: tailoring mechanical properties via structural modifications. *Nanoscale*, 3(3): 870 - 876.
- Buehler M J. 2011. Multiscale aspects of mechanical properties of biological materials. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 4(2): 125 - 127.
- Casem M L, Turner D, Houchin K. 1999. Protein and amino acid composition of silks from the cob weaver, *Latrodectus hesperus* (black widow). *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 103 - 108.
- Chmiel K, Herberstein M E, Elgar M A. 2000. Web damage and feeding experience influence web site tenacity in the orb-web spider *Argiope keyserlingi* Karsch. *Animal Behaviour*, 60(6): 821 - 826.
- Craig C L, Riekel C, Herberstein M E, et al. 2000. Evidence for diet effects on the composition of silk proteins produced by spiders. *Molecular Biology and Evolution*, 17(12): 1904 - 1913.
- Dicko C, Vollrath F, Kenney J M. 2004. Spider silk protein refolding is controlled by changing Ph. *Biomacromolecules*, 5(3): 704 - 710.
- Elices M, Guinea G V, Pérez-Rigueiro J, et al. 2005. Finding inspiration in argiope trifasciata spider silk fibers. *Journal of Materials*, 57(2): 60 - 66.
- Frische S, Maunsbach A B, Vollrath F. 1998. Elongate cavities and skin-core structure in *Nephila* spider silk observed by electron microscopy. *Journal of Microscopy*, 189(1): 64 - 70.
- Garrido M A, Elices M, Viney C, et al. 2002. The variability and interdependence of spider drag line tensile properties. *Polymer*, 43(16): 4495 - 4502.
- Gosline J M, Demont M E, Denny M W. 1986. The structure and properties of spider silk. *Endeavour*, 10(1): 37 - 43.
- Gosline J M, Guerette P A, Ortlepp C S, et al. 1999. The mechanical design of spider silks: from fibroin sequence to mechanical function. *Journal of Experimental Biology*, 202(23): 3295 - 3303.
- Grip S. 2008. Artificial Spider Silk: Recombinant Production and Determinants for Fiber Formation. Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences.
- Guinea G V, Elices M, Pérez-Rigueiro J, et al. 2003. Self-

- tightening of spider silk fibers induced by moisture. *Polymer*, 44(19): 5785 – 5788.
- Guinea G V, Elices M, Pérez-Rigueiro J, et al. 2005. Stretching of supercontracted fibers: a link between spinning and the variability of spider silk. *Journal of Experimental Biology*, 208(1): 25 – 30.
- Hayashi C Y, Shipley N H, Lewis R V. 1999. Hypotheses that correlate the sequence, structure, and mechanical properties of spider silk proteins. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 271 – 275.
- Hayashi C Y, Blackledge T A, Lewis R V. 2004. Molecular and Mechanical Characterization of Aciniform Silk: Uniformity of Iterated Sequence Modules in a novel member of the spider silk Fibroin gene family. *Molecular Biology and Evolution*, 21(10): 1950 – 1959.
- Heiling A M, Herberstein M E. 1998. The web of *Nuctenea sclopetaria* (Araneae, Araneidae): Relationship between body size and web design. *Journal of Arachnology*, 26(1): 91 – 96.
- Herberstein M E, Heiling A M. 1999. Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints? *Animal Behaviour*, 58(6): 1241 – 1246.
- Himan M B, Jones J A, Lewis R V. 2000. Synthetic spider silk: a modular fiber. *Trends in Biotechnology*, 18(9): 374 – 379.
- Kubik S. 2002. High-performance fibers from spider silk. *Angewandte Chemie International Edition*, 41(15): 2721 – 2723.
- Lammel A S, Hu X, Park S H, et al. 2010. Controlling silk fibroin particle features for drug delivery. *Biomaterials*, 31(16): 4583 – 4591.
- Liu Y, Shao Z Z, Vollrath F. 2005. Extended wet-spinning can modify spider silk properties. *Chemical Communications*, 21(19): 2489 – 2491.
- Mayes E L, Mann S, Vollrath F. 1998. Fabrication of magnetic spider silk and other silk-fiber composites using inorganic nanoparticles. *Advanced Material*, 10(10): 801 – 805.
- Schneider J M, Vollrath F. 1998. The effect of prey type on the geometry of the capture web of *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften*, 85(8): 391 – 394.
- van Beek J D, Kümmerlen J, Vollrath F, et al. 1999. Supercontracted spider dragline silk: a solid-state NMR study of the local structure. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 173 – 178.
- Venner S, Bel-Venner M C, Pasquet A, et al. 2003. Body-mass-dependent cost of web-building behavior in an orb weaving spider, *Zygiella x-notata*. *Naturwissenschaften*, 90(6): 269 – 272.
- Venner S, Pasquet A, Leborgne R. 2000. Web-building behaviour in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: influence of experience. *Animal Behaviour*, 59(3): 603 – 611.
- Vollrath F. 1992. Spider webs and silk. *Scientific American*, 266(3): 70 – 76.
- Vollrath F. 1999. Biology of spider silk. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 81 – 88.
- Vollrath F. 2000. Strength and structure of spiders' silks. *Journal of Biotechnology*, 74(2): 67 – 83.
- Vollrath F, Downes M, Krackow S. 1997. Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiology & Behavior*, 62(4): 735 – 743.
- 蒋平, 刘辉芬, 肖永红, 等. 2010c. 棒络新妇和悦目金蛛拖丝超微结构与力学行为. *四川动物*, 29(1): 1 – 6.
- 蒋平, 吕太勇, 肖永红, 等. 2010a. 悦目金蛛和棒络新妇卵袋丝物理化学结构表征及其力学性能研究. *生物物理学报*, 26(2): 149 – 163.
- 蒋平, 吕太勇, 肖永红, 等. 2011a. 横纹金蛛卵袋结构与纤维组成. *动物学杂志*, 46(4): 92 – 101.
- 蒋平, 吕太勇, 肖永红, 等. 2011b. 三种不同功能蛛丝的超微结构与拉伸力学行为. *材料科学与工程学报*, 29(5): 734 – 741.
- 蒋平, 吴梦玲, 肖永红, 等. 2010b. 棒络新妇卵袋丝氨基酸组成及其力学行为. *纺织学报*, 31(5): 1 – 5, 14.
- 杨湧, 陈新, 周平, 等. 2001. 不同温度下桑蚕丝的力学性能. *高等学校化学学报*, 22(9): 1592 – 1596.