

蜘蛛丝的组成结构与生物学功能

蒋平^① 吴丽华^② 江丽琴^③ 肖永红^① 廖信军^① 刘科科^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: 蜘蛛是纺丝种类最多的一种节肢动物, 目前共发现其有 8 种丝腺, 各纺出具有不同生物学功能的丝纤维, 可分别用于织网、捕食、逃避、扩散、织制卵袋等行为活动。蜘蛛丝是一种天然的动物蛋白纤维, 是随蜘蛛 4 亿年进化的结果, 也是为蜘蛛的生存与繁殖所设计的, 蜘蛛的适应与进化使蜘蛛丝具有多样化的生物学功能。但蜘蛛不是唯一能纺丝的节肢动物, 除蛛形纲物种以外, 还有其他很多节肢动物, 如昆虫纲和多足纲的动物都有具有丝腺, 能纺出一种或多种丝蛋白纤维。本文将以昆虫作为比较来概述蜘蛛丝腺的起源与种类, 蜘蛛丝的种类和丝腺来源、化学组成、结构、种类与其生物学功能。

关键词: 蜘蛛丝; 组成; 结构; 生物学功能

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2014)05-778-14

Composition, Structure and Biological Functions of Spider Silk

JIANG Ping^① WU Li-Hua^② JIANG Li-Qin^③ XIAO Yong-Hong^① LIAO Xin-Jun^①
LIU Ke-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 is one kind of the most spinning silk arthropods. Currently there are 8 kinds of silk glands discovered, each with different biological functions, which are used for some behavior activities of weaving nets, predation, escape, dispersal, woven eggs etc. Spider silk is a natural animal protein fiber, the result of 400 million years evolution of the spider, and it is also designed for the survival and reproduction of the spider. Adaptation and evolution of spider silk make itself have a variety of biological functions. But spider is not the only spinning arthropod. Besides animal of Arachnids, there are many other arthropods, such as animal of *Insecta* and *Myriapoda*, also have silk glands which can spin one or more kinds of silk protein fiber. Compared with insect, this paper will summarize the origin and types of spider silk gland, the composition, structure and varieties of spider silk fiber and their biological functions.

Key words: Spider silk; Composition; Structure; Biological functions

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@gmail.com。

收稿日期: 2013-10-20, **修回日期:** 2014-03-04

1 国内外研究现状

蜘蛛丝是一种天然的高分子动物蛋白纤维,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, Hinman et al. 2000, Kubik 2002)。蜘蛛丝优良的性能引起了世界各国科学家的兴趣和关注,人们对蜘蛛丝的研究除了科学理论上的需要外,其最终目的是更深入地认识和掌握蜘蛛丝的结构与性能之间的关系,以便模仿其特有的结构来制造符合人们各种需求的功能纤维(Viney 2004),这些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)。蜘蛛丝具有广阔的应用前景(Buehler 2011),已有研究表明,蜘蛛丝在氨基酸组成、蛋白亚基组成、结构、机械性能和生物学功能上都具有多样性(Vollrath 2000, Gatesy et al. 2001, Tian et al. 2006, Vasanthavada et al. 2007, Mattina et al. 2008, Blasingame et al. 2009),蜘蛛丝已成为一种研究纤维材料结构、性能与功能之间关系的良好模式纤维。人们运用生物学、材料学、蛋白质化学等技术手段对少数几个模式种蜘蛛的大壶状腺丝纤维进行了大量研究,如红斑寇蛛即黑寡妇(*Latrodectus hesperus*)、络新妇属蜘蛛(*Nephila*)、大腹园蛛(*Araneus ventricosus*)、十字园蛛(*A. diadematus*)、三带金蛛(*Agiopie trifasciata*),包括蛛丝的蛋白基因结构与表达(Hayashi et al. 2004, Hu et al. 2006)、氨基酸

组成及序列(Savage et al. 2008)、丝心蛋白的种类组成(Gosline et al. 1999)、蛋白质二级结构及分子取向和机制(周文等 2006, Silvers et al. 2010, Nova et al. 2010)、丝蛋白自组装(Krishnaji et al. 2011)、超微形貌与结构(Putthanarat et al. 2004, Schäfer et al. 2008)、机械性能(Blackledge et al. 2009, Ketten et al. 2010)、热性能(Guess et al. 1998)、蜘蛛纺丝机理(Knight et al. 2000)、蛛丝蛋白转基因及化学合成(Hinman et al. 2000, Rising et al. 2011)、仿制蜘蛛丝及其应用等方面(Shao et al. 1999, Zheng et al. 2010, Wei et al. 2011, Tremblay et al. 2011)。近年来由柱状腺(Tian et al. 2006)、小壶状腺(Mattina et al. 2008)、葡萄状腺(Vasanthavada et al. 2007)、梨状腺(Blasingame et al. 2009)等纺出的蛛丝蛋白纤维也愈来愈受到人们的关注,特别是卵袋的主要组成纤维柱状腺丝,它具有良好的疏水、透气、保温、保湿等特性,成为继拖牵丝之后又一极具应用潜力的新型蛛丝纤维材料。但这些研究主要集中于低海拔地面上分布的结网型农林蜘蛛,而对其他不结网蜘蛛和栖息在极端环境下(如高寒地区、水里或水面生活、洞穴)蜘蛛的丝腺与丝纤维研究甚少。

国内关于蜘蛛丝的研究起步于 20 世纪 90 年代,比较晚,相对滞后,研究投入少。主要有苏州大学纺织与服装工程学院潘志娟教授和复旦大学高分子材料系邵正中教授为代表的课题组,主要涉及蜘蛛丝、再生蜘蛛丝结构和性能以及应用基础的研究。另外东华大学材料工程与科学学院、北京航天航空大学、清华大学、四川大学、西南大学等相关院所也有一些研究。目前仅有一些关于蜘蛛拖牵丝和卵袋丝的氨基酸组成、结构、性能以及转基因等方面的研究(盛家镛等 2000, 王建林等 2002, 潘志娟等 2003, 2005, 周文等 2006, 蒋平等 2003, 2006, 2008, 2010a, b, c)。

蜘蛛丝是一种天然的动物蛋白纤维,是随蜘蛛 4 亿年进化的结果,是为蜘蛛的生存与繁殖所设计的,蛛丝的适应进化和生物学功能塑

造了其特有的结构和性能 (Hayashi et al. 1998, Opell et al. 2000, 2009, Blackledge et al. 2006, Swanson et al. 2009)。由于蜘蛛是一个庞大的家族,种类繁多,分布极广,有各种各样的生活史,能适应各种变化极大的环境条件。因此,无论是结网的蜘蛛还是不结网的蜘蛛在其一生当中都会使用到的蛛丝纤维也具有很大的多样性,即蜘蛛能纺出具有不同组成结构、性能与生物学特性的蛛丝纤维,以适应不同生活环境的需求。这种多样化的力学性能与生物学功能,为人们进行蛛丝纤维组成、结构、力学性能与功能之间关系的深入研究以及具有特殊性能的新型丝纤维材料的仿生设计研究与利用提供了广阔的空间。但人们在深入研究某些典型蛛丝的结构性能的同时,需要弄清楚蜘蛛丝腺的种类、起源进化和蛛丝纤维的种类及其生物学功能。蜘蛛不是唯一能纺丝的节肢动物,除蛛形纲以外,还有其他很多节肢动物包括昆虫纲和多足纲的动物都有具有丝腺,能纺出一种或多种丝蛋白纤维。本文将以昆虫作为比较来概述蜘蛛丝腺的种类和起源,蜘蛛丝的种类和丝腺来源、化学组成、结构与生物学功能。

2 蜘蛛丝腺

很多节肢动物包括昆虫纲、蛛形纲和多足纲动物都具有一种或多种丝腺,能纺出一种或多种丝蛋白纤维,目前研究已知至少 20 个目的昆虫能够吐丝,其中人们最熟悉的是鳞翅目幼虫用唾液腺同源的下唇腺(特化成绢丝腺)吐出的昆虫丝蛋白纤维 (Danks 2004),如蚕丝。在昆虫中,目前发现丝腺主要有 8 类:黏腺、下唇腺、纺足目昆虫的迈博姆腺(又叫皮腺)、膜翅目唾腺、围食膜、马氏管、前表皮、双翅目上皮细胞等。每一种吐丝昆虫可能有一种或多种泌丝腺体,不同种类昆虫的丝腺会有或大或小的差异。有些同种昆虫幼虫和成虫泌丝腺体有别,如膜翅目、脉翅目、鞘翅目昆虫幼虫有多种泌丝腺体,而成虫只有一种泌丝腺体——粘腺。纺足目雄虫用生殖附腺泌丝,幼

虫和雌成虫却用迈博姆腺泌丝。在具有丝腺的节肢动物里,蜘蛛是丝腺种类最多,分化程度最高的一类,目前共发现有 8 种丝腺(并不是每种蜘蛛同时都具有这 8 种丝腺),例如园蛛有 7 种丝腺,即大壶状腺、小壶状腺、葡萄状腺、柱状或管状腺、鞭状或冠状腺、梨状腺和集合腺,能产生 7 种不同特性的丝,各具有不同的生物学功能 (Dicko et al. 2006)。这些丝腺可能是由同一类型腺体演化而来的 (Vollrath et al. 2001),它们大都成对出现,表明它们主要是由附肢腺演化而来 (Shultz 1987)。

经过了多次进化,节肢动物才具有产生丝蛋白的能力 (Craig 1997)。系统发生学分析研究表明,蜘蛛和昆虫丝的分泌系统是同源的。丝腺的演化有两种不同的途径(表 1),一种是由附肢腺演化而来的内生丝腺,另外一种是由表皮腺演化而来的外生丝腺。无论是什么发育模式,即渐变态还是完全变态,成体和幼体昆虫都可能具有外生丝腺体,成体或幼体昆虫也都可能具有内生腺体,但只有幼体昆虫具有专门泌丝的内生丝腺。蜘蛛在整个生活史中都具有这两种来源的丝腺。

在丝腺方面,对络新妇蛛 (*Nephila clavipes*) 柱/管状腺、鞭/冠状腺、小壶状腺等丝腺已有一些研究工作 (Candelas et al. 1986, Rodríguez et al. 1995, Ortiz et al. 2000),但丝腺丝心蛋白的组成仍未完全弄清。丝腺蛋白及其相关的研究一直是该领域的研究热点之一 (Dicko et al. 2004, Hayashi et al. 2004, Spöner et al. 2005, Hu et al. 2006)。国内对蜘蛛丝腺与丝腺蛋白的研究甚少,蒋平等 (2006)对两种结网型农田蜘蛛络新妇科棒络新妇 (*N. clavata*) 和园蛛科悦目金蛛 (*Argiope amoena*) 腹部进行了解剖,并初步描述和比较了 6 种丝腺的形态特征,为国内蜘蛛丝腺蛋白的研究提供原始的丝腺解剖图,以便能准确、快速地获取蜘蛛的各种丝腺。研究表明,棒络新妇和悦目金蛛的丝腺形态特征及分布基本相似,但二者柱状腺的形态特征有很大差异,葡萄状腺的数量也不相同,这与二者各自不同的生存和繁殖对策密切相关。

表 1 丝的产生与进化途径模式(引自 Craig 1997)

Table 1 Patterns of silk-producing system and proposed pathway (from Craig 1997)

动物胚层细胞 Animal embryonic layer cell				
外胚层细胞系 Ectodermal cell lineage				
丝腺体类型 Gland types	表皮丝腺体(上皮细胞起源) Surficial gland (Epidermal origin)		内生丝腺体(附肢腺起源) Systemic gland (Crural origin)	
变态类型 Metamorphosis	渐变态 Paurometabolous	完全变态 Holometabolous	渐变态 Paurometabolous	完全变态 Holometabolous
昆虫 Insects	成虫和幼虫: 睑板腺(纺足目)	成虫: 睑板腺(双翅目)	成虫和幼虫: 唾液腺(直翅目), 黏液腺(螳螂目)	成虫: 黏液腺(膜翅目) 幼虫: 绢丝腺(鳞翅目) 成虫和幼虫: 马氏管(鞘翅目)
蜘蛛 Spiders	成虫和幼虫: 梨状腺, 葡萄状腺(新蛛下目), 筛腺	无	成虫和幼虫: 管状腺, 壶状腺(新蛛下目), 伪鞭状腺(涡蛛科), 鞭状腺(金蛛总科)	无

3 蛛丝的氨基酸组成

蜘蛛丝是蜘蛛丝心蛋白分子集束构成的动物蛋白纤维。目前已发现十几个蜘蛛丝心蛋白

家族成员: MaSp1、MaSp2、MiSp1、MiSp2、ADF-1、ADF-2、ADF-3、ADF-4、Flag、CySp1 或 TuSp1 和 CySp2、AcSp1、AcSp1-like、PySp1 等(表 2)。

表 2 蜘蛛与家蚕丝腺、丝纤维与其丝心蛋白的种类
Table 2 Types of silk gland, silk fiber and fibroin

丝腺种类 Gland Types	丝纤维种类 Types of silk	功能 Function	丝心蛋白 Fibroins	
大壶状腺 Major ampullate gland	拖牵丝、框丝、半径丝 柳钉丝	用于建网、卵囊、行走、捕食、逃避捕食者	MaSp1、MaSp2、ADF-3、ADF-4	
小壶状腺 Minor ampullate gland	辅助螺旋丝、附加丝	用于建网	MiSp1、MiSp2、ADF-1	
冠/鞭状腺 Coronata/Flagelliform gland	螺旋捕丝的核心丝	用于建网	Flag	
管/柱状腺 Tubuliform/cylindrical gland	卵袋大直径丝	织制卵袋	CySp1、TuSp1、CySp1、ADF-2和ECP-1、ECP-2	
葡萄状腺 Aciniform gland	卵袋小直径丝、隐匿丝、包裹猎物丝	织制卵袋、吸引猎物、捕食	AcSp1、AcSp1-like	
梨状腺 Piriform gland	网中附着圆盘、附着丝带、连接丝	连接 粘附	PyrSp1	
集合状腺 Aggregate glands	湿性捕丝的小液滴	捕食	ASG1和ASG2	
筛器腺 Celibellar gland	干性捕丝修饰细丝	捕食		
家蚕 Silkworm	后部绢丝腺体	蚕丝	保护蛹	重链H-、轻链L-

此表归纳于文献 Warwicker 1955, 1960, Hayashi et al. 2004, Hu et al. 2006, Tian et al. 2006, Vasanthavada et al. 2007, Mattina et al. 2008, Choresh et al. 2009。

This table reviewed from references of Warwicker 1955, 1960, Hayashi et al. 2004, Hu et al. 2006, Tian et al. 2006, Vasanthavada et al. 2007, Mattina et al. 2008, Choresh et al. 2009.

尽管蛋白质在大量无脊椎动物的广泛范围内独立地进化,但一般都有专门的丝腺分泌(Craig 1997)。虽然结圆网蜘蛛如络新妇属蜘蛛中的不同腺体极可能由单一丝腺进化而来,不过它在形态学、组织结构和组成上有很大差异(Vollrath 1992)(图1),再者,不同种类蜘蛛的同一种腺体所分泌的蜘蛛丝心蛋白的氨基酸种类和含量有一定的差异。这种差异主要取决于蜘蛛的种类、食物、生长环境等因素。

不同种类蜘蛛同类腺体和同种类蜘蛛不同腺体分泌的丝心蛋白氨基酸组成存在差异,但

其共同点是具有小侧链的氨基酸(如甘氨酸和丙氨酸)的含量丰富(图2)。丙氨酸是蜘蛛丝结晶区的主要成分。络新妇属蜘蛛丝心蛋白的这两种氨基酸含量之和高达59.6%,与蚕丝的含量74%相比显得较低。蜘蛛丝心蛋白中较多的7种氨基酸含量约占其总量的90%,它们分别为甘氨酸(42%)、丙氨酸(25%)、谷氨酸(10%)、亮氨酸(4%)、精氨酸(4%)、酪氨酸(3%)、丝氨酸(3%)等。蚕丝丝素蛋白中极性氨基酸的含量约为27%左右(李栋高等1994)。而蜘蛛丝心蛋白的极性侧链氨基酸含

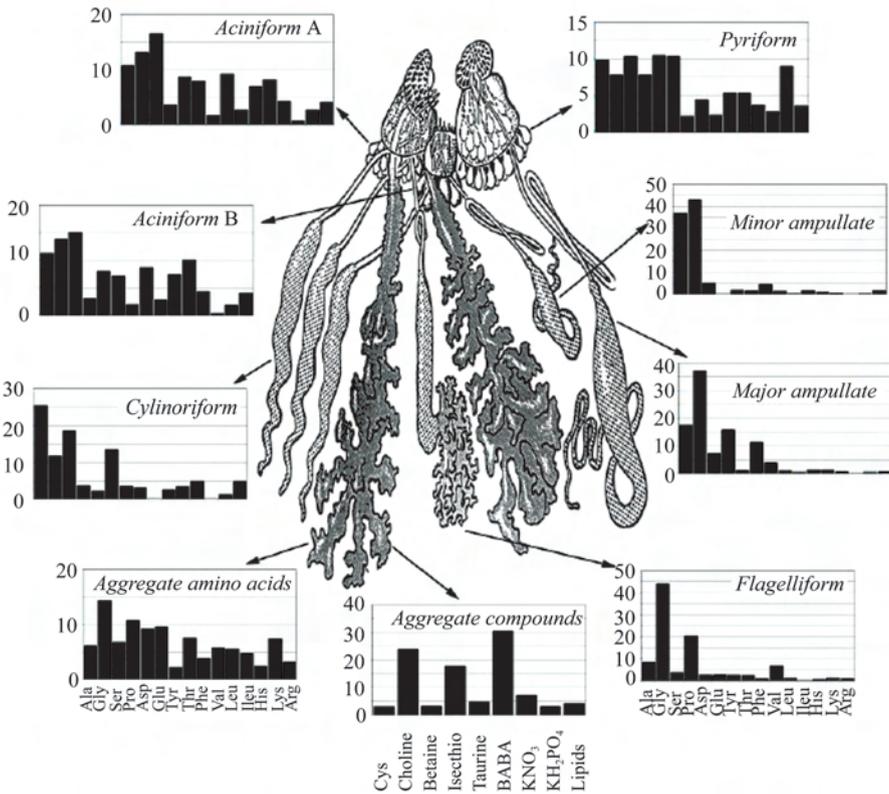


图1 典型园蛛的7种专门腺体及其不同氨基酸组成(Vollrath et al. 2001)

Fig. 1 The seven specialized glands and their different amino acid compositions of a typical araneid orb weaver (Vollrath et al. 2001)

7种丝腺:大壶状腺、小壶状腺、葡萄状腺、柱状或管状腺、鞭状或冠状腺、梨状腺和集合腺。纵坐标为氨基酸组成(%),横坐标为氨基酸种类,包括甘氨酸、丙氨酸、丝氨酸、脯氨酸、亮氨酸、天冬氨酸、苏氨酸、谷氨酸、酪氨酸、缬氨酸、异亮氨酸、赖氨酸、组氨酸、苯丙氨酸、精氨酸。

Seven glands: Major ampullate, minor ampullate, aciniform, cylindriiform, flagelliform, pyriform and aggregate. y-coordinate: amino acid compositions (%), x-coordinate: types of amino acid (Gly, Ala, Ser, Pro, Leu, Asp, Glu, Thr, Tyr, Val, Ileu, Lys, His, Phe, Arg).

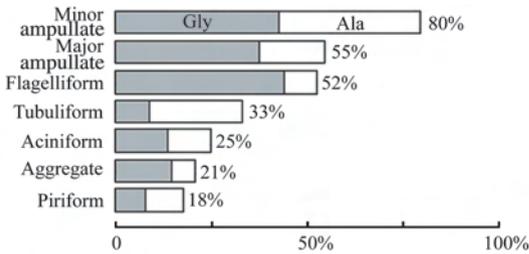


图2 十字圆蛛7种腺体的甘氨酸和丙氨酸百分含量 (Andersen 1970)

Fig. 2 Silk glands of *Araneus diadematus* differ in their amino acid compositions (Andersen 1970)

Minor ampullate. 小壶状腺; Major ampullate. 大壶状腺; Flagelliform. 鞭状腺; Tubuliform. 管状腺; Aciniform. 葡萄状腺; Aggregate. 集合腺; Piriform. 梨状腺。灰色为甘氨酸, 白色为丙氨酸。

The sum of the percentages of glycine (gray rectangle) and alanine (white rectangle) within a gland type are indicated to the right of each bar.

量约为 30% ~ 50% (蒋平等 2010c), 高于蚕丝。蜘蛛丝心蛋白的酸性氨基酸分别为天冬氨酸、谷氨酸、丝氨酸和苏氨酸; 碱性氨基酸分别为赖氨酸、精氨酸和组氨酸。极性氨基酸含量较高, 分子间的作用力也增强, 如谷氨酸作为酸性氨基酸, 其侧基上的氨基和羧基使分子间的键合作用加强, 使丝纤维具有较好的断裂强力; 而脯氨酸则有利于分子链形成类似于 β -转角的弹性螺旋状结构, 使纤维的弹性增强。由此可见, 极性氨基酸的多少直接影响蛛丝蛋白的二级结构与力学性能 (蒋平等 2010a)。

此外, 值得一提的是由冠状腺纺出的核心丝纤维与集合腺分泌物形成的小液滴构成的捕捉丝。不同种类蜘蛛捕捉小液滴形貌特征有差异 (图 3, Opell et al. 2009)。这种小液滴含有 5 mol/L 的高浓度溶质, 这些溶质与组成丝的氨基酸不同, 与神经递质有很大关系, 是神经递质的衍生物或水解产物, 如 γ -氨基乙磺酸、甜菜碱、胆碱和羟基乙磺酸 (Vollrath et al. 1990)。低浓度的溶质有半胱氨酸(20%)、酪氨酸(2%)、丝氨酸(2%)、硝酸钾(7%)和吡咯烷酮(8%), 另外, 还有痕量的磷酸二氢钾、

硝酸钾、甘氨酸以及高度饱和的脂肪酸 (Vollrath et al. 1990)。甜菜碱和 γ -氨基丁酸是渗透剂, 在较大范围内发挥渗透作用, 氨基乙磺酸则具有稳定蛋白质的作用。这样的有机混合物在稳定蛋白质的同时发挥的是渗透剂的功能, 这些溶质有利于液滴的形成和稳定, 而且它们有杀灭真菌和细菌的作用, 甚至可能会影响到猎物的神经系统, 麻痹猎物。

4 蜘蛛丝的生物学功能

蜘蛛丝是一种由丝腺中液态的丝蛋白经由导管和纺管纺出的天然动物蛋白纤维 (Kerkam et al. 1991, Vollrath et al. 1999, Knight et al. 2000)。蜘蛛主要有结网、游猎和穴居三种生态类型, 几乎所有科中都有结网型蜘蛛。对于结网型蜘蛛而言, 网不仅是捕食工具, 有时也可作为防御天敌的工具和繁殖场所, 其生活史各阶段与网都有着密切联系, 各种不同的网均由不同的蛛丝构成。对于不结网型蜘蛛而言, 在其整个生活史中仍然离不开多种不同功能丝纤维的使用。蜘蛛共有 8 种腺体, 通常能抽出多种类型的蛛丝, 不同的腺体产生不同种类的丝, 例如园蛛有 7 种腺, 能产生 7 类不同特性的丝, 各具有不同的生物学功能 (表 2, 图 4)。

虽然昆虫能产生很多种丝蛋白, 但单个的物种只产生一类蛋白。蜘蛛能产生 8 种丝纤维。尽管如此, 蜘蛛和昆虫丝纤维的功能或用途基本相似 (表 3)。蜘蛛卵袋与蚕茧及其他一些昆虫的茧都是由丝蛋白纤维构成的囊状物 (Danks 2004, 王孟卿等 2004), 但是它们的生物学功能不同, 昆虫的茧是幼虫到成虫后发育生长过程中的休眠期即蛹期阶段织制的保护层 (Danks 2004), 而蜘蛛的卵袋是一种类茧状天然丝纤维覆盖层或袋状物, 为卵块或若蛛营造一个相对稳定的微环境以避免胚胎发育、孵化和蜕皮过程中受到温度等环境因素波动的影响, 并为若蛛提供一个安全的庇护所, 直到它们爬出卵袋 (出蛭) (杨明旭 1984, Austin 1985, Hieber 1985, 1992, 杨明旭 1993, 蒋平等 2008)。

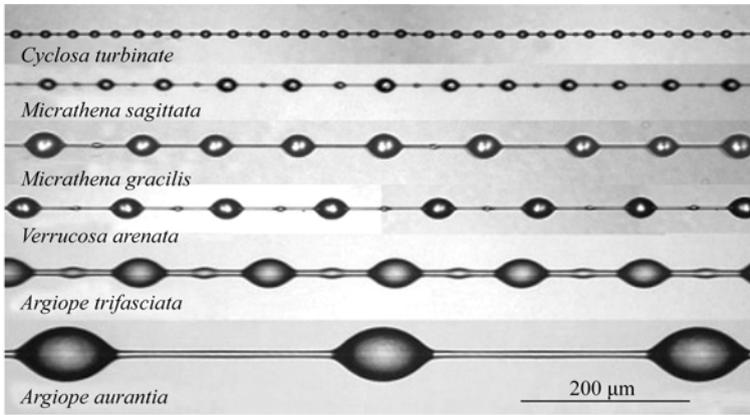


图 3 6 种蜘蛛捕丝小液滴形态 (Opell et al. 2009)

Fig. 3 Morphologies of viscous capture threads of some of the species (Opell et al. 2009)

Cyclosa turbinata. 艾蛛; *Argiope trifasciata*. 三带金蛛; *Argiope aurantia*. 金蛛; 其余为国外分布种。

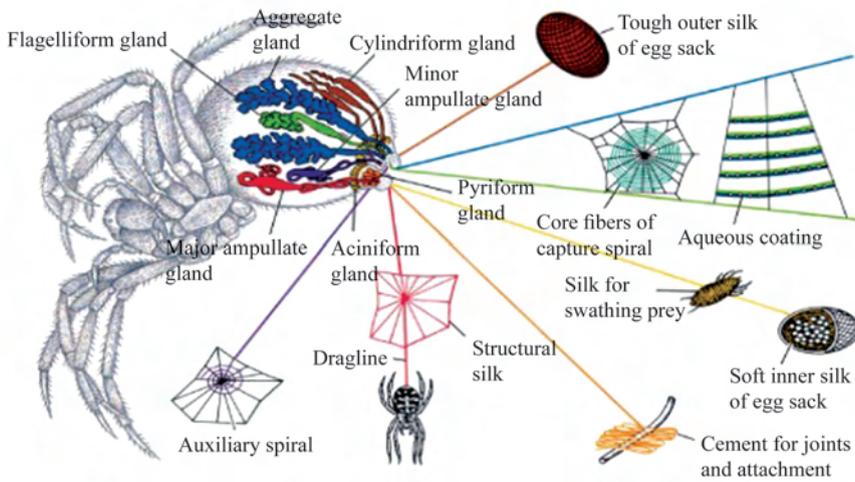


图 4 十字园蛛丝腺及丝纤维的种类与功能 (Dicko et al. 2006)

Fig. 4 The silk glands, threads and its biological functions of *Araneus diadematus* (Dicko et al. 2006)

Flagelliform gland. 鞭状腺; Aggregate gland. 集合腺; Cylindriform gland. 柱状腺; Minor ampullate gland. 小壶状腺; Major ampullate gland. 大壶状腺; Aciniform gland. 葡萄状腺; Pyriform gland. 梨状腺; Auxiliary spiral. 辅助螺旋; Dragline. 拖牵丝; Structural silk. 骨架丝; Silk for swathing prey. 捆绑猎物丝; Core fibers of capture spiral. 螺旋捕丝核心丝; Tough outer silk of egg sack. 坚韧的卵袋外层丝; Aqueous coating. 水性覆盖物; Cement for joints and attachment. 连接和附着的粘连剂; Soft inner silk of egg sack. 柔软的卵袋内层丝。

蜘蛛是一个庞大的家族，种类繁多，截至 2013 年 6 月的统计，全世界蜘蛛已命名的有 44 032 种，分隶于 112 个科 3 905 属。超过一千种的大科有：跳蛛科 (Salticidae, 592 属 5 615 种)、皿蛛科 (Linyphiidae, 589 属 4 461 种)、园

蛛科 (Araneidae, 169 属 3 030 种)、狼蛛科 (Lycosidae, 120 属 2 396 种)、球蛛科 (Theridiidae, 121 属 2 356 种)、蟹蛛科 (Thomisidae, 174 属 2 153 种)、平腹蛛科 (Gnaphosidae, 121 属 2 147 种)、漏斗蛛科

表 3 蜘蛛与昆虫丝纤维功能的比较举例 (Craig 1997)

Table 3 A comparisons of the functions of spider silk fibers and insect silk fibers (Craig 1997)

功能 Function	蜘蛛(举例) Example for insects	昆虫(举例) Example for spiders
保护的处所 Protective shelter	巢穴、卵袋、隐蔽所	鳞翅目昆虫的丝巢和蛹期的茧; 纺足目昆虫的丝巢等
支撑性的结构 Structural support	蛛网和三维陷阱支撑丝、卵袋框架	脉翅目草蛉成虫支撑单粒卵的丝柄
协助行走 Help walking	拖丝平衡蜘蛛腹部的重量协助行走	鳞翅目舞毒蛾幼虫架丝攀爬光滑竖立的表面
捕食 Foraging	圆网、三维陷阱、葡萄状腺细丝包裹制服猎物	毛翅目昆虫的幼虫建造捕杀(或植物碎片覆盖)的丝囊
逃避捕食者 Escape predators	通过拖牵丝迅速下降或跳到地面隐蔽起来, 以躲避捕食者	直翅目昆虫在受到蚂蚁的攻击时立刻吐丝并将丝缠绕在树枝上, 而后顺丝悬空垂直吊着, 以躲避捕食者
繁殖过程 Reproduction	通过蛛丝传递求偶的物理与化学信息, 织制精网, 以完成受精	纺足目和缨尾目雄虫用丝限制交配过程中雌虫的活动。缨尾目雄虫用丝传送精子到雌虫附近, 以完成受精
扩散 Dispersal	新孵化若蛛沿丝随气流扩散	鳞翅目幼虫沿丝漂浮扩散

(Agelenidae, 68 属 1 156 种)、幽灵蛛科 (Pholcidae, 90 属 1 340 种)、巨蟹蛛科 (Sparassidae, 84 属 1 132 种)、圆颚蛛科 (Corinnidae, 91 属 1 083 种)。据 Coddington 等 (1991) 推算, 现在世界上已命名的蜘蛛仅占全部种类的 20%, 即全球蜘蛛预计有 170 000 种。其中, 西欧 (尤其是英国) 和日本的蜘蛛区系研究得最清楚。新北界的蜘蛛区系已记述的可能为 80%, 新西兰可能为 60% ~ 70%, 澳大利亚可能为 20%。其他地区, 尤其是拉丁美洲、非洲和太平洋地区的蜘蛛区系知之甚少。最近的研究表明, 这些地区有的科绝大部分都是新种。我国地处亚洲东部, 横跨古北界和东洋界两大动物地理区, 南北跨热带、亚热带、温带和寒带, 自然条件复杂, 孕育了丰富的蜘蛛资源和属种多样性, 且特有属、种较多。截至 2011 年 7 月 30 日的统计, 中国已知有蜘蛛 67 科 674 属 3 714 种, 其中 3 个特有属 48 个特有种 (李枢强 2011)。

经历了约 4 亿年的进化, 蜘蛛能很好地适应各种生态环境, 分布也极为广泛, 有各种各样的生活史。从温度极高的沙漠到气候温和的池塘, 再到低压的高寒地区; 从土壤到居民住宅再到阴暗的洞穴; 从热带森林到寒冷的冰天雪地都能见到蜘蛛的身影。它们可以在短短

几个小时内经受超过 30℃ 和 70% 的相对湿度的变化 (Vollrath et al. 1999)。由于蜘蛛能适应各种变化极大的生态环境条件。因此, 在蜘蛛一生当中都会使用 (无论是结网的蜘蛛还是不结网的蜘蛛) 到的蛛丝纤维也具有很大的多样性, 研究已表明, 蜘蛛丝在氨基酸组成、蛋白亚基组成、结构、机械性能和生物生态学功能都是具有多样性 (Foelix 1996, Casem et al. 1999, Madsen et al. 1999, Gosline et al. 1999, Vollrath 2000, 刘敏等 2003, Hu et al. 2006), 即蜘蛛能纺出具有不同组成、结构、性能与生物学特性的蛛丝纤维, 以适应不同生活环境的需求。为此, 蜘蛛丝已成为一种研究材料结构、性能与功能之间关系良好的模式纤维。

5 蜘蛛丝的结构、力学性能与生态环境的关系

很长一段时间以来, 人们一致认为蜘蛛丝和蚕丝都是蛋白质晶体包埋在蛋白质胶体中形成的复合物 (Gosline et al. 1984, Vollrath 1992, Hinman et al. 1994), 但这种观点早已被否定。研究表明, 蜘蛛丝和蚕丝包含长的微纤丝和其他微观结构 (Mahoney et al. 1994, Putthanarat et al. 1996, Vollrath et al. 1996, Frische et al. 1998, Miller et al. 1999, Robson

1999)。对蜘蛛拖牵丝蛋白 cDNA 和基因的测序表明,蜘蛛丝蛋白分子链由多种重复多肽序列组成,多肽序列分为 4 类:(1) $(\text{GPGXX})_n / (\text{GPGQQ})_n$; (2) $\text{A}_n / (\text{GA})_n$; (3) $(\text{GGX})_n$; (4) 任意序列 (Hinman et al. 2000)。

采用红外光谱 (Dong et al. 1991)、单纤 X 晶体衍射 (Bram et al. 1997, Riekel et al. 1999, Valluzzi et al. 2004)、拉曼光谱 (Shao et al. 1999, Sirichaisit et al. 2000)、核磁共振等研究手段 (Simmons et al. 1994, Eles et al. 2004) 对蜘蛛拖牵丝二级结构的大量研究分析表明,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 A_n 或 $(\text{GA})_n$ 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 -折叠片层之间富含甘氨酸的 $(\text{GGX})_n$ 或 $(\text{GPGXX})_n$ 或 $(\text{GPGQQ})_n$ 基序构成了无定型区。 $(\text{GGX})_n$ 基序可能形成 3_{10} 螺旋结构,而 $(\text{GPGXX})_n$ 或 $(\text{GPGQQ})_n$ 基序形成类似 β 转角的弹性螺旋结构 (Hayashi et al. 1999, van Beek 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是与它的生物学功能密切相关的 (Vollrath 1992, 2000)。

蜘蛛丝特有的结构和性能与其生物学功能以及蜘蛛所栖息的生态环境密切相关 (Opell et al. 2000, 2009, Eberhard 2001, Hawthorn et al. 2002, Benjamin et al. 2003, Blackledge et al. 2006)。已有研究表明,蜘蛛对其纺出的丝纤维组成、结构和性能具有调控作用,即蛛丝的组成、结构与性能受蜘蛛纺丝时的瞬时环境及丝功能的影响 (Vollrath et al. 1999, 蒋平等 2010d),随蜘蛛丝生物学功能的不同其各性能参数间存在有不同的权衡 (Blackledge et al. 2009)。蒋平等 (2011) 在对蜘蛛卵袋丝较为系统研究的基础上,提出蛛丝具有力学性能策

略,即蛛丝随其具体功能的不同不仅在各性能参数间存在有不同的权衡,而且其断裂能在应力应变曲线的弹性区、屈服区和加强区也表现出不同的分配与权衡,以满足不同生物学功能的需求,进而适应各自的生态环境。

研究表明蜘蛛的食物谱、营养条件、蜘蛛自身体重、纺丝时的温度、湿度、介质、纺丝方式和速度等因素都会影响到蛛丝的结构与性能 (Vollrath 1999, 2000, Elices et al. 2005)。Tso 等 (2005) 对台湾的斑络新妇 (*N. pilipes*) 的研究表明,分布在不同区域蜘蛛拖牵丝的氨基酸组成与蛋白二级结构随分布栖息地所能捕食到猎物的不同而相应发生变化。捕食直翅目昆虫的蜘蛛拖牵丝含有较多的脯氨酸和谷氨酸及 β 转角,较少的丙氨酸与 β 折叠,进而表现出不同的力学性能。蒋平等 (2013) 对悦目金蛛拖牵丝力学性能变异的研究表明,悦目金蛛在经过 1 个月的饥饿后,蛛丝在屈服点附近的力学性能并未发生显著变化,而断裂点应变和断裂能均显著减小,同时也表明无论对于作为救命索还是网丝,拖牵丝的弹性形变的作用都是要优先于塑性形变。这是蜘蛛在能量摄入受到限制时对拖牵丝的投入权衡的结果。Garrido 等 (2002) 对三带金珠的研究表明,三带金蛛能根据自身体重和纺丝方式调节丝纤维的力学性能,同一个体在没有干扰的情况下,垂直向上爬行时纺出的丝纤维的力学性能好于在水平爬行时纺出的丝纤维;垂直向上爬行时纺出的丝纤维的屈服点强力比蜘蛛的体重稍大或与其相等。Elices 等 (2005) 对三带金蛛的研究表明,湿度一定的条件下,湿度不变温度增高或者温度不变湿度增大都会使丝的初始模量和断裂强度降低,延伸率增大。Liu 等 (2005) 对结网型蜘蛛络新妇蛛 (*N. edulis*) 在空气介质自然纺出与水中人工抽得的蛛丝纤维进行了力学性能的比较研究,结果表明在水中抽得的蛛丝具有较高的初始模量、断裂强度、断裂能、断裂伸长和回弹性。抽丝速度也会影响丝的性能,抽丝速度增大会使延伸率降低,而使断裂能和初始模量增大 (Vollrath 1999, Madsen et al. 1999,

Vollrath 2000)。

近年来,极端环境下蜘蛛的丝纤维也开始引起人们的关注。Bakker 等(2006)对水蛛(*Argyroneta aquatica*)蛛丝的研究表明,其具有与地面环境下结网蜘蛛的丝纤维不同的超微结构形貌,但其物理化学性能还不清楚,有待进一步深入研究。与低海拔结圆网型蜘蛛相比,高寒蜘蛛、水蜘蛛和洞穴蜘蛛所处栖息地的上述环境生态因子(如高寒蜘蛛:温度低、湿度较低、温差大,紫外线强,低氧;水蜘蛛:介质为水,温度变化小;洞穴蜘蛛:湿度较高、温度较恒定、阴暗无光)与纺丝方式都有很大的不同,那么在那些较极端环境条件下纺出的蛛丝具有怎样的组成、结构与力学性及其权衡策略,以满足其生物学功能需求,进而适应极端的生态环境?还有待进一步深入研究。

6 蛛丝力学性能与其生物学功能的关系

蜘蛛丝的力学性能同样也呈现出蜘蛛种间和种内的差异,而且,同一种蜘蛛同一丝腺在同一天中纺出的丝也不相同,即表现出较大的多样性和变化(Madsen et al. 1999, Garrido et al. 2002, 刘敏等 2003, Swanson et al. 2006)。研究表明,蜘蛛丝可以通过截然不同的力学性能来实现相同或不同的生物学功能。如拖牵丝与三维陷阱的部分丝纤维分别以高强度不易断裂与低强度容易断裂来耗散吸收猎物的动能,从而实现捕获猎物的生物学功能(Gosline et al. 1999, Moore et al. 1999, Vollrath 2000);拖牵丝与构成卵袋覆盖层的主要丝纤维柱状腺丝,分别以表面光滑、具有超收缩性能与表面粗糙(沿丝纵向分布的沟槽)、横向直径变大膨胀但不具有超收缩的性能分别完成铆钉和保护卵块若蛛的功能,并与较细的弹性较好的葡萄腺丝纤维组合在一起构成完整的卵袋(潘志娟等 2002, 2005, 蒋平等 2008, 2010a, b, 2011);拖牵丝与捕丝分别以高模量、高强度、低延展性与低模量、低强度、高延展性组合在一起构成高效的捕食工具蜘蛛网(Gosline et al. 1999, Vollrath 2000, Harmer et al. 2011)。这种多样化的力学性能与

生物学功能,为人们进行蛛丝纤维组成、结构、力学性能与功能之间关系的深入研究以及具有特殊性能新型丝纤维材料的仿生设计研究与利用提供了广阔的空间。

7 展望

由于蜘蛛是一个庞大的家族,种类繁多,分布极广,有各种各样的生活史,能适应各种变化极大的环境条件。随着对蛛丝广泛而深入的研究,可以预见还会有具有不同组成、结构、性能与生物学功能的蛛丝被陆续发现。此外,我们认为丝腺具有自己的进化谱系,研究比较不同极端环境下蜘蛛的丝腺形态特征、丝腺蛋白的组成、丝纤维的结构、力学性能及其策略与生物学功能之间的关系,将有助于加深人们对蜘蛛丝的认识和理解。人们通过对蜘蛛丝的研究,将更加深刻的揭示蛛丝纤维的组成、结构、性能与生物学功能之间的相互关系,这将进一步推动人们对具有特殊性能的新型丝纤维材料的仿生设计研究与利用。

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. *The Journal of Experimental Biology*, 212(13): 1990 - 1994.
- Andersen S O. 1970. Amino acid composition of spider silks. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 35(3): 705 - 711.
- Austin A D. 1985. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna. *Journal of Natural History*, 19(2): 359 - 376.
- Bakker D D, Baetens K, van Nimmen E, et al. 2006. Description of the structure of different silk threads produced by the water spider *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757) (Araneae: Cybaeidae). *Belgian Journal of Zoology*, 136(2): 137 - 143.
- Benjamin S P, Zschokke S. 2003. Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(3): 293 - 305.
- Blackledge T A, Boutry C, Wong S C, et al. 2009. How super is supercontraction? Persistent versus cyclic responses to humidity in spider dragline silk. *The Journal of Experimental Biology*, 212(13): 1981 - 1989.
- Blackledge T A, Hayashi C Y. 2006. Silken toolkits: biomechanics

- of silk fibers spun by the orb web spider *Argiope argentata* (Fabricius 1775). *The Journal of Experimental Biology*, 209 (13): 2452 – 2461.
- Blasingame E, Tuton-Blasingame T, Larkin L, et al. 2009. Pyriform spidroin 1, a novel member of the silk gene family that anchors dragline silk fibers in attachment discs of the black widow spider, *Latrodectus hesperus*. *Journal of Biological Chemistry*, 284(42): 29097 – 29108.
- Bram A, Brändén C I, Craig C, et al. 1997. X-ray diffraction from single fibres of spider silk. *Journal of Applied Crystallography*, 30(3): 390 – 392.
- 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.
- Candelas G C, Ortiz A, Molina C. 1986. The cylindrical or tubiliform glands of *Nephila clavipes*. *Journal of Experimental Zoology*, 237(2): 281 – 285.
- 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.
- Choshesh O, Bayarmagnai B, Lewis R V. 2009. Spider web glue: two proteins expressed from opposite strands of the same DNA sequence. *Biomacromolecules*, 10(10): 2852 – 2856.
- Coddington J A, Levi H W. 1991. Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22(1991): 565 – 592.
- Craig C L. 1997. Evolution of arthropod silks. *Annual Review of Entomology*, 42(1): 231 – 267.
- Danks H V. 2004. The roles of insect cocoons in cold conditions. *European Journal of Entomology*, 101(3): 433 – 437.
- Dicko C, Kenney J M, Vollrath F. 2006. β -silks: enhancing and controlling aggregation. *Advances in Protein Chemistry*, 73: 17 – 53.
- Dicko C, Vollrath F, Kenney J M. 2004. Spider silk protein refolding is controlled by changing PH. *Biomacromolecules*, 5(3): 704 – 710.
- Dong Z, Lewis R V, Middaugh C R. 1991. Molecular mechanism of spider silk elasticity. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 284(1): 53 – 57.
- Eberhard W G. 2001. Trolling for water striders: active searching for prey and the evolution of reduced webs in the spider *Wendilgarda* sp. (Araneae, Theridiosomatidae). *Journal of Natural History*, 35(2): 229 – 251.
- Eles P T, Michal C A. 2004. A DECODER NMR study of backbone orientation in *Nephila clavipes* dragline silk under varying strain and draw rate. *Biomacromolecules*, 5(3): 661 – 665.
- 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.
- Foelix R F. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford: Oxford University Press.
- Garrido M A, Elices M, Viney C, et al. 2002. Active control of spider silk strength: comparison of drag line spun on vertical and horizontal surfaces. *Polymer*, 43(4): 1537 – 1540.
- Gatesy J, Hayashi C, Motriuk D. 2001. Extreme diversity, conservation, and convergence of spider silk fibroin sequences. *Science*, 291(5513): 2603 – 2605.
- Gosline J M, Denny M W, DeMont M E. 1984. Spider silk as rubber. *Nature*, 309(5968): 551 – 552.
- 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*. Doctoral Thesis. Swedish: Department of Biomedical Sciences and Veterinary Public Health and Department of Anatomy, Physiology and Biochemistry, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Guess K B, Viney C. 1998. Thermal analysis of major ampullate (drag line) spider silk: the effect of spinning rate on tensile modulus. *Thermochimica Acta*, 315(1): 61 – 66.
- Harmer A M T, Blackledge T A, Madin J S, et al. 2011. High-performance spider webs: integrating biomechanics, ecology and behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*, 8(57): 457 – 471.
- Hawthorn A C, Opell B D. 2002. Evolution of adhesive mechanisms in cribellar spider prey capture thread: evidence for van der Waals and hygroscopic forces. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(1): 1 – 8.
- 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.
- Hayashi C Y, Lewis R V. 1998. Evidence from flagelliform silk cDNA for the structural basis of elasticity and modular nature of spider silks. *Journal of Molecular Biology*, 275(5): 773

- 784.
- 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.
- Hieber C S. 1985. The "insulation" layer in the cocoons of *Argiope aurantia* (Araneae: Araneidae). *Journal of Thermal Biology*, 10(3): 171-175.
- Hieber C S. 1992. Spider cocoons and their suspension systems as barriers to generalist and specialist predators. *Oecologia*, 91(4): 530-535.
- Hinman M B, Jones J A, Lewis R V. 2000. Synthetic spider silk: a modular fiber. *Trends in Biotechnology*, 18(9): 374-379.
- Hinman M B, Stauffer S L, Lewis R V. 1994. Mechanical and chemical properties of certain spider silks//Kaplan D, Adams W W, Farmer B, et al. *Silk Polymers: Materials Science and Biotechnology*. Washington: American Chemical Society, 222-233.
- Hu X, Vasanthavada K, Kohler K, et al. 2006. Molecular mechanisms of spider silk. *Cellular and Molecular Life Science CMLS*, 63(17): 1986-1999.
- Kerkam K, Viney C, Kaplan D, et al. 1991. Liquid crystallinity of natural silk secretions. *Nature*, 349(6310): 596-598.
- Keten S, Buehler M J. 2010. Nanostructure and molecular mechanics of spider dragline silk protein assemblies. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(53): 1709-1721.
- Knight D P, Knight M M, Vollrath F. 2000. Beta transition and stress-induced phase separation in the spinning of spider dragline silk. *International Journal of Biological Macromolecules*, 27(3): 205-210.
- Krishnaji S, Huang W W, Cebe P, et al. 2011. Hierarchical self-assembly of spider silk-like block copolymers. *Bulletin of the American Physical Society. APS March Meeting*, 56(1): 25-31.
- 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*, 19: 2489-2491.
- Madsen B, Shao Z Z, Vollrath F. 1999. Variability in the mechanical properties of spider silks on three levels: interspecific, intraspecific and intraindividual. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 301-306.
- Mahoney D V, Vezie D L, Eby R K, et al. 1994. Aspects of the morphology of dragline silk of *Nephila clavipes*. *Silk Polymer. Materials Science and Biotechnology*, 544: 196-210.
- Mattina C L, Reza R, Hu X Y, et al. 2008. Spider minor ampullate silk proteins are constituents of prey wrapping silk in the cob weaver *Latrodectus hesperus*. *Biochemistry*, 47(16): 4692-4700.
- Mayes E L, Vollrath F, Mann S. 1998. Fabrication of magnetic spider silk and other silk-fiber composites using inorganic nanoparticles. *Advanced Material*, 10(10): 801-805.
- Miller L D, Putthanarat S, Eby R K, et al. 1999. Investigation of the nanofibrillar morphology in silk fibers by small angle X-ray scattering and atomic force microscopy. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 159-165.
- Moore A M, Tran K. 1999. Material properties of cobweb silk from the black widow spider *Latrodectus hesperus*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 277-282.
- Nova A, Keten S, Pugno N M, et al. 2010. Molecular and nanostructural mechanisms of deformation, strength and toughness of spider silk fibrils. *Nano Letters*, 10(7): 2626-2634.
- Opell B D, Bond J E. 2000. Capture thread extensibility of orb-weaving spiders: testing punctuated and associative explanations of character evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(1): 107-120.
- Opell B D, Hendricks M L. 2009. The adhesive delivery system of viscous capture threads spun by orb-weaving spiders. *The Journal of Experimental Biology*, 212(18): 3026-3034.
- Ortiz R, Céspedes W, Nieves L, et al. 2000. Small ampullate glands of *Nephila clavipes*. *Journal of Experimental Zoology*, 286(2): 114-119.
- Putthanarat S, Eby R K, Adams W W, et al. 1996. Aspects of the morphology of the silk of *Bombyx mori*. *Journal of Macromolecular Science, Part A: Pure and Applied Chemistry*, 33(7): 899-911.
- Putthanarat S, Tapadia P, Zarkoob S, et al. 2004. The color of dragline silk produced in captivity by the spider *Nephila clavipes*. *Polymer*, 45(6): 1933-1937.
- Riekel C, Bränden C, Craig C, et al. 1999. Aspects of X-ray diffraction on single spider fibers. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 179-186.
- Rising A, Widhe M, Johansson J, et al. 2011. Spider silk proteins: recent advances in recombinant production, structure-function relationships and biomedical applications. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 68(2): 169-184.
- Robson R M. 1999. Microvoids in *Bombyx mori* silk. An electron microscope study. *International Journal of Biological*

- Macromolecules, 24(2/3): 145–150.
- Rodríguez R, Candelas G C. 1995. Flagelliform or coronata glands of *Nephila clavipes*. *Journal of Experimental Zoology*, 272(4): 257–280.
- Savage K N, Gosline J M. 2008. The effect of proline on the network structure of major ampullate silks as inferred from their mechanical and optical properties. *The Journal of Experimental Biology*, 211(12): 1937–1947.
- Schäfer A, Vehoff T, Glišović A, et al. 2008. Spider silk softening by water uptake: an AFM study. *European Biophysics Journal*, 37(2): 197–204.
- Shao Z, Vollrath F, Sirichaisit J. 1999. Analysis of spider silk in native and supercontracted states using Raman spectroscopy. *Polymer*, 40(10): 2493–2500.
- Shultz J W. 1987. The origin of the spinning apparatus in spiders. *Biological Reviews*, 62(2): 89–113.
- Silvers R, Buhr F, Schwalbe H. 2010. The molecular mechanism of spider-silk formation. *Angewandte Chemie International Edition*, 49(32): 5410–5412.
- Simmons A, Ray E, Jelinski L W. 1994. Solid-state ^{13}C NMR of *Nephila clavipes* dragline silk establishes structure and identity of crystalline regions. *Macromolecules*, 27(18): 5235–5237.
- Sirichaisit J, Young R J, Vollrath F. 2000. Molecular deformation in spider dragline silk subjected to stress. *Polymer*, 41(3): 1223–1227.
- Sponner A, Schlott B, Vollrath F, et al. 2005. Characterization of the protein components of *Nephila clavipes* dragline silk. *Biochemistry*, 44(12): 4727–4736.
- Swanson B O, Anderson S P, Digiovine C, et al. 2009. The evolution of complex biomaterial performance: the case of spider silk. *Integrative and Comparative Biology*, 49(1): 21–31.
- Swanson B O, Blackledge T A, Beltrán J, et al. 2006. Variation in the material properties of spider dragline silk across species. *Applied Physics A*, 82(2): 213–218.
- Tian M, Lewis R V. 2006. Tubuliform silk protein: a protein with unique molecular characteristics and mechanical properties in the spider silk fibroin family. *Applied Physics A*, 82(2): 265–273.
- Tremblay M L, Xu L L, Liu P X Q, et al. 2011. Characterizing recombinant spider wrapping silk monomers and fibers by NMR and AFM. *Biophysical Journal*, 100(3): 602a–603a.
- Tso I M, Wu H C, Hwang I R. 2005. Giant wood spider *Nephila pilipes* alters silk protein in response to prey variation. *The Journal of Experimental Biology*, 208(6): 1053–1061.
- Valluzzi R, Jin H J. 2004. X-ray evidence for a “super”-secondary structure in silk fibers. *Biomacromolecules*, 5(3): 696–703.
- 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.
- Vasanthavada K, Hu X Y, Falick A M, et al. 2007. Aciniform spidroin, a constituent of egg case sacs and wrapping silk fibers from the black widow spider *Latrodectus hesperus*. *Journal of Biological Chemistry*, 282(48): 35088–35097.
- Viney C. 2004. Self-assembly as a route to fibrous materials: concepts, opportunities and challenges. *Current Opinion in Solid State and Materials Science*, 8(2): 95–101.
- Vollrath F. 1992. Spider webs and silks. *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. *Reviews in Molecular Biotechnology*, 74(2): 67–83.
- Vollrath F, Fairbrother W J, Williams R J P, et al. 1990. Compounds in the droplets of the orb spider’s viscoid spiral. *Nature*, 345(6275): 526–528.
- Vollrath F, Holtet T, Thøgersen H C, et al. 1996. Structural organization of spider silk. *Proceedings of the Royal Society London B*, 263(1367): 147–151.
- Vollrath F, Knight D P. 1999. Structure and function of the silk production pathway in the spider *Nephila edulis*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24(2/3): 243–249.
- Vollrath F, Knight D P. 2001. Liquid crystalline spinning of spider silk. *Nature*, 410(6828): 541–548.
- Warwicker J O. 1955. The crystal structure of silk fibroin. *Acta Crystallographica*, 7(8/9): 565–573.
- Warwicker J O. 1960. Comparative studies of fibroins: II. The crystal structures of various fibroins. *Journal of Molecular Biology*, 2(6): 350–362.
- Wei K, Xia J H, Kimura N, et al. 2011. Tensile strength of single electrospun nanofibers. *Advanced Materials Research*, 175–176: 294–298.
- Zheng Y M, Bai H, Huang Z B, et al. 2010. Directional water collection on wetted spider silk. *Nature*, 463(7279): 640–643.
- 蒋平, 刘辉芬, 肖永红, 等. 2010d. 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, 刘姝, 卓春晖. 2010c. 干燥与拉伸对蜘蛛拖牵丝超收缩性能的影响. *材料科学与工程学报*, 28(3): 352–356, 369.
- 蒋平, 吕太勇, 肖永红, 等. 2010b. 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. 2011. 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, 沈丽, 杨孔, 等. 2003. 三种类型蜘蛛丝的结构及生物学功能. 动物学杂志, 38(5): 10-14.
- 蒋平, 肖永红, 周兵, 等. 2008. 悦目金蛛卵袋的结构与组成. 动物学报, 54(5): 918-927.
- 蒋平, 吴梦玲, 肖永红, 等. 2010a. 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.
- 蒋平, 卓春晖, 肖永红, 等. 2013. 悦目金蛛拖牵丝力学性能的变化. 动物学杂志, 48(4): 548-554.
- 蒋平, 卓春晖, 杨文博, 等. 2006. 棒络新妇和悦目金蛛丝腺形态初步观察. 蛛形学报, 15(2): 90-97.
- 李栋高, 蒋蕙钧. 1994. 丝绸材料学. 北京: 中国纺织出版社.
- 李枢强. 2011. 中国蜘蛛特有种. [DB/OL]. [2011-07-30]. <http://www.amaurobiidae.com/araneae/index.php>.
- 刘敏, 李春萍, 潘志娟, 等. 2003. 蜘蛛丝力学性能的多变性. 材料科学与工程学报, 21(2): 228-230.
- 潘志娟, 李春萍, 刘敏, 等. 2002. 大腹园蛛包卵丝的化学组成与物理机械性能. 东华大学学报: 自然科学版, 28(4): 34-39.
- 潘志娟, 李春萍, 刘敏, 等. 2003. 蜘蛛丝的皮肤层及原纤化构造. 纺织学报, 24(4): 18-20.
- 潘志娟, 朱美男. 2005. 原子力显微镜下蚕丝及蜘蛛丝的微观结构. 材料科学与工程学报, 23(3): 365-368.
- 盛家镛, 潘志娟, 陈宇岳, 等. 2000. 蜘蛛丝的化学组成与结构初探. 丝绸, (4): 8-10.
- 王孟卿, 彩万志. 2004. 昆虫的丝和丝腺. 昆虫知识, 41(1): 90-95.
- 王建林, 彭卫平, 赵泽祥, 等. 2002. 大腹圆蛛丝的 SEM 观察及其机械性质. 电子显微学报, 21(2): 196-198.
- 杨明旭. 1984. 蜘蛛卵黑秆蝇的初步观察. 植物保护, (1): 38-38.
- 杨明旭. 1993. 寄生蜘蛛卵的三种姬蜂. 植物保护, 19(5): 46-48.
- 周文, 陈新, 邵正中. 2006. 红外和拉曼光谱用于对丝蛋白构象的研究. 化学进展, 18(11): 1514-1522.

《动物学杂志》第十一届编辑委员会

名誉主编: 马 勇

主 编: 宋延龄

副 主 编: 赵 勇 彭景榭 孙悦华 梁 冰(常务)

编 委: (以姓氏笔画为序)

丁长青 马 勇 马志军 马建章 王德华 计 翔 石树群 孙青原 孙悦华

刘迺发 许木启 李 明 李保国 李枢强 李新正 张正旺 张春光 张明海

张树义 张海燕 宋延龄 宋林生 宋昭彬 杨增明 宛新荣 郑光美 赵 勇

费 梁 钟文勤 桂建芳 夏国良 徐存拴 徐宏发 徐延恭 梁 冰 彭贤锦

彭景榭 蒋志刚 戴家银 魏辅文

编 辑: 梁 冰 尹 航