



•综述•

# 蜘蛛飞航研究进展

武鹏峰<sup>1</sup>, 崔淑艳<sup>1</sup>, Abid Ali<sup>1,2</sup>, 郑国<sup>1\*</sup>

1. 沈阳师范大学生命科学学院, 沈阳 110034; 2. Department of Entomology, University of Agriculture, Faisalabad 38040, Pakistan

**摘要:** 种群扩散能够避免生物类群在同一栖息地中的资源竞争和同类相残, 促进基因流动, 具有重要的进化和生态意义。相比于昆虫的迁飞行为, 某些不具翅的节肢动物也能够借助细丝的作用而实现远距离扩散, 即飞航。蜘蛛为肉食性动物, 是陆地生态系统的重要组成部分, 在生态系统中防控害虫方面作用显著。飞航是蜘蛛的一种重要扩散方式, 在其物种形成、生态位分化及害虫防控等方面具有重要意义, 但有关其飞航扩散的报道较少。本文回顾了蜘蛛飞航的研究历程, 大致可分为三个阶段: 总结了其研究现状, 包括飞航蜘蛛的优势类群及特征、飞航过程中的三个环节(即起飞、空中航行和降落)及影响因子、两种飞航机制及四种相关模型、飞航蜘蛛采集和研究方法。同时基于过往研究, 指出了未来蜘蛛飞航研究的重点领域: 加强飞航蜘蛛类群鉴定工作, 继续深度挖掘飞航数据与环境因子间的关系, 探索蜘蛛飞航的全过程(包括起飞、空中航行和降落), 更加明确蜘蛛飞航作为一种扩散方式的意义。本综述将为蜘蛛飞航的知识普及、资源保护和利用等方面提供重要参考。

**关键词:** 节肢动物; 扩散; 栖息地; 空气对流; 大气电势梯度

武鹏峰, 崔淑艳, Abid Ali, 郑国 (2021) 蜘蛛飞航研究进展. 生物多样性, 29, 517–530. doi: 10.17520/biods.2020301.

Wu PF, Cui SY, Abid Ali, Zheng G (2021) Advances in spider ballooning research. Biodiversity Science, 29, 517–530. doi: 10.17520/biods.2020301.

## Advances in spider ballooning research

Pengfeng Wu<sup>1</sup>, Shuyan Cui<sup>1</sup>, Abid Ali<sup>1,2</sup>, Guo Zheng<sup>1\*</sup>

1 College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China

2 Department of Entomology, University of Agriculture, Faisalabad 38040, Pakistan

### ABSTRACT

**Backgrounds:** Population dispersal is important for avoiding resource competition and cannibalism in the same habitat, and for ensuring gene flow which has an evolutionary and ecological importance. Some wingless arthropods can achieve long-distance dispersal using their filaments (which is called ballooning). Spiders are important for terrestrial ecosystems and can play a significant role in pest control due to being carnivores. Ballooning is one of the most important dispersal modes for spiders and is believed to be important for speciation, niche differentiation and pest control. Yet, focus on the role ballooning plays for dispersal has been given less attention.

**Progresses:** In this study, we review the research history of spider ballooning (which can be categorized into three periods) and summarize the progress that had been made which includes: the dominant groups and characteristics of ballooning spiders, understanding the three stages of ballooning (take-off, flight, and setting) and influencing factors, two prevalent theories explaining the mechanism of ballooning with four related models, and information on the collection of spiders as well as other research methods.

**Prospects:** In order to exclusively understand the significance of ballooning for population dispersal, research emphases are being put forward to strengthen the identification of ballooning spiders, better understanding the relationship between ballooning data with environmental factors, and to explore the whole process of spider ballooning (e.g., take-off, flight, and setting). We hope this study will serve as an important reference for knowledge popularization, resource protection and utilization of ballooning.

**Key words:** arthropod; dispersal; habitat; aerodynamic convection; atmospheric potential gradient

收稿日期: 2020-07-27; 接受日期: 2020-11-05

基金项目: 国家自然科学基金(31970410, 31672315)、辽宁省重点研发计划(2018103004)、辽宁省自然科学基金(20170540816)、辽宁省教育厅青年项目(LQN201701)和沈阳师范大学重大孵化项目(ZD201521)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhengguo@synu.edu.cn

种群扩散是指生物个体(或繁殖体)在不同栖息地中进行转移,并不断扩展种群空间的行为过程,具有重要的进化和生态意义(Kokko & López-Sepulcre, 2006; 王艳妮等, 2020)。扩散行为逐渐受到学者关注,并已经成为生态学研究中的一个重点领域。通过扩散行为能够避免同一栖息地的资源竞争(包括食物和配偶)和同类相残(Duffey, 1997; Bonte, 2013),提高资源利用效率,扩大种群的分布范围;还能避免种群均值化,降低自交率;而且从不适宜栖息地中迁移出去,促进基因流动(Thomas, 1996),有效保护了生物多样性。

从扩散的形式看,有近距离扩散和远距离扩散两种。就节肢动物而言,近距离扩散包括爬行(crawling)、下降(rappelling)(Hogg & Daane, 2018)等;远距离扩散包括迁飞(migration)、飞航(ballooning)(Morley & Robert, 2018)等。关于昆虫的迁飞已有大量的研究(如Johnson, 1960; 江幸福等, 2016; 周燕等, 2020)。相似于昆虫的迁飞行为,某些不具翅的节肢动物也能够借助自身产生的细丝来实现远距离扩散,即飞航。多种节肢动物存在飞航行为,如蜘蛛、叶螨、鳞翅目幼虫等(Bell et al, 2005; Stevens et al, 2019)。

众所周知,蜘蛛是陆地生态系统中最丰富的捕食性天敌,承担着生态平衡调控者的角色。蜘蛛的数量和分布直接与生态系统的功能相关,而飞航在决定蜘蛛群落规模和物种组成方面具有重要意义(Suter, 1999; Gillespie et al, 2012),尤其是一些受到干扰的环境(如农田系统)中,飞航显得更加关键。以农田生态系统为例,飞航蜘蛛是农田中主要的捕食者之一(Bishop & Riechert, 1990)。Hogg和Daane(2018)也指出蜘蛛飞航能力能够使得蜘蛛顺利到达农田系统,且群落的再建立还依赖于其对栖息地的适应性和种群竞争能力。蜘蛛飞航的具体过程如何?飞航机制又有哪些?本文回顾了蜘蛛飞航的研究历程,梳理了蜘蛛飞航的过程和影响因子,比较了目前流行的几种关于飞航机制的解释,并基于我国研究现状提出了蜘蛛飞航未来的研究方向。

## 1 蜘蛛飞航研究历程

蜘蛛飞航的研究最早可追溯到19世纪早期,Blackwall在1827年首次精确地记录了蜘蛛的飞航行为(Blackwall, 1827),同时代的Darwin也在其专

著中有过类似的描述(Darwin, 1845)。飞航作为一种非常有效的扩散方式,尽管这些年来受到学者们的青睐(Richter, 1970; Greenstone et al, 1985, 1987; Szymkowiak et al, 2007; Cho et al, 2018),但仍有许多问题尚未解决。在ISI Web of Science基本检索中以“spider balloon” “spider aerial” “spider aeronautic”作为检索词,检索到1950–2019年间的文献有590篇,去掉不相关的、重复的或关于螨类(spider mite)的结果,共得到相关文献332篇。统计发现,自1970年之后发文量逐年增加,尤其是2000年之后;近20年发文量占82.2%(图1)。

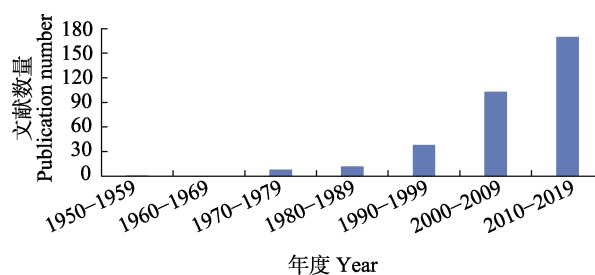


图1 历年发表的关于蜘蛛飞航的论文数

Fig. 1 No. of publications on spider ballooning among ages

国内关于蜘蛛飞航的论著极少,部分文献仅提及了飞航的功能作用,缺乏深入性研究。在中国知网期刊论文数据库、硕博论文数据库、会议论文数据库中搜索“蜘蛛飞航”,仅发现3篇文献。宋大祥(1983)首次在国内报道了日本学者调查的中国华南地区飞航蜘蛛的基本构成;陈毓祥(1986)观察了几种常见蜘蛛的飞航习性;郑国等(2011)报道了辽东地区飞航蜘蛛的多样性特征。

纵观已发表的文献资料,蜘蛛飞航的研究历程大致可分为三个阶段:第一阶段(1820s–1940s),主要是对飞航现象的观察以及对飞航机制的猜测与假设,以Blackwall (1827)、Darwin (1845)和Glick (1939)等为代表;第二阶段(1950s–1990s),更多关注飞航蜘蛛多样性及影响飞航的相关因子(如栖息地条件和气象因子),以Vugts和van Wingerden (1976)、Greenstone等(1987)和Weyman (1993)等为代表;第三阶段(2000s–),深入分析飞航影响因子,尝试构建飞航模型并提供验证飞航机制的试验证据,以Reynolds等(2006, 2007)、Morley和Robert (2018)等为代表,研究的广度和深度都明显增加。

笔者在Lee等(2015)的基础上, 将蜘蛛飞航的研究概括为如下几个方面(表1): (1)飞航的意义; (2)飞航蜘蛛的多样性; (3)飞航过程和影响因素; (4)飞航机制解析。在飞航过程和飞航机制方面所知甚少, 可能与这两个方面的研究相对较难开展有关。

## 2 飞航蜘蛛的多样性

### 2.1 飞航蜘蛛种类构成

许多科属的蜘蛛都有飞航行为, 目前已记录具有飞航行为的蜘蛛有27个科(表2)。有些研究明确记

表1 目前蜘蛛飞航研究中涉及的主要内容

Table 1 Main contents involved in the study of spider ballooning at present

主要内容 Main contents	关于内容的描述 Description on contents	参考文献 References
飞航的意义 Significance of ballooning	蜘蛛扩散 Dispersal of spiders	Bristowe, 1939; Glick, 1939; Bell et al, 2005
飞航蜘蛛的多样性 Diversity of ballooning-spiders	飞航蜘蛛组成及差异性 Composition and difference of spiders by ballooning	Greenstone, 1982; Greenstone et al, 1987; Schneider et al, 2001; Pearce et al, 2005; Blandenier, 2009; Lee et al, 2015
飞航过程和影响因素 Ballooning course and influencing factors	栖息地因子、气象因子、大气电场 Habitat factors, meteorological factors, and atmospheric electric field	Richter, 1970; van Wingerden & Vugts, 1974; Vugts & van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Bishop, 1990; Weyman, 1993; Bonte et al, 2003a; Morley & Robert, 2018
飞航机制解析 Analysis about spider ballooning	模型、机制 Model and mechanism	Humphrey, 1987; Suter, 1991, 1999; Reynolds et al, 2006, 2007; Gorham, 2013; Cho et al, 2018; Morley & Robert, 2018; Stevens et al, 2019

表2 目前已知的具有飞航行为的蜘蛛类群

Table 2 Known spider groups with ballooning behavior at present

科名 Family	种名 Species	研究区域 Study area	时间段 Time period	参考文献 References
漏斗蛛科 Agelenidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
近管蛛科 Anyphaenidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
园蛛科 Araneidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Argiope bruennichi</i>	德国哈勒(室内实验) Halle, Germany (laboratory experiments)	—	Walter et al, 2005
	<i>A. trifasciata</i> and <i>A. aurantia</i>	美国田纳西州 Tennessee, USA	4–5月 Apr. to May	Tolbert, 1977
	<i>Nephila pilipes</i>	新加坡乌敏岛(室内实验) Pulau Ubin, Singapore (laboratory experiments)	—	Lee et al, 2015
地蛛科 Atypidae	<i>Sphodros</i> spp.	美国北卡罗来纳州 North Carolina, USA	3月 Mar.	Coyle, 1983
管巢蛛科 Clubionidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
圆颚蛛科 Corinnidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
螳螂蛛科 Ctenizidae	<i>Ummidia</i> spp.	美国北卡罗来纳州 North Carolina, USA	4月 Apr.	Coyle, 1985
卷叶蛛科 Dictynidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
石蛛科 Dysderidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
隆头蛛科 Eresidae	<i>Stegodyphus mimosarum</i>	南非纳塔尔省 Natal, South Africa	11月 Nov.	Wickler & Seibt, 1986
	<i>S. dumicola</i>	纳米比亚温得和克 Windhoek, Namibia	1月 Jan.	Schneider et al, 2001
平腹蛛科 Gnaphosidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
栅蛛科 Hahniidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985

表2 (续) Table 2 (continued)

科名 Family	种名 Species	研究区域 Study location	时间段 Time period	参考文献 References
皿蛛科 Linyphiidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Erigone atra</i>	(室内实验) (laboratory experiments)	—	Bonte et al, 2008
光皿蛛科 Liocranidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier & Fürst, 1998
狼蛛科 Lycosidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Pardosa amentata</i> , <i>P. lugubris</i> , <i>P. monticola</i> , <i>P. nigriceps</i> , <i>P. palustris</i> , <i>P. prativaga</i> , <i>P. pullata</i> , and <i>P. purbeckensis</i>	荷兰(室内实验) The Netherlands (laboratory experiments)	—	Richter, 1970
	<i>P. ramulosa</i> and <i>P. tuoba</i>	美国旧金山 (室内实验) San Francisco, USA (laboratory experiments)	—	Greenstone, 1982
	<i>Allocosa senex</i> , <i>A. marindia</i> and <i>Schizocosa malitiosa</i>	乌拉圭卡内洛内斯Canelones, Uruguay	3–4月 Mar. to Apr.	Postiglioni et al, 2017
拟态蛛科 Mimetidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
米图蛛科 Miturgidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
蜜蛛科 Mysmenidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
类球蛛科 Nesticidae	—	中国岫岩Xiuyan, China	5–9月 May to Sept.	郑国等, 2011
猫蛛科 Oxyopidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
逍遥蛛科 Philodromidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
盗蛛科 Pisauridae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
跳蛛科 Salticidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
肖蛸蛛科 Tetragnathidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
球蛛科 Theridiidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
蟹蛛科 Thomisidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Xysticus</i> spp.	德国 (室内实验) Germany (laboratory experiments)	—	Cho et al, 2018
妩蛛科 Uloboridae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985

—表示文章中未记录蜘蛛具体种类。 — refers to no certain species of spider in references.

录了具体飞航种类, 如狼蛛科的*Pardosa ramulosa*和*P. tuoba* (Greenstone, 1982)和园蛛科的斑络新妇(*Nephila pilipes*) (Lee et al, 2015), 但大多是见于多

样性分析中。不同区域的飞航蜘蛛种类组成和丰富度存在差异。从全年的情况来看, 皿蛛科蜘蛛所占比例最高。Dean和Sterling (1985)在美国德克萨斯州



利用Johnson-Taylor吸虫塔采集飞航蜘蛛, 鉴定出18个科的蜘蛛, 采集个体数量居于前3位的分别是皿蛛科、园蛛科和猫蛛科。Blandenier和Fürst (1998)在瑞士农田景观中利用吸虫塔做过类似的研究, 共采集到13个科的蜘蛛, 前3位分别是皿蛛科、逍遥蛛科和园蛛科。一般来说, 皿蛛是飞航的优势类群, 个体数量常居首位, 许多学者的研究结果均支持这一结论(Blandenier, 2009; Simonneau et al, 2016)。然而, 从具体月份的飞航蜘蛛组成来看, 结果又有所不同。Greenstone等(1987)分别于6–10月在美国密苏里州和11月在澳大利亚新南威尔士州采集飞航蜘蛛, 发现在这两个地点皿蛛都是优势科, 所占比例分别为42%和52%。而Bishop (1990)在美国田纳西州橡树岭9–10月采集的结果显示蟹蛛是优势科, 占比为65%, 皿蛛科仅占9%。

在统计飞航蜘蛛丰富度时, 需考虑季节的差异。Duffey (1956)提到了蜘蛛飞航具有季节性, 不同季节或气候条件下其丰富度不同。飞航行为多发生在5–10月, 冬季获取的飞航蜘蛛个体数量最少(Salmon & Horner, 1977; Dean & Sterling, 1985)。Simonneau等(2016)比较了连续3年(2000–2002年)的飞航蜘蛛采集数据, 发现无论是成体还是幼体其春末夏初的采集量都是最大的。Toft (1995)基于连续7年的采集数据发现, 温暖季节的蜘蛛倾向于远距离飞航, 而在早春和晚秋蜘蛛更多地进行近距离运动。除了物种组成之外, 不同飞航群体性别比例也存在差异, 有些雄性居多(Thomas & Jepson, 1999)、有些雌性居多(Duffey, 1956)或者雌雄相近(Meijer, 1977); 在年龄结构方面, 往往幼体居多, 所占比例甚至高达90%以上(Horner, 1975; Bishop, 1990; Postiglioni et al, 2017)。

## 2.2 飞航蜘蛛的个体大小

蜘蛛个体形态是限制飞航的一个重要因子(Humphrey, 1987), 尤其是个体大小。如上所述, 皿蛛是飞航蜘蛛的主体类群, 而其重要特征之一就是个体小; 飞航群体中幼体居多也从侧面体现了飞航对于蜘蛛重量和大小的要求。有研究表明, 蜘蛛飞航频率的差异可能与其重量有关(Weyman, 1993)。有的学者对飞航蜘蛛的重量和体型进行了试验性研究, 发现飞航蜘蛛的重量一般介于0.2–1.0 mg之间(Greenstone et al, 1987); 郑国等(2011)调查发现辽宁东部地区飞航蜘蛛体型小于3 mm的占91.44%。

原蛛下目的蜘蛛同样具有飞航行为, 且个体都较新蛛下目蜘蛛略大(Coyle et al, 1985)。Coyle等(1985)发现*Ummidia* spp. (螳螂蛛科)和*Sphodros. atlanticus* (地蛛科)的重量分别是 $3.45 \pm 0.13$  mg ( $N = 9$ )、 $1.25 \pm 0.03$  mg ( $N = 15$ )。随着研究的深入, 一些学者认为较大个体同样能够进行飞航, 如隆头蛛科(Wickler & Seibt, 1986; Henschel et al, 1995; Schneider et al, 2001)、园蛛科(Lee et al, 2015)、蟹蛛科(Cho et al, 2018); 而且Wickler和Seibt (1986)提到*Stegodyphus. mimosarum* (隆头蛛科)重量最大能够达到150 mg, 体长接近12 mm。

尽管大个体蜘蛛也具有飞航行为, 但从飞航比例来看, 仍以小蜘蛛为主。Weyman等(1995)基于实验发现, 在农田生态系统中皿蛛科微蛛属(*Erigone*)的种类具备很强的飞航能力, 且飞航能够在各个季节、各种条件下进行。

## 3 蜘蛛飞航过程及影响因子

### 3.1 起飞–空中航行–降落

起飞(take-off)是蜘蛛飞航的首要步骤, 也是核心环节。目前学者们对蜘蛛飞航过程的研究重点也是蜘蛛的起飞, 因为这一环节更容易观察。Weyman (1993)提到蜘蛛不能直接从地上飞到空中, 需要到达高处(树枝或草丛)并进行预飞航。对于新蛛下目来说, 预飞航有两种形式: 一种是“脚尖式”(tip-toe), 即蜘蛛先爬到高处, 选好位置, 步足伸展, 尾部抬起并释放蛛丝(图2a); 另一种是“漂筏式”(dragline), 在蜘蛛爬到高处后, 通过蛛丝下降到一定高度, 然后再次释放蛛丝而实现飞行(图2b) (Bell et al, 2005; Sheldon et al, 2017; Cho et al, 2018)。还有一些原蛛下目的类群采用另一种漂筏式进行预飞航, 区别在于起飞时不释放蛛丝(Weyman, 1993)。目前鲜有文献比较两种预飞航方式在蜘蛛科属中所占比例及对后续飞航的影响。比较而言, “脚尖式”是一种更加主动(Richter, 1970)、更加进化的行为(Bell et al, 2005), 且同种蜘蛛可能只会采取其中的一种方式进行预飞航。

目前, 对于空中航行(flight)和降落(setting)两个环节还鲜有报道。Thomas等(2003)指出, 如果天气条件适宜, 蜘蛛启动飞航, 且能够在6小时内飞航30 km; 如果考虑连续飞航, 水平方向上能够达到3,200 km (Gressitt, 1965); 在垂直方向上能够到

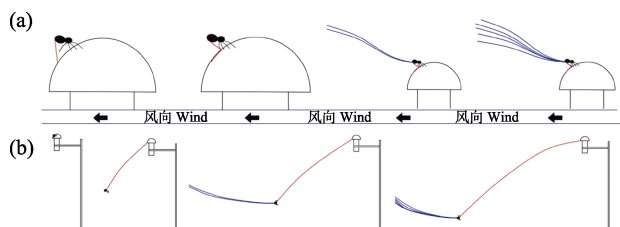


图2 飞航蜘蛛预飞航的两种方式(修改自Cho et al, 2018)  
(a) 脚尖式; (b) 漂筏式。红蓝色线都表示蛛丝, 红色蛛丝主要起到固定蜘蛛的作用, 蓝色蛛丝则参与飞航过程。

Fig. 2 Two ways of pre-ballooning of spiders (modified from Cho et al, 2018). a, Tiptoe; b, Dragline. Red and blue threads represent spider silk. The red ones are mainly related to the fixed function of spider and the blue ones take part in the course of ballooning.

达5 km (Foelix, 2011), 甚至在大气平流层也发现过飞航蜘蛛。不同蜘蛛的飞航能力不同, 整体来看结网型蜘蛛的飞航频率大于游猎型蜘蛛(Larivière & Buddle, 2011)。飞航者能利用不同长度的蛛丝实现对飞航距离和降落点的控制(Humphrey, 1987)。然而, Suter (1999)认为“飞航者是否能够实现对飞航过程的有效控制”仍然是不清楚的, 因为大气环境条件是不可预测的。Reynolds等(2006)更进一步指出, 在混乱气流中飞航者对扩散距离的控制力较弱。

到底是什么原因促使了飞航的终止, 目前也缺乏证据(Weyman, 1993; Pearce et al, 2005)。有报道称蜘蛛对飞航的落点无法进行选择(Bonte, 2013), 但也有学者持不同观点, 如Tolbert (1977)发现当降落点环境状况不理想时, 蜘蛛会再次飞航, 直至到达合适位点; 某些情况下, 蜘蛛甚至可以连续飞航超过6次。Greenstone (1982)基于简易的飞航平台, 研究了两种狼蛛(*Pardosa ramulosa*和*P. tuoba*)的飞航行为, 发现*P. ramulosa* (栖息地适宜性低)的飞航频率高于*P. tuoba* (栖息地适宜性高), 肯定了栖息地适宜性与飞航频率间的相关性。总的来说, 在某些刺激下, 蜘蛛开启飞航过程; 而蜘蛛飞航的终止同样需要在内、外源因子的作用下发生。

## 3.2 影响蜘蛛飞航的主要因子

### 3.2.1 内源性因子

在蜘蛛的生活史中, 飞航是其关键的策略。Marc等(1999)曾发现在一些特殊的阶段(如成体的繁殖期、幼体的群居-独居转变期), 随着一些内源性因子的作用蜘蛛会进行扩散。内源性因子主要包括繁殖需求、食物需求和栖息地空间需求, 已有文献

表明这些需求能够有效刺激并启动飞航(Bonte, 2013)。Toft (1995)推测蜘蛛夏季空中扩散行为更多地是在不同繁殖地间的长距离飞航。Weyman等(1994)考察了食物供应与蜘蛛飞航间的关系, 指出当食物不足时, 蜘蛛飞航频率增加, 反之则减少。通过飞航, 可避免在原生地的资源竞争和自相残杀, 能够实现蜘蛛群体在更大区域范围内的合理分布。

### 3.2.2 气象因子

如前所述, 20世纪中期, 学者们开始致力于研究引起蜘蛛飞航的关键因子, 尤其集中于外界刺激方面。气象因子(温度、湿度、风速等)、栖息地条件、大气电场等因子都会对蜘蛛飞航的各环节产生巨大影响。其中, 气象因子的研究最早也最深入。Duffey (1956)在英国牛津不同景观中研究蜘蛛飞航时, 就发现温度会影响飞航群体构成和飞航频率。Weyman (1993)综述了影响蜘蛛飞航的主要因子, 温度升降、湿度变化、气流运动、光强和压力等都曾被看作是蜘蛛飞航启动的刺激因素。当然, 目前普遍接受的观点是, 由太阳热量不均引起的空气对流能够启动飞航过程, 这是一种常见的飞航机制(见4.1.1)。当气象条件适宜蜘蛛起飞时, 飞航是一种非常有效的扩散方式(Reynolds et al, 2007)。

(1)温度。Duffey (1956)认为当温度上升且风小时, 蜘蛛飞航频率较高; Richter (1970)也发现当风速较小时(1.4 m/s), 蜘蛛飞航频率与温度间存在显著的正相关关系。在不同的温度下, 蜘蛛飞航频率是截然不同的, 如Bonte等(2003b)发现在20℃时黑微蛛(*Erigone atra*) (皿蛛科)飞航频率显著低于15℃时。温度对飞航的影响不仅体现在成体蜘蛛方面, 而且与幼蛛的关系也非常密切, 如Bonte等(2008)以黑微蛛为研究对象, 发现幼蛛发育温度能够强烈影响成体蜘蛛的扩散行为, 即当幼蛛在15℃时近距离扩散频率最低, 而在30℃时飞航频率最低。另外, 温差是否影响飞航也一度是学者们关注的问题, Duffey (1956)提出早晚温度差异无法解释飞航行为, 而Yeargen (1975)则认为蜘蛛飞航与最高温和最低温间温差有关。

(2)湿度。关于哪种湿度条件下蜘蛛倾向于飞航, 不同学者的观点不同, 如Nielsen (1932)认为高湿度条件对蜘蛛飞航有利, 而Bishop (1990)则持相反的意见; 但Vugt和van Wingerden (1976)则认为湿度不应该是一个重要因子。湿度对飞航的影响往往与

温度一起考虑, 温湿度可通过改变周围大气环境而影响飞航。Richter (1970)以4种豹蛛(*Pardosa* spp.)为例, 测试了不同温湿度组合对飞航的影响, 发现高温低湿的环境更利于飞航。

(3)风速。风是影响飞航的关键因子, 这是众多学者公认的结论, 且风速上限是3 m/s (Vugts & van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Suter, 1999)。Richter (1970)和Tolbert (1977)分别通过实验证明了蜘蛛偏爱的风速条件, 即实验条件下0.35–1.7 m/s, 自然条件下0.55–0.75 m/s。Simonneau等(2016)利用吸虫塔收集飞航蜘蛛, 并发现风速对于飞航蜘蛛的个体数量存在显著的负影响; 且风速达到5.5 m/s时, 蜘蛛几乎不飞航。

在微气候的调节作用下, 蜘蛛会启动飞航过程, 而且主要是对飞航起飞环节产生影响。Weyman (1993)一方面肯定了各气象因子在蜘蛛飞航方面的作用, 同时也建议进行更广泛的研究来寻找影响飞航的其他因子。

### 3.2.3 栖息地条件

栖息地条件对蜘蛛飞航的影响表现在两个方面: 第一, 在不同的栖息地中飞航蜘蛛组成结构不同。Pearce等(2005)对比了澳大利亚昆士兰州大豆田和非作物区的飞航蜘蛛组成, 发现每天大豆田中飞航蜘蛛密度(14.8头/m<sup>2</sup>)高于非作物区(7头/m<sup>2</sup>)。Hogg和Daane (2018)比较了美国加利福尼亚州葡萄园和周围橡树林地中飞航蜘蛛构成, 结果显示葡萄园中的蜘蛛个体数量比橡树林中多25%。Blandenier等(2013)利用11年的吸虫塔数据, 调查了25种飞航蜘蛛的物候特征, 并探究了物候特征与栖息地因子间的关系, 发现生活于较封闭和稳定环境中的蜘蛛扩散呈现单峰模型。第二, 不同栖息地条件下蜘蛛飞航频率不同。当栖息地不适宜时, 蜘蛛倾向于启动飞航, 如Tolbert (1977)提到的连续飞航。Richter (1970)提出: 栖息地连续、面积大时, 蜘蛛倾向于短距离运动; 而在不连续或稀少的栖息地中, 蜘蛛会倾向于飞航以寻求新的栖息地。Greenstone (1982)和Postiglioni等(2017)的研究支持这一观点。Postiglioni等(2017)统计了3种狼蛛(*Allocosa senex*、*A. marindia*和*S. malitiosa*)的预飞航行为, 认为相比于泛化种, 栖息地特有种或处于破碎化栖息地中的种类具有更高的飞航频率。但也有学者认为栖息地空间异质性会降低飞航频率, 因为扩散到不适宜栖

息地的风险增加了(Weyman et al, 2002)。Bonte等(2003a)也发现在破碎化栖息地中, 飞航方向性控制较差会直接导致远距离扩散成本增加, 因而窄域分布的物种具有较低的飞航频率。

### 3.2.4 大气电场

即使在晴朗的天气下, 大气中也经常存在着带电粒子。引起大气中分子电离的主要原因是贯穿整个大气的宇宙射线、高层大气中的太阳紫外辐射、低层大气中由地壳内的天然放射性物质发出的射线及人工放射性等(张三慧, 2009)。晴天时, 区域中的大气电场都指向下方, 地表附近的平坦地面上电场强度在100–200 V/m之间。大气电场强度随高度的增加而减小, 从而形成了大气电势梯度(atmospheric potential gradient, APG)。Wilson于1903年在*Nature*发表*Atmospheric electricity*的文章证实APG是广泛存在的。已有学者证实APG在昆虫传粉行为、昆虫间通信方面的作用(Clarke et al, 2013), 但关于APG对蜘蛛飞航影响的研究还较少。Gorham (2013)指出当蛛丝带电时, APG所产生的静电力能够实现飞航过程。Morley和Robert (2018)首次开展了蜘蛛电感受实验, 进一步证实了APG在蜘蛛飞航中的作用, 确认电场作用力足以驱动蜘蛛的飞航。

究竟什么原因引起了蜘蛛飞航? Vugts和van Wingerden (1976)认为当温度升高且风速低时, 蜘蛛飞航频率大量增加; Weyman (1993)提到大气压力的增加会导致温度升高和风速降低, 据此推测大气压力的变化才是蜘蛛飞航的真正原因。另外, 如果把植被因子也考虑进去, 问题会更加复杂, 因为植被上的微环境存在差异(如各项环境因子、大气电场等条件都不一致), 导致刺激蜘蛛飞航的因子也会有所不同。

结合一些学者的研究结果, 笔者推测蜘蛛飞航动力可能同时来自热对流、风、电场, 也许还有其他未知因子, 如Greenstone (1990)认为蜘蛛飞航向上的力可能来自于热对流, 也可能来自于风(向上的分力); Gorham (2013)认为静电力和空气对流一起提供了蜘蛛飞航向上的力, 而且相比于空气动力, 静电力贡献较小。Duffey (1956)及van Wingerden和Vugts (1974)都提到如果承认蜘蛛飞航是主动行为, 那么基于利益最大化原则, 理想的飞航条件是晚上降温后转暖、微风和近地面不稳定的气层环境。

另外, 蜘蛛怎么感受环境而实现飞航? 如上所



述, 学者们认为温度、湿度、风、大气压力、大气电场等因子都是飞航的影响因子, 并相应地提出了诸多的感受器, 如温度和湿度感受器(Foelix, 1985)、表皮张力感受器(Barth, 1985)、压力感受器(Weyman, 1993)、听毛(Morley & Robert, 2018)。其中有关听毛的研究最早。听毛是一种振动感受器, 广泛存在于节肢动物的足上, 环境中任何特定物体的位置改变而引发的空气振波均能刺激听毛产生一系列相应的反应(Humphrey, 1987; Barth, 2000), 但听毛作为蜘蛛飞航感受器的研究才刚刚起步。

## 4 蜘蛛飞航机制解析

### 4.1 两种理论的博弈

在飞航机制方面, 目前普遍存在两种观点, 即空气动力理论(aerodynamics theory) (Blackwall, 1927; Greenstone, 1990; Cho et al, 2018)和大气静电理论(atmospheric electrostatic theory) (Murray, 1830; Gorham, 2013; Morley & Robert, 2018)。前者认为空气对流是蜘蛛起飞的主要驱动力; 而后者则认为大气电场的作用才是导致蜘蛛飞航的关键。实际上, 在著名的贝格尔号的第二次航行中(1831–1836年), Darwin曾观察到两类蜘蛛存在飞航行为, 小的个体约2–3 mm, 另外一种稍大个体约7 mm, 并在其论著中有如下描述(Darwin, 1845): 小蜘蛛从尾部发出一条丝, 然后迅速水平飞出; 大个体蜘蛛站在杆上, 同时发出4–5条蛛丝, 然后快速消失。Darwin曾推测, 空气对流对小蜘蛛的飞航起关键作用; 而大个体蜘蛛的飞航似乎与静电排斥有关。

#### 4.1.1 空气动力理论

空气动力理论的基本观点是: 蜘蛛在一条(或数条)蛛丝的牵引下, 能够在上升气流的作用下向上运动(Blackwall, 1927)。从20世纪中期开始, 这一理论逐渐受到重视, 学者们发表了大量文章解释蜘蛛飞航的启动行为, 并分析飞航影响因子, 提出了飞航启动模型等(Duffey, 1956; van Wingerden & Vugts, 1974; Vugts & van Wingerden, 1976; Humphrey, 1987)。Greenstone (1990)则进一步基于实验证实了风在飞航启动中的作用, 发现热对流与蜘蛛飞航存在显著负相关关系, 但风速和飞航存在正相关关系。Cho等(2018)观察了蟹蛛(*Xysticus* spp., 10–25 mg)的飞航行为, 发现在近地气层中, 上升动力不是由热对流来提供, 而是由切变风产生的混乱

气流来完成。

#### 4.1.2 大气静电理论

随着飞航机制的深入研究, 有学者对空气动力理论产生了质疑, 并提出了如下问题: (1)飞航蜘蛛的数百条蛛丝如何形成扇形的蛛丝结构, 而且蛛丝间保持分离? (2)飞航蜘蛛如何能够快速释放蛛丝, 是否有外力参与? (3)在极低的风速条件下, 蜘蛛如何获得非常高的起飞速度? (4)大个体蜘蛛的飞航中, 到底需要多少(或多长)的蛛丝来参与?

大气静电理论首先是Murray于1830年提出的, 基本观点是广泛存在的大气电势梯度(APG)能提供足够的静电力使得蜘蛛飞航。关于大个体蜘蛛的飞航, 对于穹蛛(*Stegodyphus* spp.)的研究最多, 如Wickler和Seibt (1986)曾观察到(*S. mimosarum*) (85–150 mg)具有飞航行为, 这个重量明显超出了基于空气对流的界限。Schneider等(2001)以另一种穹蛛(*S. dumicola*)为例, 得到了类似的结果, 推测可能是在静电的作用下启动了飞航。蜘蛛蛛丝从纺器喷出时能够迅速带电, 从而导致整个蛛丝间存在静电排斥, 在静电排斥的作用下, 数百条蛛丝形成了一个三角形的结构, 并给蜘蛛提供一种向上的分力。相比于空气动力理论, 这一理论一直未受到关注, 更谈不上量化层次。Morley和Robert (2018)以微蛛属(*Erigone*)蜘蛛为例, 统计了在两个APG梯度(1.25 kV/m和6.26 kV/m)下两种预飞航行为(tiptoe和dragline)的差异, 并发现电场的有无可以引起飞航蜘蛛向上或向下运动; 且比较了蜘蛛听毛在感受风、电场时所产生飞航行为的差异性。

### 4.2 常见的数学模型

蜘蛛起飞需要一个向上的分力, 而这个分力可能来自于热对流(也有风的作用)或者静电场。有的学者基于模型来模拟飞航的起飞动作, 用来找出完成起飞所需的最小指标。常见的有如下几种模型:

Humphrey (1987)结合物理学首次提出了一个数学模型, 此模型对于解释飞航行为具有重要意义(图3a)。模型中把飞航者看作一个球形物体, 并连接到固定长度的丝线上。飞航者在空中飞航的时间和距离都与其终端速度相关, 而终端速度主要与飞航者的质量和丝线长度有关。

$$(V_z)_{\min} = mg[\ln(2l/d) - 0.72]/\pi^2 \mu l \quad (1)$$

式中,  $(V_z)_{\min}$ 为用于启动飞航的垂直方向最小速度



(m/s);  $m$ 为蜘蛛质量(mg);  $d$ 和 $l$ 分别为蛛丝的直径(μm)和长度(m);  $u$ 为空气黏度。

Suter (1991)在Humphrey (1987)的公式基础上, 简化了表达:

$$V_{sb} = W / (11.5LW^{0.094} + 1.94W^{0.366}) \quad (2)$$

式中,  $V_{sb}$ 为用于启动飞航的垂直方向速度(m/s);  $W$ 为蜘蛛重量(μN;  $1 \mu\text{N} \approx 0.1 \text{ mg}$ );  $L$ 为蛛丝长度(m)。

Reynolds等(2006)对Humphrey (1987)模型提出了质疑, 认为蛛丝不可能是僵直的, 而且在湍流中甚至会出现扭曲现象, 并使蛛丝呈现各种形状。基于此, 他们提出了一个新的模型(图3b), 其中蛛丝是可变的和可延伸的; 并指出湍流环境中蜘蛛飞航不依赖于蛛丝的长度, 认为飞航的距离与蛛丝长度关系很小。

$$F_i = m_i \tau_s^{-1} (u_i - v_i) + K(p_{i,i-1} s_{i,i-1} + p_{i,i+1} s_{i,i+1}) + m_0 g \delta_{i,0} \quad (3)$$

式中,  $m_0$ 为蜘蛛质量(mg);  $m_i$ 为各个节点的质量( $m_i = m_s/N$ , mg);  $u_i$ 为当地空气速度;  $\tau_s$ 为蛛丝的空气动力学响应时间;  $v_i$ 为蜘蛛从第1个节点 $i=1$ 到第 $N$ 个节点 $i=N$ 的速度集合;  $K$ 为弹性常数;  $\delta_{i,0}$ 为克罗内克函数;  $p_{i,i+1}$ 为连接节点 $i$ 、 $i+1$ 的单位向量集合;  $s_{i,i+1}$ 为在节点 $i$ 、 $i+1$ 上实际分离值和平衡分离值间的差异。

Zhao等(2017)基于浸入边界算法对飞航过程进行二维模拟, 发现在不稳定大气中飞航者能通过蛛丝感知漩涡震动从而实现持续飞航, 侧面支持了Reynolds等(2006)的观点。

Gorham (2013)承认APG的存在, 并基于电场和电势, 给出了静电场模型和电量模型。

$$E(h) = E_0 e^{-\alpha h} \quad (4)$$

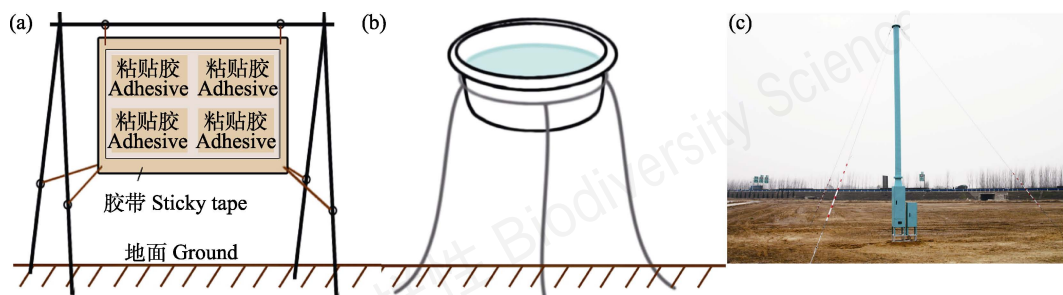


图4 飞航蜘蛛的3种采集方法。(a)粘贴法; (b)水域陷阱法; (c)吸虫塔(照片由李学军提供)。

Fig. 4 Three ways to capture ballooning spiders. (a) Sticky traps; (b) Water traps; (c) Suction traps (photo provided by Xuejun Li).

$$Q_{\text{req}} = m(\beta + g)/E_0 \quad (5)$$

式中,  $E(h)$ 为电场强度(V/m);  $E_0$ 为 $h=0$ 时电场强度, 即 $-120 \text{ V/m}$ ;  $\alpha$ 为常数, 值为 $3 \times 10^{-4}$ ;  $h$ 为高度(m);  $Q_{\text{req}}$ 为用于启动飞航的电量;  $m$ 为蜘蛛质量(mg);  $\beta$ 为垂直方向初始加速度, 值为 $3-6 \text{ m/s}^2$ 。

## 5 蜘蛛飞航研究的主要方法和技术

### 5.1 飞航蜘蛛获取方法

飞航蜘蛛的获取是研究其多样性、扩散的前提, 截至目前常用的方法包括粘贴法(sticky traps)、陷阱法(traps)、吸虫塔(suction traps) (图4)等。实际上, 这3种方法都是基于陷阱法原理, 只是捕获蜘蛛的具体过程略有区别。

(1)粘贴法。这是较早使用的一种方法, 就是利用粘贴板捕获蜘蛛。在进行设置时, 一般会把粘贴板放置于离地1-2 m的高处, 并在粘贴板的外围固定胶带条, 以避免地面蜘蛛爬入而被收集(图4a)。

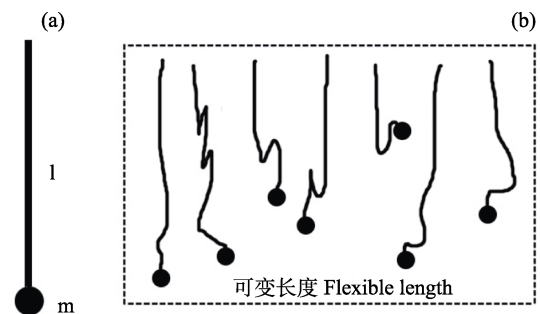


图3 飞航蜘蛛两种模型(修改自Reynolds et al, 2006)。(a) Humphrey模型; (b) Reynolds模型。

Fig. 3 Two models of ballooning spiders (modified from Reynolds et al, 2006). (a) Humphrey model; (b) Reynolds model.

Greenstone等(1985)在美国密苏里州大豆田中成功运用两种粘贴陷阱(水平横线、垂直面板),持续18周捕获飞航蜘蛛,并比较了两种方法的差异性。

Hogg和Daane (2018)在美国加利福尼亚州葡萄园和橡树林两种景观中利用粘贴法、地面陷阱法、枝叶敲击法分别收集了空中(飞航蜘蛛)、地面、枝叶上的蜘蛛数量,发现两种景观中最多的飞航蜘蛛类群都是结网型,而且游猎型蜘蛛飞航频率较低。

(2)陷阱法。利用各种形式的陷阱来实施捕获,如飞机陷阱(airplane traps)、网陷阱(net traps)、旋转陷阱(rotary traps)、水域陷阱(water traps) (图4b)和瓶陷阱(bottle traps)等。Felt (1928)首次利用飞机陷阱法收集了空中的昆虫标本, Glick (1939)沿用此法在美国密西西比州Tallulah收集5年,在20–15,000英尺的高度上共收集到3万余份昆虫和蜘蛛标本。网陷阱往往与粘贴法、飞机陷阱等结合使用,如Reling和Taylor (1984)比较了4种网陷阱的优缺点,并在152–610 m的高度进行了连续2年的收集试验,确认了其有效性。Topping和Sunderland (1995)使用旋转陷阱(Topping et al, 1992)、水域陷阱和吸虫塔法(见下文)来采集飞航蜘蛛,并基于4–11月小麦田中的采集数据比较了3种方法的异同点。Pearce等(2005)分别用水域陷阱法和地面陷阱法在澳大利亚昆士兰州大豆田收集飞航蜘蛛和地面蜘蛛,并比较了二者的群落组成差异。

预飞航是蜘蛛飞航启动前的重要行为,与后续的飞航密切相关;而在预飞航时,蜘蛛往往会先向高处爬行。Thorbek等(2002)使用BI参数(ballooning index, 与蜘蛛预飞航时向上爬行有关)来考察预飞航行为,发现BI参数与吸虫塔法获取的数据存在相关性,且简单、可靠。Woolley等(2007)提出一种新的获取预飞航蜘蛛的方法——瓶陷阱法;且发现该方法获取的蜘蛛数量能够达到粘贴法的8倍左右。Woolley等(2016)成功使用上述方法,在英格兰南部农田中开展了18个月的连续收集试验,发现飞航蜘蛛中部分类群与地面采集量间存在正相关关系。

(3)吸虫塔法。吸虫塔是当前欧美等国用于节肢动物动态监控和预警的大型植保测报设备,已经在欧洲和北美形成了比较成熟的监控预警网络系统。在蜘蛛监测方面, Horner (1975)在美国俄克拉荷马州利用2台吸虫塔研究了飞航蜘蛛中跳蛛科的年际

分布。众多学者利用吸虫塔来获取飞航蜘蛛的数据,如Blandenier (2009)基于瑞士观察站11年的吸虫塔数据,研究了破碎农田景观中飞航蜘蛛的多样性及长期的气候格局效应。Simonneau等(2016)利用吸虫塔研究了农田景观中蜘蛛飞航的决定因素,并成功测试了几个与飞航时间节点有关的假说。

2008年以来,我国陆续在东北、华北、华中、华东、西北等地布局,共安装了21台吸虫塔(图4c),初步构建成功覆盖我国小麦和大豆主要产区的节肢动物监测预警系统(乔格侠等, 2011)。部分学者已经利用吸虫塔来研究蜘蛛的多样性和活动规律,如郑国等(2011)利用吸虫塔调查了辽宁东部地区飞航蜘蛛的群落组成及特征,发现成熟蜘蛛个体中,皿蛛科和肖蛸蛛科占有较大比例,且8月上旬至9月上旬飞航蜘蛛的个体数量显著高于其他时期。

## 5.2 飞航机制研究的技术手段

20世纪末期,学者们开始利用多种手段和方法尝试模拟蜘蛛飞航过程,探索飞航机制。首先,在实验性工作的基础上,结合物理学知识尝试并构建了诸多数学模型,如Humphrey模型(1987)、Reynolds模型(2006)、Gorham模型(2013)等。模型具有简单化和直观化等特点,而多学科交叉研究能够对飞航过程和飞航机制进行深入和细致地探索。另外,有些学者在野外或实验室条件下,人为搭建蜘蛛飞航平台,对蜘蛛飞航动态进行精确监测。平台构建的优势是可以真实地观察到蜘蛛的飞航过程,实现对各环节的严格把控。如Walter等(2005)对Follner和Klarenberg (1995)的观点提出质疑,在实验条件下验证了横纹金蛛(*Argiope bruennichi*)二龄幼蛛的飞航行为,并指出了飞航不是强制性的行为。Lee等(2015)首次在控制条件下验证了斑络新妇一龄幼蛛的飞航行为,同时肯定了飞航在种群扩散中的意义和价值。Cho等(2018)通过人为平台模拟实验,积累了大个体蜘蛛飞航的实验性数据。Morley和Robert (2018)则在人为构建蜘蛛飞航平台的基础上模拟了大气电场,利用激光多普勒测振仪(laser Doppler vibrometry, LDV)对比研究了蜘蛛听毛在应对大气电场和风时的响应差异。总的来说,目前飞航机制研究中的技术手段还相当有限,相关研究也不是很多,如何更广泛地开展这方面的研究并提出更优的方法,是我们迫切需要解决的问题。

## 6 小结与展望

### 6.1 飞航是蜘蛛参与维持生态平衡的重要方式

蜘蛛是生态系统(尤其是农田)中重要的天敌,在减少害虫威胁、增加农业产量、维持生态平衡等方面具有举足轻重的作用(Marc et al, 1999)。大多数蜘蛛是肉食性的(Foelix, 2011)。Nyffeler和Birkhofer (2017)报道蜘蛛每年吃掉的猎物总量约为4–8亿吨。飞航蜘蛛是受害虫威胁的农田系统中的首批捕食者,能够有效控制害虫的指数式增长(Sunderland et al, 1986)。Bishop和Riechert (1990)发现农田中约50%的蜘蛛来源于飞航;据初步估算在4个月的生长季中,每天每平方米农田中飞航蜘蛛数量至少达到0.18头。通过飞航扩散,蜘蛛在不同空间上重新分布;而且由于生活史、行为或应对外界刺激方式的差异,会导致蜘蛛产生不同的空间扩散格局(Woolley et al, 2016)。飞航作为一种有效的扩散方式,当农田中蜘蛛数量上升并达到足够数量时,无疑会对猎物和农田产量产生巨大影响(Suter, 1999; Bell et al, 2005)。

### 6.2 未来研究方向和重点领域

针对目前研究现状,笔者认为以后的工作重点应该立足于以下两个方面:

(1)深入蜘蛛多样性研究。一方面利用DNA条形码等技术,查清飞航蜘蛛种类,并归纳飞航蜘蛛总体特征。如前所述,皿蛛作为飞航蜘蛛的优势类群,与其个体大小直接相关,是否也与皿蛛的结网特性(结网型蜘蛛种类最多)相关,有待后续研究。另一方面,利用多种方法分析飞航蜘蛛群体与环境因子间关系。利用不同采集法可以获得大量的、长期的飞航蜘蛛数据,如何对这些数据进行深层次挖掘,是未来研究的一个重要方面。如Blandenier等(2014)基于11年的调查数据,采用非参数相关分析法探索了飞航蜘蛛数量高峰与气象因子间的关系。Simonneau等(2016)基于法国布列塔尼农田景观中2000–2002年吸虫塔采集数据,利用广义线性模型分析了物候和气象变量对飞航蜘蛛数量的影响。


(2)鼓励多学科交叉,探索新的方法和技术,揭秘蜘蛛飞航全过程。无论是飞航模型的提出,还是飞航机制的解析,都离不开数学、物理等学科的共同参与。自然界任何一个生物过程都不是简简单单


的,其中包含着特定的规律性、复杂性,而从复杂的现象中找到规律,需要多学科知识的综合。飞航过程目前还有许多疑问无法解答,迫切需要新方法和技术的涌现和应用。正如南非生物学家Sydney Brenner曾经说过的:科学上的任何进展均离不开新的技术、新的发现和新的想法,而且新的技术可能处于首位。

飞航究竟是属于主动行为还是被动行为呢?这是飞航过程中一个值得讨论的问题。多数学者认为蜘蛛飞航属于被动行为(Bonte et al, 2003a; Szymkowiak et al, 2007; Blandenier et al, 2014),因为在飞航的方向、速度、距离等方面都缺乏控制(Vugts & van Wingerden, 1976)。然而Bell等(2005)指出飞航者会对环境条件进行选择,在最大可能成功扩散的情况下才启动飞航。Cho等(2018)也曾谈到蜘蛛飞航不是被动地、简单地依赖于风速条件的随机过程,而是会主动抬起前足评价环境情况(持续时间5–8秒),并对起飞时间点进行主动选择的行为过程。另外也有报道称蜘蛛可以通过改变蛛丝的长度来对飞行时间和高度进行一定控制(Greenstone et al, 1985)。蜘蛛还可以对落点进行选择,当落点不理想时,甚至可以连续飞行超过6次(Tolbert, 1977)。从这些例证来看,笔者倾向于认为飞航属于主动行为,因为在飞航目的、飞航前准备、飞航过程及目的地选择中都有一定的主观性,但未来需要开展更多的相关研究进一步证明。

### ORCID

武鹏峰  <https://orcid.org/0000-0001-5617-6708>

Abid Ali  <https://orcid.org/0000-0003-3674-7811>

郑国  <https://orcid.org/0000-0002-9735-9700>

### 参考文献

- Barth FG (1985) Slit sensilla and the measurement of cuticular strains. In: Neurobiology of Arachnids (ed. Barth FG), pp. 162–188. Springer, Berlin.
- Barth FG (2000) How to catch the wind: Spider hairs specialized for sensing the movement of air. *Naturwissenschaften*, 87, 51–58.
- Bell JR, Bohan DA, Shaw EM, Weyman GS (2005) Ballooning dispersal using silk: World fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95, 69–114.
- Bishop L (1990) Meteorological aspects of spider ballooning. *Environmental Entomology*, 19, 1381–1387.
- Bishop L, Riechert SE (1990) Spider colonization of



agroecosystems: Mode and source. *Environmental Entomology*, 19, 1738–1745.

- Blackwall J (1827) Observations and experiments, made with a view to ascertain the means by which the spiders that produce gossamer effect their aerial excursions. *Transactions of the Linnean Society of London*, 15, 449–459.
- Blandenier G, Fürst PA (1998) Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh.
- Blandenier G (2009) Ballooning of spiders (Araneae) in Switzerland, general results from an eleven-year survey. *Arachnology*, 14, 308–316.
- Blandenier G, Bruggisser OT, Rohr RP, Bersier LF (2013) Are phenological patterns of ballooning spiders linked to habitat characteristics? *Journal of Arachnology*, 41, 126–132.
- Blandenier G, Bruggisser OT, Bersier LF (2014) Do spiders respond to global change? A study on the phenology of ballooning spiders in Switzerland. *Ecoscience*, 21, 79–95.
- Bonte D, Vandenbroecke N, Lens L, Maelfait JP (2003a) Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270, 1601–1607.
- Bonte D, Deblauwe I, Maelfait JP (2003b) Environmental and genetic background of tiptoe-initiating behaviour in the dwarfspider *Erigone atra*. *Animal Behaviour*, 66, 169–174.
- Bonte D, Travis MJM, De Clercq N, Zwertvaegher I, Lens L (2008) Thermal conditions during juvenile development affect adult dispersal in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 17000–17005.
- Bonte D (2013) Cost–benefit balance of dispersal and the evolution of conditional dispersal strategies in spiders. In: *Spider Ecophysiology* (ed. Nentwig W), pp. 67–78. Springer, London.
- Bristowe WS (1939) *The Comity of Spiders*. Quarith Ltd, London.
- Chen YX (1986) Observation of habits of ballooning spiders. *Chinese Journal of Zoology*, 21(3), 37–39. (in Chinese) [陈毓祥 (1986) 蜘蛛飞航习性观察. *动物学杂志*, 21(3), 37–39.]
- Cho M, Neubauer P, Fahrenson C, Rechenberg I (2018) An observational study of ballooning in large spiders, Nanoscale multifibers enable large spiders' soaring flight. *PLoS Biology*, 16, e2004405.
- Clarke D, Whitney H, Sutton G, Robert D (2013) Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. *Science*, 340, 66–69.
- Coyle FA (1983) Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology*, 11, 283–286.
- Coyle FA (1985) Ballooning behaviour of *Ummidia* spiderlings (Araneae, Ctenizidae). *Journal of Arachnology*, 13, 137–138.
- Coyle FA, Greenstone MH, Hultsch AL, Morgan CE (1985) Ballooning mygalomorphs: Estimates of the masses of *Sphodros* and *Ummidia* ballooners (Araneae: Atypidae, Ctenizidae). *Journal of Arachnology*, 13, 291–296.
- Darwin CR (1845) *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of H. M. S. Beagle Round the World, under the Command of Capt. Fitz Roy, R. N.*, 2nd edn. John Murray, London.
- Dean DA, Sterling WL (1985) Size and phenology of ballooning spiders at two locations in Eastern Texas. *Journal of Arachnology*, 13, 111–120.
- Duffey E (1956) Aerial dispersal in a known spider population. *Journal of Animal Ecology*, 25, 85–111.
- Duffey E (1997) Spider adaptation to artificial biotopes: The fauna of percolating filter beds in a sewage treatment works. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1190–1202.
- Felt EP (1928) Dispersal of insects by air currents. *New York State Museum Bulletin*, 274, 59–129.
- Foelix RF (1985) Mechano- and chemoreceptive sensilla. In: *Neurobiology of Arachnids* (ed. Barth FG), pp. 4187. Springer, Berlin.
- Foelix RF (2011) *Biology of Spiders*, 3rd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Follner K, Klarenberg AJ (1995) Aeronautic behaviour in the wasp-like spider, *Argiope bruennichi* (Scopoli) (Araneae, Argiopidae). *Proceedings of the 15th European Colloquium of Arachnology*, Ceske Budejovice.
- Gillespie RG, Baldwin BG, Waters JM, Fraser CI, Nikula R, Roderick GK (2012) Long-distance dispersal: A framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 47–56.
- Glick PA (1939) The distribution of insects, spiders, and mites in the air. *United States Department of Agriculture, Technical Bulletin*, 673, 1–150.
- Gorham PW (2013) Ballooning spiders, the case for electrostatic flight. <https://arxiv.org/pdf/1309.4731v1.pdf>. (accessed on 2020-07-10)
- Greenstone MH (1982) Ballooning frequency and habitat predictability in two wolf spider species (Lycosidae, *Pardosa*). *The Florida Entomologist*, 65, 83–89.
- Greenstone MH, Morgan CE, Hultsch AL (1985) Spider ballooning: Development and evaluation of filed trapping methods (Araneae). *Journal of Arachnology*, 13, 337–345.
- Greenstone MH, Morgan CE, Hultsch AL (1987) Ballooning spiders in Missouri, USA, and New South Wales, Australia, family and mass distributions. *Journal of Arachnology*, 15, 163–170.
- Greenstone MH (1990) Meteorological determinants of spider ballooning: The roles of thermals vs. the vertical windspeed gradient in becoming airborne. *Oecologia*, 84, 164–168.
- Gressitt JL (1965) Biogeography and ecology of land

- arthropods of Antarctica. In: Biogeography and Ecology in Antarctica (eds van Miegheem J, van Oye P), pp. 431–490. Springer, Dordrecht.
- Henschel JR, Schneider J, Lubin YD (1995) Dispersal mechanisms of *Stegodyphus* (Eresida): Do they balloon? Journal of Arachnology, 23, 202–204.
- Hogg B, Daane K (2018) Aerial dispersal ability does not drive spider success in a crop landscape. Ecological Entomology, 43, 683–694.
- Horner NV (1975) Annual aerial dispersal of jumping spiders in Oklahoma (Araneae, Salticidae). Journal of Arachnology, 2, 101–105.
- Humphrey JAC (1987) Fluid mechanic constraints on spider ballooning. Oecologia, 73, 469–477.
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ (2016) Research advances and perspectives on migration-induced mechanisms promoting outbreaks of major Lepidopteran insect pests in China. Scientia Sinica Vitae, 46, 565–572. (in Chinese with English abstract) [江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智 (2016) 中国主要鳞翅目农业害虫迁飞致灾机制研究与展望. 中国科学: 生命科学, 46, 565–572.]
- Johnson C (1960) A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. Nature, 186, 348–350.
- Kokko H, López-Sepulcre A (2006) From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. Science, 313, 789–791.
- Larivière M, Buddle CM (2011) Ballooning propensity of canopy and understorey spiders in a mature temperate hardwood forest. Ecological Entomology, 36, 144–151.
- Lee VMJ, Kuntner M, Li DQ (2015) Ballooning behavior in the golden orbweb spider *Nephila pilipes* (Araneae: Nephilidae). Frontiers in Ecology and Evolution, 3, 1–5.
- Marc PA, Canard A, Ysnel F (1999) Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. Agriculture, Ecosystems & Environment, 74, 229–273.
- Meijer J (1977) The immigration of spiders (Araneida) into a new polder. Ecological Entomology, 2, 81–90.
- Morley EL, Robert D (2018) Electric fields elicit ballooning in spiders. Current Biology, 28, 2324–2330.
- Murray J (1830) Researches in Natural History, 2nd edn. John Murray, London.
- Nielsen E (1932) The Biology of Spiders. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- Nyffeler M, Birkhofer K (2017) An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. The Science of Nature, 104, 30.
- Pearce S, Zalucki MP, Hassan E (2005) Spider ballooning in soybean and non-crop areas of southeast Queensland. Agriculture, Ecosystems & Environment, 105, 273–281.
- Postiglioni R, Aisenberg A, Carlozzi A, Bidegaray-Batista L (2017) The dark side of ballooning: Nocturnal aerial dispersal in wolf spiders from the South American coastline. Arachnology, 17, 312–316.
- Qiao GX, Qin QL, Liang HB, Cao YZ, Xu GQ, Gao ZL, Xu WJ, Wu YQ, Li XJ, Zhao ZW, Cheng XY (2011) A new aphid-monitoring network system based on suction trapping and development of “green techniques” for aphid management. Chinese Journal of Applied Entomology, 48, 1596–1601. (in Chinese with English abstract) [乔格侠, 秦启联, 梁红斌, 曹雅忠, 许国庆, 高占林, 徐伟钧, 武予清, 李学军, 赵章武, 成新跃 (2011) 蚜虫新型预警网络的构建及其绿色防控技术研究. 应用昆虫学报, 48, 1596–1601.]
- Reling D, Taylor RAJ (1984) A collapsible tow net used for sampling arthropods by airplane. Journal of Economic Entomology, 77, 1615–1617.
- Reynolds AM, Bohan DA, Bell JR (2006) Ballooning dispersal in arthropod taxa with convergent behaviours: Dynamic properties of ballooning silk in turbulent flows. Biology Letters, 2, 371–373.
- Reynolds AM, Bohan DA, Bell JR (2007) Ballooning dispersal in arthropod taxa: Conditions at take-off. Biology Letters, 3, 237–240.
- Richter CJ (1970) Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). Oecologia, 5, 200–214.
- Salmon JT, Horner NV (1977) Aerial dispersion of spiders in North Central Texas. Journal of Arachnology, 5, 153–157.
- Schneider JM, Roos J, Lubin Y, Henschel JR (2001) Dispersal of *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae): They do balloon after all! Journal of Arachnology, 29, 114–116.
- Sheldon KS, Zhao LH, Chuang A, Panayotova IN, Miller LA, Bourouiba L (2017) Revisiting the Physics of Spider Ballooning. Women in Mathematical Biology, 8, 163–178.
- Simonneau M, Courtial C, Pétilion J (2016) Phenological and meteorological determinants of spider ballooning in an agricultural landscape. Comptes Rendus Biologies, 339, 408–416.
- Song DX (1983) Ballooning spiders over the East China Sea. Chinese Journal of Zoology, 18(3), 50. (in Chinese) [宋大祥 (1983) 东海上空의 飞航蜘蛛. 动物学杂志, 18(3), 50.]
- Stevens T, Zhao LH, Courtney R, Zhang W, Miller L (2019) Flying spiders: Effects of the dragline length and the spider mass in free-fall. Proceedings of ASME-JSME-KSME 2019 8th Joint Fluids Engineering Conference, July 28–August 1, 2019, San Francisco.
- Sunderland KD, Fraser AM, Dixon AFG (1986) Distribution of linyphiid spiders in relation to capture of prey in cereal fields. Pedobiologia, 29, 367–375.
- Suter RB (1991) Ballooning in spiders: Results of wind tunnel experiments. Ethology Ecology & Evolution, 3, 13–25.
- Suter RB (1999) An aerial lottery, the physics of ballooning in a chaotic atmosphere. Journal of Arachnology, 27, 281–293.
- Szymkowiak P, Górski G, Bajerlein D (2007) Passive dispersal in arachnids. Biological Letters, 44, 75–101.
- Thomas CFG (1996) Modeling aerial dispersal of linyphiid

spiders. *Aspects of Applied Biology*, 46, 217–222.

Thomas CFG, Jepson PC (1999) Differential aerial dispersal of linyphiid spiders from a grass and a cereal field. *Journal of Arachnology*, 27, 294–300.

Thomas CFG, Brain P, Jepson PC (2003) Aerial activity of linyphiid spiders: Modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 40, 912–927.

Thorbek P, Topping CJ, Sunderland KD (2002) Validation of a simple method for monitoring aerial activity of spiders. *Journal of Arachnology*, 30, 57–64.

Toft S (1995) Two functions of gossamer dispersal in spiders? In: *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I: Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal* (eds Toft S, Riedel W), pp. 257–268. Aarhus University Press, Århus, Denmark.

Tolbert WW (1977) Aerial dispersal behavior of two orb weaving spiders. *Psyche*, 84, 13–27.

Topping CJ, Sunderland KD, Bewsey J (1992) A large improved rotary trap for sampling aerial invertebrates. *Annals of Applied Biology*, 121, 707–714.

Topping CJ, Sunderland KD (1995) Methods for monitoring aerial dispersal by spiders. In: *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I: Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal* (eds Toft S, Riedel W), pp. 245–256. Aarhus University Press, Århus, Denmark.

van Wingerden WKRE, Vugts HF (1974) Factors influencing aeronautic behaviour of spiders. *Bulletin of the British Arachnology Society*, 3, 6–10.

Vugts HF, van Wingerden WKRE (1976) Meteorological aspects of aeronautic behavior of spiders. *Oikos*, 27, 433–444.

Walter A, Bliss P, Moritz RFA (2005) The wasp spider *Argiope bruennichi* (Arachnida, Araneidae): Ballooning is not an obligate life history phase. *Journal of Arachnology*, 33, 516–522.

Wang YN, Sun J, Yang WM (2020) A review on dispersal behavior of small mammals. *Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences)*, 43, 66–71. (in Chinese with English abstract) [王艳妮, 孙佼, 杨文敏 (2020) 小型哺乳动物的扩散行为研究进展. 浙江师范大学学报(自然科学版), 43, 66–71.]

Weyman GS (1993) A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology & Evolution*, 5, 279–291.

Weyman GS, Sunderland KD, Fenlon JS (1994) The effect of food deprivation on aeronautic dispersal behaviour (ballooning) in *Erigone* spp. spiders. *Entomologia*

*Experimentalis et Applicata*, 73, 121–126.

Weyman GS, Jepson PC, Sunderland KD (1995) Do seasonal changes in numbers of aerially dispersing spiders reflect population density on the ground or variation in ballooning motivation? *Oecologia*, 101, 487–493.

Weyman GS, Sunderland KD, Jepson PC (2002) A review of the evolution and mechanisms of ballooning by spiders inhabiting arable farmland. *Ethology Ecology & Evolution*, 14, 307–326.

Wickler W, Seibt U (1986) Aerial dispersal by ballooning in adult *Stegodyphus mimosarum*. *Naturwissenschaften*, 73, 628–629.

Wilson CTR (1903) Atmospheric electricity. *Nature*, 68, 102–104.

Woolley C, Thomas C, Hutchings L, Goodacre S, Hewitt G, Brooks S (2007) A novel trap to capture ballooning spiders. *Journal of Arachnology*, 35, 307–312.

Woolley C, Thomas CFG, Blackshaw RP, Goodacre SL (2016) Aerial dispersal activity of spiders sampled from farmland in southern England. *Journal of Arachnology*, 44, 347–358.

Yeagen KV (1975) Factors influencing the aerial dispersal of spiders (Arachnida: Araneida). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 48, 403–408.

Zhang SH (2009) *College Physics: Mechanics, Electricity and Magnetism*, 3rd edn. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese) [张三慧 (2009) 大学物理学: 力学、电磁学(第3版). 清华大学出版社, 北京.]

Zhao L, Panayotova IN, Chuang A, Sheldon KS, Bourouiba L, Miller LA (2017) Flying spiders: Simulating and modeling the dynamics of ballooning. *Women in Mathematical Biology*, 8, 179–210.

Zheng G, Li XJ, Wang SX, Chen Q, Xu B, Xing X (2011) Community composition and its characteristics of ballooning spiders in east Liaoning Province of Northeast China. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 4044. (in Chinese with English abstract) [郑国, 李学军, 王淑贤, 陈强, 许彪, 邢星 (2011) 辽宁东部地区飞航蜘蛛的群落组成及特征. 生态学杂志, 30, 40–44.]

Zhou Y, Zhang HW, Wu KM (2020) Frequency of migration of agricultural pests across the Bohai Sea in northern China and a control strategy for these species. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57, 233–243. (in Chinese with English abstract) [周燕, 张浩文, 吴孔明 (2020) 农业害虫跨越渤海的迁飞规律与控制策略. 应用昆虫学报, 57, 233–243.]

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 周玉荣)