

· 专论与综述 ·

昆虫弦音器及其声音感受分子机制*

那杰[△] 车菲 王月婷 那宇鹏 周同庆

(1 沈阳师范大学 化学与生命科学学院 辽宁 沈阳 110034 ;2 沈阳师范大学 脑功能与认知科学实验室 辽宁 沈阳 110034)

摘要 弦音器是昆虫类特有的一种机械感受器,亦称弦音感受器或剑梢感受器。它主要具有感知外界声压和体内肌肉运动的听觉功能,研究弦音器的机能结构对揭秘昆虫听觉的神经机制有重要的科学意义。本文从弦音器多样性和进化入手,重点综述了弦音器的微细结构、基因功能定位、声音感受分子机制及其声压增幅分子生物物理学原理,为昆虫听觉仿生学的研究提供了理论依据。

关键词 :昆虫 ;听觉器官 ;弦音器官 ;快蛋白 ;分子机制

中图分类号 :Q965 **文献标识码** :A **文章编号** :1673-6273(2011)05-935-03

Chordotonal organ and its audio reception molecular mechanism in insects*

NA Jie[△], CHE Fei, WANG Yue-ting, NA Yu-peng, ZHOU Tong-qing

(1 College of Chemistry and Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China

2 Laboratory for Brain Function and Cognitive Science, Shenyang 110034, China)

ABSTRACT: Chordotonal organ (chordotonal sensilla, scolopoid sensilla) is a particular mechanoreceptor in insects. It mainly has the hearing function by apperceiving external sound pressure and muscular movement in the body. The research of the chordotonal organ's functional structure has significant scientific meaning for exposing auditory neuromechanism in insects. This paper to review the chordotonal organ's diversity and evolution focusing on the fine structure, genic functional localization, molecular mechanism of sound reception and the molecular biophysical theory of its acoustic pressure amplification to provide a theory basis for the study of bionics in insects.

Key words :insects ;auditory organ ;chordotonal organ ;prestin ;molecular mechanism

Chinese Library Classification: Q965 **Document code** : A

Article ID: 1673-6273(2011)05-935-03

前言

听觉是人和动物感受外部环境刺激接受外部信息的重要生理机能,昆虫的听觉在个体间通讯及认知环境声音信息中起重要作用。昆虫的听觉器官一般认为有四种类型:听觉毛、江氏器、膝下器和鼓膜器。这四种类型的听觉器官从广义上说是属于弦音器^[1]。弦音器这个概念是 Graber 1882 年在关于火蚁属和切叶蚁属的研究中提出来的,以后 Bassler 采用竹节虫、蝗虫、蚱蜢等昆虫,对弦音器的结构进行了初步的描述。19 世纪, Ball, E. 采用蟋蟀作为实验对象,用于研究包括弦音器在内的昆虫听觉系统。1999 年 L.H.Field 对蝗虫弦音器编码本体感受和听觉刺激的研究,将以后的研究引入到了分子层次^[2]。2003 年 T Weber 将哺乳动物耳蜗外毛细胞的快蛋白和昆虫相比较,发现是具有同源性的^[3]。2009 年 Johannes Strauß 从进化起源上对螽斯听觉器官也进行了研究^[4]。这些研究成果都为我们初步理解分析弦音器声音感受以及声压增幅的分子机制奠定了理论基础。

本文从弦音器多样性和进化入手,重点阐述了弦音器的微

细结构、基因功能定位、声音感受分子机制及其声压增幅分子机制。

1 弦音器种类的多样性及进化

弦音器(chordotonal organ, scolophorus organ),亦称弦音感受器(chordotonal sensilla)或称剑梢感受器(scolopoid sensilla),它是存在于两体壁之间主要感知昆虫体壁外和体内器官的压力、引力和张力变化的昆虫类特有的机械感受器(mechanoreceptor)。

弦音器可以协同各组织和表皮,作为一个联合本体感受器,除了在昆虫足部比较常见外,还广泛存在于昆虫的胸部、腹部、翅等身体多个部位,例如,胸部的弦音器常见于半翅目和鳞翅目,腹部的弦音器常见于蜚蠊目,等翅目,鞘翅目和双翅目,而在果蝇幼虫、鳞翅目、双翅目的翅和平衡棒基部等也同样有弦音器的存在。

昆虫各部分的弦音器主要包括听觉毛(trichoid sensilla, TS)、江氏器(Johnston's organ)、膝下器(subgenual organ, SO)和鼓膜器(tympanal organ, TO)。听觉毛的结构简单,特化程度低,

* 基金项目 辽宁省教育厅基金项目(LS2010151) 沈阳师范大学实验中心主任基金项目(SY200907)

作者简介 那杰(1954-)男,博士,教授,主要研究方向:从感觉到运动的脑中控制神经机制

[△]通讯作者 那杰, E-mail: synunajie@yahoo.com.cn

(收稿日期:2010-12-05 接受日期:2010-12-27)

功能上更接近触毛,聚集成毛板并充当内感器。江氏器存在于触角神经周围,基部由神经纤维联结于触角神经。特化程度较高,可以感觉触角风运动、重力或低频率空气振动,较灵敏,在多数昆虫中是用来感知和控制触角方位的,仅在蚊蝇等类群中才具有较为发达的听觉功能^[9]。膝下器多位于昆虫胫骨近端,一些昆虫的膝下器具有感受声波和底源震动的双重作用。鼓膜器具有表皮特化成薄膜状结构贴在气管膨大部分(气囊),普遍存在于具有发声能力的昆虫中,特化程度高,可以感受近远场声波。蝴蝶幼虫胸部的听觉毛(图 1A)可以探测到近场天敌黄蜂翅的振动,蚊子的江氏器存在于触角梗节中(图 1B),触角通过改变位置探测近声场,雌蚁 *Formica sanguinea* 前足的膝下器(图 1C)是底源震动感受器,蝴蝶 *Hamadryas feronia* 的鼓膜器(图 1D)在前翅的基部感受远场声波,而双斑蟋的鼓膜听器(图 1E)较为复杂,包括前足的鼓膜器和膝下器两种弦音器^[10]。

不同的昆虫,听觉器官也许在不同的位置出现。之所以昆虫的“耳”得以存在于昆虫各个体节上,是由于弦音器存在的地方,如果有作为传导声音而利用的薄几丁质和气管,那么就有进化成“耳”的可能。正因为弦音器的种类多样性,其基本机能结构的研究就显得尤为重要。

2 弦音器的微细结构、基因功能定位及声音感受分子机制

弦音器是昆虫的感觉器官,也是昆虫特有的机械感受器,它主要由具有细长突触的双极神经元和围细胞(leptocyte)、冠细胞(cap cell)及附着细胞(attachment cell)所构成的一个或多个机能单位所组成。每个机能单位的四个细胞呈一线连接或略套叠,形成一个索状的结构(图 2A^[11])。附着细胞、感觉神经元、围细胞由同一母细胞发育而来。冠细胞是由围细胞分化而来。附着细胞紧贴着鼓膜内侧,与冠细胞在微小管的紧密结合下形成一个弹性体,这个弹性体具有将声音与振动传递给感觉细胞的机能(图 2B^[11])。树突断面中央微管为 9×2 的纤毛结构(图 2C^[11])。围细胞虽然与声音传输没有直接关系,但是,通过向细胞外排出钾离子,可以丰富感觉神经元树突外环境中的钾离子,从而间接影响声音传输的速度。这一点上,与哺乳动物内耳毛细胞存在钾离子丰富的淋巴液极为相似。

构成弦音器的感觉神经末梢侧的树突是刺激的感受部位。由于树突上附属结构的不同,昆虫主要具有两种类型的耳,他们是江氏器和鼓膜器官。江氏器在蚊子、蝇类、蜜蜂等飞翔的昆虫触角基部很发达。触角为便于音波常常成为棍棒的形状。同种发出羽音与触角共振,触角基部几丁质内壁上感觉神经元的树突,如同“杠杆原理”一样,与利用低频振动敏感性的感觉毛非常相似。

另外,鼓膜结构通过外骨骼一部分薄几丁质收容外界刺激,捕捉压力的变化,形成昆虫发达的弦音器。鼓膜后有逐渐发达的气管在整个胫节内。感觉神经元将鼓膜压力的变化在进入气管后转换。昆虫的最佳频率声刺激反应阈接近哺乳动物的听觉反应阈值,一般在 30 分贝左右。

近年来,在果蝇江氏器的研究中,筛选出许多不能发生感受器电位的变异体,并且逐渐阐明了这些变异体机械感受的分子机制^[7]。大多数是由于诱发刺激感受部位结构异常的基因突

变造成的(图 2A^[11])。例如 Nomp(non mechanoreceptor potential)A 或 NompB 的变异体不仅引起弦音器的感受器电位异常,而且也使机械感觉毛的感受器电位消失。而 Beethoven, Unc, TilB, MyosinVIIA 的变异只影响了弦音器。Beethoven, Unc, TilB 三者的变异体造成感觉纤毛结构突变,进而引发感受器电位发生异常。而 MyosinVIIA 则通过对机械敏感性通道张力的调节,引起弦音器感受电位异常,值得一提的是,由 MyosinVIIA 引发的电位异常在四种变异体中占主导地位。NompC 编码机械感觉毛的离子通道蛋白,但对感受器电位发生上只产生微弱的影响(图 2A^[11])。Nanchung 和 Inactive 两个基因使感受器不发生电位变化,编码了和 TRPN(TRP 通道 transient membrane potential 的亚型)分子系统很接近的 TRPN(vanilloid)。Nanchung/Inactive 广泛存在于通道中的感觉纤毛基膜(图 2A^[11])。这些受体打开树突机械通道,是引起阳离子涌入的关键,能导致感受器电位发生去极化。已经知道,斑马鱼 NompC 的同源编码 TRPN 就是这种类型的毛细胞通道。有趣的是这种差异可能是有职能性的,TRPN 负责对于低频率的噪音,对于高频率声音则由 TRPV 负责,这还有待于进一步研究。

3 弦音器的声压增幅分子机制

近年来,随着声音感受分子机制研究的不断深入,对感觉细胞声压放大器的研究也引起了生物学家的高度重视。20 年前, Hudspeth 等人研究爬行类耳外毛细胞的纤毛,发现其对声波有自发共振的放电现象,能使得盖膜振动(图 3A^[11])。这个振动刺激了内毛细胞,内毛细胞将信号传导到神经中枢,结果使听力增大了 100-1000 倍。

近几年,由于计测微小电位的激光测振仪应用于昆虫听觉生理学原理的研究,证明了类似爬行类的耳的自发共振放电现象在昆虫的弦音器官上也有发生。例如,他们对雄蚊触角的实验研究中,在雄蚊触角基部下没有看到使触角活动的肌肉结构,但发现在触角的基部有 15000 个江氏器的感觉神经元树突附着于几丁质上。他们给予触角各种各样频率的声音刺激并通过激光测振仪计测了触角的反应电位,测试结果表明,当刺激为 300Hz,也就是相当于雌蚊羽音的振动频率时,使触角发生强烈的共振运动。但奇怪的是,给予强刺激的时候,振动并没有随着刺激的增强而增强,也就是说,刺激的强弱与振动的强弱是非线性的关系(图 4^[8])。将实验对象杀死后,立即监测昆虫尸体(post mortem)这种非线性会消失,说明似乎有一种机制,可以放大激活其触角的运动神经元。类似的实验在果蝇的江氏器^[9]以及蝗虫和飞蛾的弦音器上均有发现^[10]。

不同昆虫类群中,弦音器的数量不相同。而且,弦音器的多少与听觉的敏感性不成正比,并没有十分密切的关系^[11]。引起这个弦音器感觉神经元自律运动的原理是什么呢?20 世纪末为止的研究认为脊椎动物的毛细胞的纤毛运动是由于肌动蛋白和肌球蛋白滑动运动而引起的。由于弦音器官上的感觉神经元存在纤毛构造,认为这种运动性是由微小管之间的滑动造成的。但是 2000 年, Dallos 在研究哺乳动物过程中发现的一种新型马达蛋白,推翻了这种理论,这个新型马达蛋白就是快蛋白(prestin)^[12]。

快蛋白广泛分布在外毛细胞的全体细胞膜上(107/cell),

它能引起电位依存性细胞的伸缩运动(somatic movement)。仅是快蛋白与音压增幅有关联吗 还是与毛运动有关? 对于这些问题 现在还有讨论的余地。

快蛋白是属于阴离子运输蛋白质家族(溶质载体 solute carrier SLC26)的 12 次膜贯通型糖蛋白。现在已经证明 除去细胞内氯离子 细胞的运动机能就完全丧失。因而可做成下述模型:首先 细胞膜由于机械性物理变化引起膜的去极化,则氯离子被推向细胞质侧,当氯离子被细胞质侧的受体捕捉到后,则

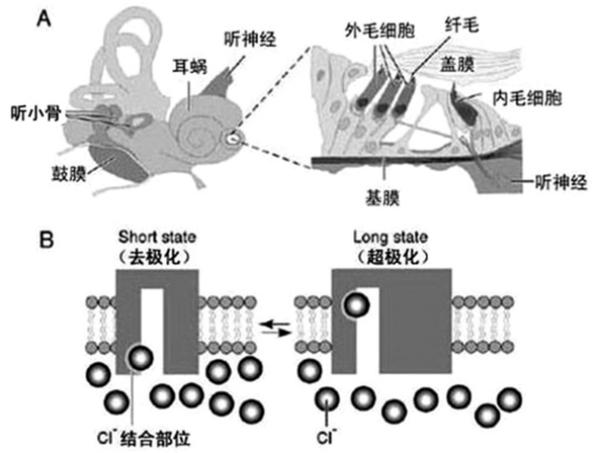


图 3 A:人类听觉器官。B:快蛋白的电压依赖性构象变化的分子机制模式图,当阴离子(Cl⁻)被细胞质侧的受体捕获则变为短状,被细胞膜外侧的受体捕获则变为长状^[1]。

Fig.3 A: Human auditory organ. B: The schematic diagram of voltage-dependence conformational change of prestin. When anion(Cl⁻) has been captured by the cytoplasmic receptors inside, the prestin becomes short state. When anion Cl⁻ has been captured by the cell membrane receptors outside, the prestin becomes long state^[1].

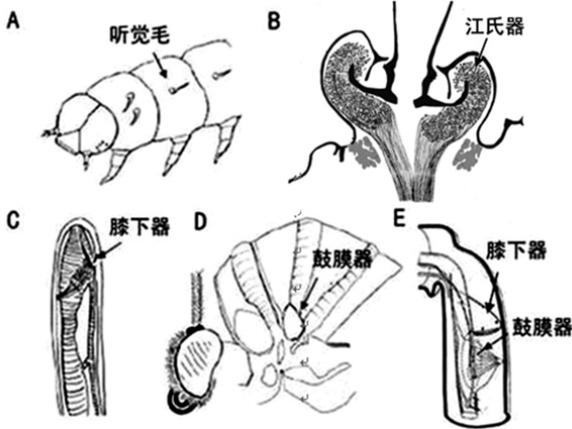


图 1 举例说明昆虫弦音器四种主要类型的示意图。

Fig.1 Schematic illustrations of the four main types of chordotonal organ in insect.

A: 蝴蝶幼虫胸部的听觉毛; B: 蚊子触角梗节中的江氏器; C: 雌蚁 Formica sanguinea 前足的膝下器; D: 蝴蝶 Hamadryas feronia 的鼓膜器; E: 双斑蟋的鼓膜听器, 较为复杂, 包括前足的鼓膜器和膝下器两种弦音器^[1,6]。

A: The thoracic trichoid sensilla (ST) of caterpillars. B: The Johnston's organ of mosquito in the pedicel. C: The foreleg subgenital organ (SO) in a female ant Formica sanguinea. D: Tympanal membrane (TM) in the butterfly Hamadryas feronia. E: Tympanal hearing organ of Gryllus bimaculatus, including the tympanal organ (TO) and the subgenital organ (SO) in the prothoracic leg^[1,6].

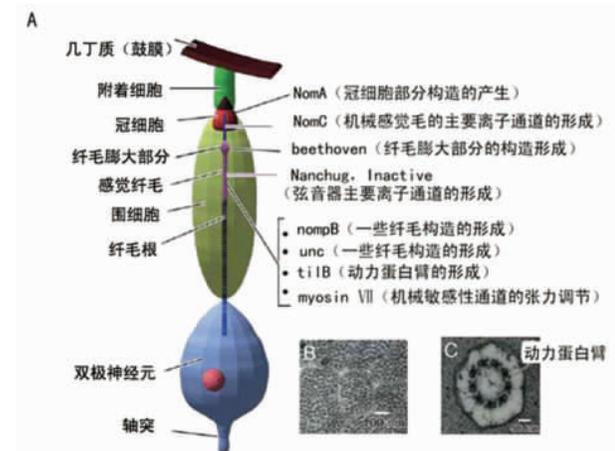
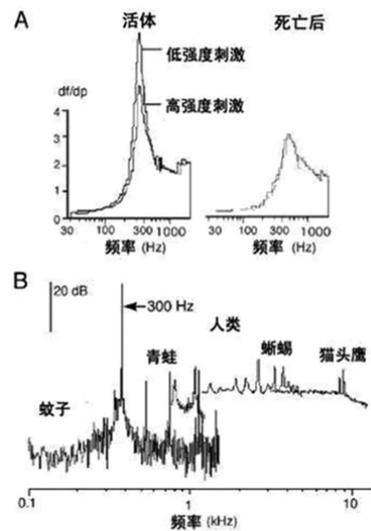


图 2 A: 弦音器基本单位结构模式图及部分构造形成的基因功能定位。

B: 附着细胞的横断切片。C: 感觉纤毛的横断切片^[1]。

Fig.2 A: The formation of chordotonal organ's basic structure and the genes responsible for signal transduction. B: The qiepian of attachment cell. C: the qiepian of cilium^[1].



becomes long state^[1]。

图 4 弦音器的音压增幅机制。

Fig.4 The mechanism of acoustic pressure amplification in chordotonal organ.

A: 给予雄蚊触角刺激后的电位记录;

B: 无刺激条件下, 这种类似自发性声音发射的现象在各种动物都已经测量过^[8]。

A: The electrogram of male mosquito under stimulating. B: This similar phenomenon of spontaneous emission have been measured under the conditions of no stimulation in various animals^[8].

引起表面积减少的立体构造的变化, 快蛋白的结构就变为短状(short state); 当膜超极化时, 引起氯离子改变, 重新电位平衡, 向细胞外流时, 氯离子被细胞外的受体捕捉到, 快蛋白就变成

了长状(long state)(图 3B^[11])。上述由于离子移动引起基本构造的变化这一点,虽然与配位体结合的离子通道极为相似,但是,因为氯离子的细胞外流在实质上并没有进行移动,所以称为离子捕捉型通道比较合适。就是说与其它运动蛋白质(动力蛋白,驱动蛋白)的酶反应不同,氯离子隔着膜的微小移动,可直接诱发快蛋白的构造变化。如此看来,快蛋白相当于活的压电元件。快蛋白样的蛋白质是否在动物里广泛存在的事正逐步被搞清。虽然到现在为止一直认为鱼平衡器官(内耳)的感觉上皮细胞从来就不具有运动性,但实际上在全体细胞集团的上均发现了快蛋白,在果蝇,蚊子江氏器的感受神经元群的中也发现了快蛋白。这些研究的发现暗示脊椎动物的平衡器官与昆虫的弦音器很可能是同源的器官。

4 结语和展望

以上,我们从弦音器的多样性和进化入手,重点论述了弦音器的基本单元微细结构、部分基因的功能定位、声音感受分子机制及其声压传感器增幅分子的生物物理学原理等,力求为昆虫听觉仿生学及认知科学的研究提供理论依据。

到现在为止,虽然对弦音器的种种研究已经取得了一定的进展,但仍有一些问题尚未得以解决。例如,典型的声传入,至少在一个实体昆虫中,不同位置的听觉器官有着不同的反应,而本体弦音器之间相容的可能性不大,那么不同弦音器的纤维投射到中央的神经回路是如何整合,温差等外界环境的变化对弦音器功能的影响如何^[13],各种生物听觉器官的同源性,与弦音器的进化是否有联系^[14]等。这就需要我们整合生物学的观点出发,应用组织化学的神经可视化标记、膜电生理学技术,与遗传学、生物化学和生物物理学相结合,进一步研究弦音器的分子机制,揭示弦音器的发生发展规律,进而对弦音器整个领域做更加详细和系统的研究。

昆虫弦音器的研究,对探索昆虫听觉器官的非线性和多层次性具有十分重要的生物学意义。除此之外,弦音器的进一步研究对昆虫认知方面可能会形成一个新的热点,也会将军事通讯仿生学推向一个新高潮^[15]。

参考文献(References)

- [1] 西野浩史.昆虫の视觉器官.比较生理生化学[J].2006,23(2):26-37
- [2] H-J.Pflugger,L.H.Field. A locust chordotonal organ coding for proprioceptive and acoustic stimuli[J].1999,184(2):169-183
- [3] Weber, MC Göpfert,H Winter.Expression of prestin-homologous

solute carrier (SLC26) in auditory organs of nonmammalian vertebrates and insects [J].National Acad Sciences,2003,100 (13): 7690-7695

- [4] Johannes Strau?,Reinhard Lakes-Harlan. The evolutionary origin of auditory receptors in Tettigoniodea: the complex tibial organ of Schizodactylidae[J]. Naturwissenschaften .2009, 96:143-146
- [5] E.J. Tuck, J.F.C. Windmill,D. Robert. Hearing in tsetse flies? Morphology and mechanics of a putative auditory organ [J]. Bulletin of entomological. 2009, 99: 107-119
- [6] Jayne E,Yack.The Structure and Function of Auditory Chordotonal Organs in Insects [J]. Microscopy Research And Technique,2004,63: 315-337
- [7] Sokol V.Todi,Yashoda Sharma,Daniel F. Eberl.Anatomical and molecular design of the Drosophila antenna as a flagellar auditory organ[J].Microscopy Research and Technique,2004,63(6):388-399
- [8] Daniel Robert,Martin C Göpfert. Novel schemes for hearing and orientation in insects [J]. Current Opinion in Neurobiology 2002, 12 (7):15-720
- [9] Daniel F.Eberl,Grace Boekhoff-Falk.Development of Johnston's organ in Drosophila[J]. Int. J. Dev. Biol. 2007,51: 679-687
- [10] Laurence H. Field,Thomas Matheson. Chordotonal Organs of Insects [J]. Advances in insect physiology,1998,27:1-56
- [11] 王珊,那宇鹤,冷雪,那杰.昆虫的听觉器官[J].昆虫知识,2010,47(3):27-3
- [12] WANG Shan,NA Yu-He,LENGXue,NA Jie. Insect auditory organs [J]. CHINESE BULLETIN OF ENTOMOLOGY, 2010,47(3):27-3
- [13] MC Liberman, J Gao, DZZ He, X Wu, S Jia. Prestin is required for electromotility of the outer hair cell and for the cochlear amplifier[J]. Nature, 2002,419:300-304
- [14] O. S. Korsunovskaya,R. D. Zhantiev.Effect of temperature on auditory receptor functions in crickets (Orthoptera, Tettigoniodea) [J]. Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology.2007, 3 (43): 327-334
- [15] RL Cooper. Proprioceptive neurons of chordotonal organs in the crab, Cancer magister Dana (Decapoda, Brachyura) [J]. Crus taceana 2008,81 (4): 447-475
- [16] Hiroyuki Ai,Jürgen Rybak, Randolph Menzel et al. Response characteristics of vibration-sensitive interneurons related to Johnston's organ in the honeybee, Apis mellifera[J]. The Journal of Comparative Neurology. 2009,2(55):146-169