

昆虫的听觉器官*

王珊** 那宇鹤 冷雪 那杰***

(沈阳师范大学 化学与生命科学学院 沈阳 110034)

Insect auditory organs. WANG Shan**, NA Yu-He, LENG Xue, NA Jie*** (*College of Chemistry & Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China*)

Abstract Insect auditory organs play a crucial role in the lives of many insects. The main three types of auditory organs found in insects are auditory hairs, Johnston's organ and tympanic organs. The structure and physiological function of these three types of auditory organs, and the evolution of hearing in insects is discussed.

Key words insect auditory organs, tympanum organ, chordotonal organ, evolution

摘要 昆虫的听器是一类对声波具有特异感受作用的器官,对其生存具有非常重要的意义。昆虫的听器主要有听觉毛、江氏器和鼓膜听器3种类型。本文主要介绍了昆虫3种听器的结构和功能特点,并从系统发生和个体发育角度介绍了鼓膜听器的演化过程。

关键词 昆虫听觉,鼓膜听器,弦音器,进化

昆虫是动物界中种类最多,数量最大,分布最广,适应能力最强,与人类关系极为密切的一类动物。其种类约占动物种数的3/4。昆虫在亿万年的进化过程中形成了适应本身需要的感受器官。

昆虫的听觉感受器是一类对声波具有特异感受作用的器官。昆虫的听觉格外灵敏,在很多方面都有重要的作用,如逃避捕食者,进行种内的信息交流和寻找配偶等。关于昆虫听器的仿生研究也取得了不少成果,如根据声波机理制成的声音诱捕器或超声波驱逐器已应用于农业上的害虫防治^[1]。与脊椎动物的听器相比较,昆虫的听器要简单得多,所以更易建立模型和开展研究,可为研究更为复杂的听觉系统提供借鉴和参考。根据近些年来国内外关于昆虫听器的研究成果,本文主要综述昆虫听器的结构与功能特点及其听器的进化过程。

1 昆虫的听觉器官

听器在昆虫身体上的分布没有明显规律,可在头部、胸部、腹部上找到。如蟋蟀和螽斯的听器位于前足胫节基部,蚱蜢的听器在胸部,金

龟子的听器位于颈部,而螳螂的听器则在后胸腹面中线的沟槽内。昆虫的听器主要有3种类型:听觉毛、江氏器和鼓膜听器。

1.1 听觉毛

听觉毛的结构简单,特化程度较低,一般仅有一个神经细胞和毛囊穹窿连接。其主要着生于体表,尤以触角、触须、尾须等处最为敏感。听觉毛除了感受机械刺激外,还能感受低频率的声波及气流给予的压力,所以在功能上更像是触觉感受器。据报道,德国小蠊、飞蝗、蟋蟀、地老虎和夜蛾等都有听觉毛,所以它们在鼓膜听器受损后仍可借此对声波刺激保持一定的敏感性^[2]。

1.2 江氏器

江氏器是一种结构较复杂的弦音器,由多个具槌感器组成。具槌感器又称剑鞘感受器,是构成弦音器的基本单位,由感觉神经元、感槌

* 资助项目:沈阳师范大学实验中心主任基金(SY200907)。

** E-mail: jelly5253521@yahoo.com.cn

*** 通讯作者, E-mail: synunajie@yahoo.com.cn

收稿日期:2009-11-23,修回日期:2010-02-03

细胞、冠细胞和鞘细胞构成。感觉神经元位于基部,它的树突被冠细胞与具瓣细胞及鞘细胞形成的剑鞘体所包围,其树突末端终止于冠细胞。而冠细胞与真皮相连接,所以感觉神经元可以通过特化的树突末梢感受来自刺激部位的信息^[3]。江氏器在蚊、蝇、蜜蜂等飞翔昆虫的触角中很发达,能够感受近距离的声音。雄蚊的江氏器被包在梗节形成的腔内,其中具瓣感器排列成内外两圈,还有3个具瓣感器从梗节一直延伸至鞭节(图1)^[4]。江氏器在不同种昆虫中具有不同的功能,多用于感知和控制触角的方位和活动。仅在蚊蝇等类群中才具有较发达的听觉功能。

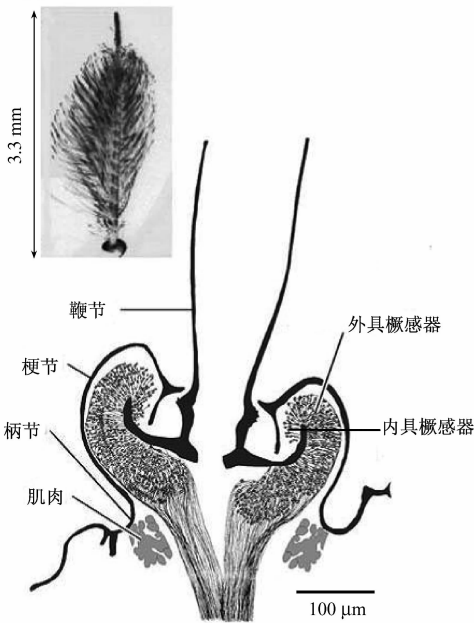


图1 雄蚊触角上的江氏器^[4]

1.3 鼓膜听器

鼓膜听器普遍存在于具有发声能力的昆虫中,特化程度很高,结构复杂,功能强大,可以感受近远场的声音,是昆虫的“耳”^[5]。昆虫的鼓膜听器由三部分构成:鼓膜,支持鼓膜的气囊或气管和位于鼓膜内侧的具瓣感器。

昆虫的鼓膜从虫体的表面就能看到,这与高等动物的鼓膜不太一样。鼓膜厚度的差异很大,从1 μm(如蝉)^[6]到40~100 μm(如沙

蚕)^[7]。鼓膜面积最小的是草蛉,仅为0.02 mm²^[8],而蝉能达到4 mm²^[6]。而且鼓膜面积与虫体大小不成正比,同一鼓膜其厚度有时也并不均匀^[9]。

蝗科昆虫的鼓膜听器位于第一腹节两侧。鼓膜为半圆形,膜的大部分轻微骨化,连接具瓣感器的部位高度骨化。支持鼓膜气囊的囊壁厚度只有0.2 μm。其弦音器被称为缪勒氏器(Müller's organ),约有80个神经元,声波引起鼓膜振动,传至缪勒氏器,经缪勒氏器末端感觉纤维及其集合而成的听神经,通入后胸神经节从而感受听觉^[3]。

蟋蟀科的鼓膜听器位于前足胫节近端,外部为半透明的膜质结构,鼓膜裸露。每一前足具前后2个鼓膜,前鼓膜较小,后鼓膜较大。双斑蟋弦音器(图2)的位置较偏向于胫节的背侧,由膝下器和鼓膜器构成。鼓膜神经紧贴前气管的背侧走行。气管干由腿节进入胫节后形成一个大的气管囊,随后在鼓膜器出现后逐渐分隔成前后2个气管,在鼓膜器完全消失后两气管又重新合并成一个直径变小的气管。气管系统不仅起到阻抗的作用,更重要的是为声音到达鼓膜内表面提供了通道。蟋蟀对声源的定位,由声音直接冲击鼓膜外表面和声音经双侧前胸气孔撞击鼓膜的内表面共同决定。蟋蟀的鼓膜器没有直接连于鼓膜,而是连在气管的外

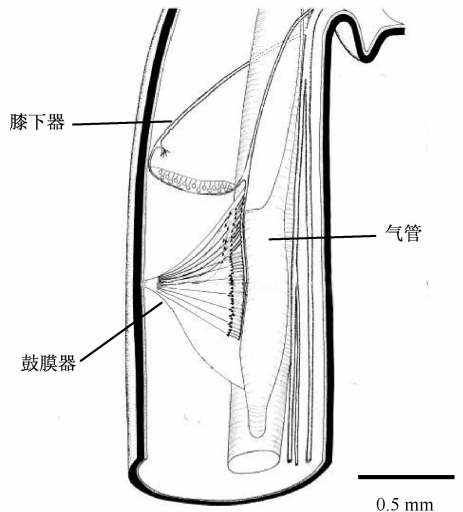


图2 双斑蟋的鼓膜听器(仿 Yager^[10])

壁上。构成鼓膜器的具概感器沿胫节的长轴方向分布。对不同部位的具概感器进行胞内电生理记录表明,远端的具概感器对高频的声音刺激敏感,而近端的具概感器主要感受低频的声音刺激^[10]。

声源定位能力是听觉系统最显著地属性之一,对于有些昆虫来说,这种能力是生死攸关的^[11~13]。例如,蛾类的“反捕猎”行为,可以聪明地躲过蝙蝠的追捕;神经解剖学研究表明,蛾类的鼓膜听器仅有2个听觉感受细胞,但是却能非常灵敏地侦听出蝙蝠的超声信号^[14,15]。

2 昆虫听器的起源和进化

现在普遍认为,昆虫纲的听器至少经历了19次独立的进化。昆虫听觉进化的原因根本上是来自环境的压力和选择。比如,一些蛾类和夜行性的直翅目昆虫为了逃避蝙蝠捕食而演化出了感受超声波的能力,现在这种超声听觉主要用于种内的声音通信。在昆虫纲中,一些物种的听觉在出现后又退化或丧失了,同时还常常伴随着它们飞行能力的退化或丧失,这也是为了逃避蝙蝠的威胁。

关于昆虫听觉演化形成的时间问题,由于

缺乏化石证据,大部分情况并不清楚。直翅目鸣螽科 Haglidae 的听器大概出现在三叠纪,蝗虫在始新世就出现了鼓膜听器,通过分子和比较形态学研究,牛蝗科昆虫的鸣声可以追溯到侏罗纪,蝉则在古新世就具有了鼓室,双翅目的麻蝇和寄蝇的鼓膜听器却出现的较晚^[10]。

昆虫的听觉器官是由几部分共同组成的一个结构,用于传导空气中的声音,先将声音转化为机械振动进而转变成神经信号。对蛾、蝗虫、草蟋、蟑螂等昆虫的鼓膜器官的研究表明,现有的鼓膜器官都是由弦音器前体演化而来^[16~22]。除了蟑螂和舟蛾外,构成鼓膜器官的具概感器都多于弦音器前体。进化源于发育过程的变化或进化次数的改变,因此从昆虫听器发育过程变化的角度研究其进化是非常有意义的。

在昆虫听器的系统发育方面,Shaw^[23]对新翅类昆虫胫节内弦音器的结构演化进行了比较研究,认为鼓膜听器由感受地面振动的弦音器发展而来(图3)。白蚁的膝下器结构最为原始,其感觉神经元的树突与角质层的内壁相连,用于感受来自地面的振动。由于传导振动的结构不具有可伸缩的性质所以传输效率很低。与白蚁相比,蟑螂膝下器对声音和振动的传导效

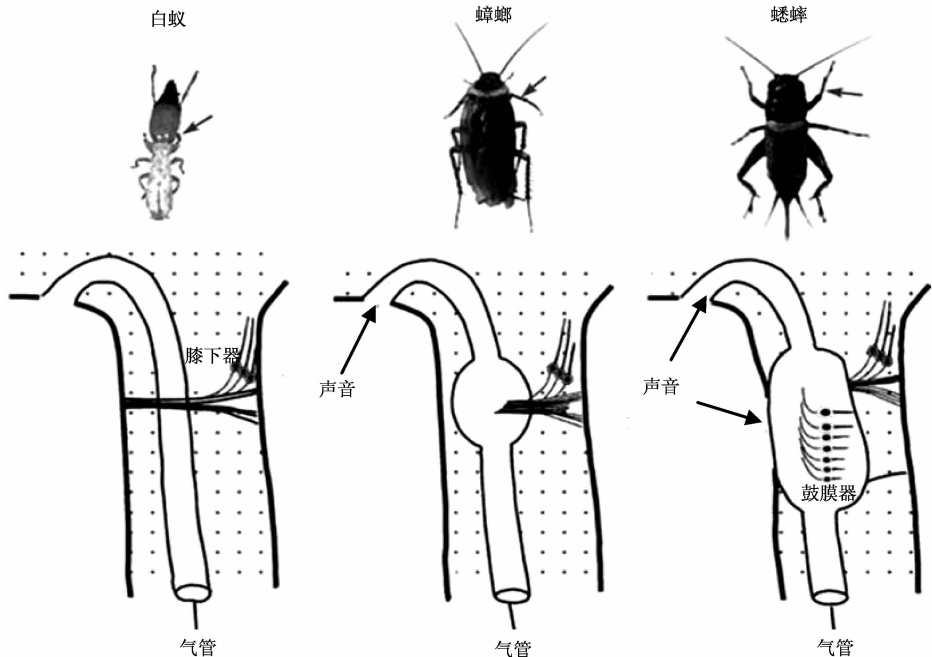


图3 膝下器到鼓膜听器的系统演化 (参照 Shaw^[23])

率要高得多,感受 1.3 ~ 2.6 kHz 的低频声波刺激。其膝下器的一端通过结缔组织与可压缩的气管囊相连,另一端连于表皮。在蟋蟀中,可以看到支撑膝下器的气管囊获得了更大发展,在

囊壁的一侧出现了一组感觉神经元群,这些感觉神经元群共同组成了鼓膜器。鼓膜器主要接受经气管传导的特定高频声音刺激^[4]。

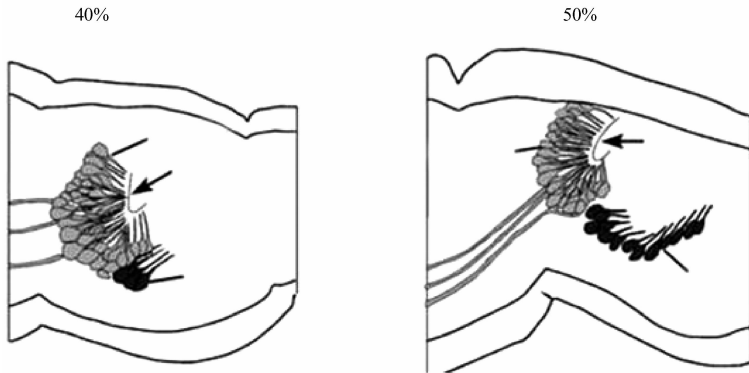


图4 草蝗鼓膜器官的个体发育过程

示草蝗鼓膜器官在胚后发育至 40% 和 50% 时,从其前足胫节观察到具概感受细胞的迁移与分化情况。(仿 Meir and Reichen^[19])

在昆虫听觉器官的个体发生过程中,可以看到与上述听觉器官系统演化相似的进程。如在草蝗鼓膜器官的胚后发育过程中,弦音器的前驱细胞先在上皮附近集结成群,然后发生内陷,形成膝下器的原基(图4 灰色细胞群)。紧接着整个细胞群在远端发生分离,鼓膜器官的原基形成(图4 黑色细胞群)。伴随着神经细胞的迁移,树突朝向也发生改变,最后树突末梢指向气管分布。随后开始进行鼓膜器官的功能分化^[19]。内陷后的感觉神经元与所附着气管发生连接是许多新翅类昆虫听觉器官进化的关键。

3 研究展望

近年来随着科学的发展,尤其是分子生物学和仿生学的不断进步,人们对昆虫的听觉系统的研究和应用取得了很多成果。在仿生学方面,人们根据雄蚊触角专门聆听雌蚊声音的特性,研制出一种被动式声学测向仪,可用来定位雾角(在雾天警告船只的号角)信号,跟踪鱼群和帮助潜水员定向^[24]。此外还有模仿动物听觉系统制成的名为“超级耳”的窃听器^[25]和

根据昆虫声波机理制成的声音诱捕器^[1]等。模仿昆虫听觉结构,研究其对声发射、接受、听信息加工及运动调控的感觉神经生物学与神经行为学机理,可望开发出先进的“反声纳”装置^[26]。

昆虫进行听觉信息处理的神经元数目要远远小于哺乳动物,而且昆虫的听器易于解剖容易获得,所以常作为研究听觉发生、进化的动物模型。尤其是 21 世纪以来,由细胞信号转导带来的一系列新发现,为人们研究听觉器官的进化提供了更多有力的支持,但对听觉系统的个体发育和系统发育以及各种类群间的比较和起源进化关系等方面仍需要更为深入的研究。现在已经知道在昆虫中普遍存在着 3 种不同类型的听觉感受器,但是对它们之间的区别和联系认识得还不够。如听觉毛、江氏器和鼓膜听器的感觉在高级中枢的处理上有什么不同,是否都产生相同的听觉反应,有何听觉上的声学物理特性等。作者认为要解决以上这些问题,应用多学科知识和技术手段,从细胞水平、电生理水平和分子水平上进行综合性研究是非常必要的。

参 考 文 献

- 1 李孟楼. 资源昆虫学. 北京:中国林业出版社,2004.278.
- 2 虞以新. 昆虫有“耳朵”吗. 大自然,2000,3:16.
- 3 王荫长. 昆虫生理学. 北京:中国农业出版社,2004. 231 ~ 234.
- 4 西野浩史. 昆虫の聴覚器官—その進化—. 比较生理生化学,2006,23(2):26~37.
- 5 孔祥磊,沈钧贤,杨星科. 昆虫的听觉. 见:李典谟主编,中国昆虫学会2007年学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社,2007. 159~163.
- 6 Young D., Hill K. G. Structure and function of the auditory system of the cicada, *Cystosoma saundersii*. *J. Comp. Physiol.*, 1977, **117**(1):23~45.
- 7 Ball E. E., Field L. H. Structure of the auditory system of the weta *Hemideina crassidens* (Blanchard, 1851) (Orthoptera, Ensifera, Gryllacridoidea, Stenopelmatidae). *J. Cell Tissue Res.*, 1981, **217**(2):321~343.
- 8 Miller L. A. Structure of the green lacwing tympanal organ (*Chrysopa carnea*, Neuroptera). *J. Morphol.*, 1970, **131**(4):359~382.
- 9 Prager J. Das mesothorakale Tympanalorgan von *Corixa punctata* Ill. (Heteroptera, Corixidae). *J. Comp. Physiol.*, 1976, **110**(1):33~50.
- 10 Yager D. D. Structure, development, and evolution of insect auditory systems. *Microsc. Res. Tech.*, 1999, **47**(6):380~400.
- 11 Fullard J. H., Dawson J. W., Jacobs D. S. Auditory encoding during the last moment of a moth's life. *J. Exp. Biol.*, 2003, **206**(2):281~294.
- 12 Fullard J. H., Napoleone N. Diel flight periodicity and the evolution of auditory defences in the Macrolepidoptera. *Anim. Behav.*, 2001, **62**(2):349~368.
- 13 Schul J., Matt F., von Helversen O. Listening for bats: the hearing range of the bushcricket *Phaneroptera falcata* for bat echolocation calls measured in the field. *Proc. R. Soc. Lond B Biol. Sci.*, 2000, **267**(1454):1711~1715.
- 14 Eberl D. F. Feeling the vibes: chordotonal mechanisms in insect hearing. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 1999, **9**(4):389~393.
- 15 Fullard J. H. Auditory sensitivity of *Hawaiian moths* (Lepidoptera: Noctuidae) and selective predation by the Hawaiian hoary bat (Chiroptera: *Lasiurus cinereus semotus*). *Proc. R. Soc. Lond B Biol. Sci.*, 2001, **268**(1474):1375~1380.
- 16 Boyan G. S. Another look at insect audition: the tympanic receptors as an evolutionary specialization of the chordotonal system. *J. Insect Physiol.*, 1993, **39**(3):187~200.
- 17 Edgecomb R. S., Robert D., Read M. P. The tympanal hearing organ of a fly: phylogenetic analysis of its morphological origins. *J. Cell Tissue Res.*, 1995, **282**(2):251~268.
- 18 Lewis F. P., Fullard J. H. Neurometamorphosis of the ear in the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and its homologue in the earless forest tent caterpillar moth, *Malacosoma disstria*. *J. Neurobiol.*, 1996, **31**(2):245~262.
- 19 Meier T., Reichert H. Embryonic development and evolutionary origin of the orthopteran auditory organs. *J. Neurobiol.*, 1990, **21**(4):592~610.
- 20 Yack J. E., Fullard J. H. The mechanoreceptive origin of insect tympanal organs: a comparative study of similar nerves in tympanate and atympanate moths. *J. Comp. Neurol.*, 1990, **300**(4):523~534.
- 21 Yack J. E., Roots B. I. The metathoracic wing-hinge chordotonal organ of an atympanate moth, *Actias luna* Lepidoptera, Saturniidae: a light and electron microscopic study. *J. Cell Tissue Res.*, 1992, **267**(3):455~471.
- 22 Yager D. D., Scaffidi D. J. Cockroach homolog of the mantis tympanal nerve. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 1993, **19**:340.
- 23 Shaw S. R. Detection of airborne sound by a cockroach “vibration detector”: a possible missing link in insect auditory evolution. *J. Exp. Biol.*, 1994, **193**(1):13~47.
- 24 王书荣. 自然的启示. 上海:上海科学技术出版社,1978. 122.
- 25 杜家纬. 仿生梦幻. 郑州:河南科学技术出版社,2000. 160.
- 26 伍一军,陈瑞,李薇. 昆虫仿生. 昆虫知识,2005,42(1):110.