



昆虫听觉相关基因的研究进展^{*}

查玉平^{**} 陈京元

(湖北省林业科学研究院 武汉 430075)

摘 要 听觉对于昆虫的求偶、同种竞争、躲避天敌以及寄生昆虫寻找寄主等方面具有非常重要的作用。早年人们对昆虫听觉系统的形态学、生理学及行为学等方面进行了广泛研究。而近年来,研究人员对昆虫听觉分子机理开展了大量研究,对昆虫听觉相关基因包括 *Atonal* (*Ato*) 基因、*Spalt* (*Sal*) 基因等十几种基因进行了结构分析和功能研究。本文综述了国内外昆虫听觉相关基因的研究进展。

关键词 听觉基因,昆虫,弦音器官

Advances on auditory gene in insects

ZHA Yu-Ping^{**} CHEN Jing-Yuan

(Hubei Academy of Forestry, Wuhan 430075, China)

Abstract In insects, hearing plays an important part in courtship behaviors, competition, predator detection, and seeking hosts. There are a great of researches of the insect's hearing focusing on morphology, neurophysiology, and behavioral ecology. A lot of researches on the molecular mechanisms underlying insect hearing were performed to date. There are over ten auditory genes were researched on their structures and functions. The paper presents an overview on auditory gene in insects.

Key words auditory gene, insect, chorodotona organ

昆虫具有多种多样的通讯方式,包括化学通讯、视觉通讯、听觉通讯、触觉通讯和行为通讯等。其中,听觉通讯是许多昆虫的重要通讯方式之一,不仅仅对于昆虫的求偶、同种竞争、联络和报警,而且对于昆虫躲避天敌以及寄生昆虫的寻找寄主都具有重要作用。因此,人们对昆虫听觉系统的形态学、生理学及行为学等方面进行了大量的研究,并且取得了显著成就。通过多年研究,人们对三种类型的昆虫听器的形态结构特征(王珊等, 2010)、一些昆虫的声信号频谱特点和功能(Lucas *et al.*, 2009)、昆虫对声信号的应答行为(Robert, 2009)、昆虫听觉系统的发育和来源(Todi *et al.*, 2008)、昆虫听觉系统对声信号的转化和传递(Nadrowski *et al.*, 2010)、昆虫脑中与声音相关的神经回路等方面都有较深了解(Kamikouchi *et al.*,

2009; Yorozu *et al.*, 2009)。国内外已有几篇综述对以上各方面的研究成果及进展进行了详细的描述和分析(Yager, 1999; Yack, 2004; Zha *et al.*, 2009; Murthy, 2010; 王珊等, 2010)。

近年来,随着科学技术的进步关于听觉功能的分子机制研究也迅速发展。在人和脊椎动物模式系统中,已经鉴定出许多遗传性听力损失相关基因(Fritzsche and Beisel, 2001; 2004),同时,在无脊椎动物模式生物秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* Maupas (Tavernarakis and Driscoll, 1997; Tobin *et al.*, 2002) 和果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen (Boekhoff-Falk, 2005; Todi *et al.*, 2005) 中,也取得了显著进展。在这里,我们将介绍昆虫听觉相关基因(以果蝇为代表)的研究情况。

^{*} 资助项目:国家青年科学基金项目(30901154)、湖北省自然科学基金重点项目(2009CDA123)。

^{**} 通讯作者: E-mail: zhayuping@163.com

收稿日期: 2010-08-25, 接受日期: 2010-09-17

1 *Atonal* 基因

Atonal (*Ato*) 基因属于高度保守的基因,它编码螺旋-环-螺旋蛋白(basic helix-loop-helix, bHLH),赋予最初神经转化潜力,确定神经表型特征,从而在神经系统的发育过程中扮演重要的角色(Chan and Jan, 1999; Hassan and Bellen, 2000)。*Ato* 基因在果蝇的中央神经系统和外周神经系统上表达(Jarman *et al.*, 1993),特别是对于弦音器官、光受体细胞和嗅觉感受器亚单位起到原神经基因的作用(Jarman, *et al.*, 1995; Gupta and Rodrigues, 1997)。

Ato 基因已经被证实将弦音器官前体(chordotonal organ precursor, COP)细胞命运从无差别的原神经片(proneural patches)中特化出来(Jarman *et al.*, 1993; 1995),并且确定弦音器官系的一致性(Jarman and Ahmed, 1998)。它直接将原神经片的表皮特征表达在果蝇胚胎体壁和成虫的翅、腿和触角的弦音器官。果蝇 *Ato* 基因突变体完全缺失弦音器官(Jarman *et al.*, 1995; Eberl *et al.*, 2000),因而完全丧失听觉。果蝇 *Ato* 基因转入鼠 *Math1* 基因突变体中可以进行充分地补救(Wang *et al.*, 2002)。这支持了昆虫的弦音器官和脊椎动物的毛细胞是同源器官的观点(Fritsch *et al.*, 2000; Lucas *et al.*, 2009)。

2 *Spalt* 基因和 *Beethoven* 基因

Spalt (*Sal*) 基因家族成员编码核 C_2H_2 锌指蛋白,并具有转录因子的作用。已经在许多脊椎动物和无脊椎动物中鉴定 *Sal* 基因的存在(Kohlhase *et al.*, 1999; Buck *et al.*, 2000; Farrel *et al.*, 2001)。果蝇的两个 *Sal* 基因, *Spalt* (*Sal*) 和 *Spalt-related* (*Salr*), 是相邻基因,显示出一些共享和一些独立的调节和相当的功能冗余(Kühnlein *et al.*, 1997; Barrio *et al.*, 1999)。

Dong 等人(2003)发现当触角 *Sal/Salr* 基因表达缺失时,会造成果蝇对求偶歌声的完全听力丧失,其中原因在于江氏器的缺陷。此外,还发现 *Sal/Salr* 基因在触角的突变导致果蝇成虫丧失弦音器官的功能同 *Sal/Salr* 基因在胚胎期所起的作用相反。*Sal* 基因缺失在果蝇胚胎中起到促进弦音器官的补充和形成,而 *Sal* 基因的过表达会引起

lch5 (lateral pentascolopidial organ) 的一些具瓣感器的丢失(Elstob *et al.*, 2001; Rusten *et al.*, 2001)。

Beethoven (*Btv*) 基因的突变使得果蝇的江氏器功能受到破坏,但是刚毛的机械受体动作电位(mechanoreceptor potential, MRP)保持完整(Eberl *et al.*, 2000)。*Btv* 基因突变影响弦音感受神经的融合,通过超微结构和电生理技术确定这一影响特别在纤毛上表现明显。*Btv* 基因的果蝇突变体触角神经的听觉应答实际上已经消失,残余的应答仅能在非常高的声音强度下观察到(Eberl *et al.*, 2000)。

3 *Touch-insensitive larvae B* 基因、*Smeta-na* 基因和 *Crinkled* 基因

Touch insensitive larvae B (*TilB*) 和 *Smetana* (*Smet*) 基因突变体表现出对纤毛轴丝的影响,从而导致果蝇听觉的丧失,但是和 *Btv* 基因一样对刚毛的生理或 MRP 没有影响(KerNan *et al.*, 1994; Eberl *et al.*, 2000; Todi *et al.*, 2004)。在 *TilB* 基因突变体中,声音诱导的触角神经动作电位完全缺失(Eberl *et al.*, 2000),并且这些突变体由于精子不能运动造成雄性不育。

Smet 基因突变体同 *TilB* 基因突变体一样是听觉丧失并雄性不育。这说明 *Smet* 基因也是精子鞭毛的轴丝和弦音器官的完整性所必需的。*Smet* 基因被定位在染色体 2 上(Caldwell and Eberl, 2002)。

果蝇的 *Crinkled* (*Ck*) 基因位于第二染色体的多线染色体的 35C1 处,编码 VIIa 肌球蛋白(Ashburner *et al.*, 1999)。果蝇的 VIIa 肌球蛋白由 2 167 氨基酸构成,结构同脊椎动物的 VIIA 肌球蛋白类似。脊椎动物的 VIIA 肌球蛋白是非保守蛋白,最初表达在感觉毛细胞上(Hasson, 1997)。人们已经对人(MYO7A)(Weil *et al.*, 1995)、鼠(*shaker-1*)(Gibson *et al.*, 1995)和斑马鱼(*mariner*)(Ernest *et al.*, 2000)的 *Ck* 基因序列展开研究。VIIA 肌球蛋白基因突变导致人的综合征型耳聋(Usher1B)和非综合征型耳聋(DFNB2, DFNA11),鼠和斑马鱼的感觉神经性耳聋和平衡异常(Weil *et al.*, 1995; Ernest *et al.*, 2000; Petit, 2001)。

通过电生理技术发现果蝇的 *Ck* 基因突变体

触角神经的声激发动作电位缺失,也就是说完全丧失听觉(Todi *et al.*, 2004)。根据 *Ck* 基因突变体触角初步的组织学实验,发现江氏器具感受器在 a2/a3 关节处分离。这说明芒和 a3 的机械振动不能传递给具感受器。尽管这种缺陷足以说明听觉丧失这一现象,但是很有可能 *Ck* 基因编码的肌球蛋白不仅是顶端具感受器附件或维护所必需的,而且还是具感受器的生理功能所需的。*Ck* 基因果蝇突变体的刚毛轴也比较短并且同野生型的相比要弯曲些。突变体刚毛的 MRP 幅度也急剧减小(Todi *et al.*, 2004)。这与刚毛器官和弦音器官之间广泛共享机械感受器成分相一致的(Eberl *et al.*, 2000)。

4 *No mechanoreceptor potential* 基因

No mechanoreceptor potential (*Nomp*) 基因位于第二染色体上,其基因突变体在胸部的双翅目刚毛上的机械受体感受器动作电位减少或者消失(KerNan *et al.*, 1994; Eberl *et al.*, 2000)。各种 *Nomp* 基因突变体的听觉相关研究比较多,以下仅对 *NompA*、*NompB*、*NompC* 等基因进行介绍。

NompA 基因编码具有透明带和纤溶酶原 N-端结构域的细胞外连接蛋白。该基因在江氏器和非听觉弦音器官的具感受器细胞和刚毛器官的同源鞘细胞上都有表达(Chung *et al.*, 2001)。同 *Ck* 基因类似,*NompA* 基因突变体破坏了机械信号向感觉神经元的物理传播。但是,该基因突变体的破坏表现为支持细胞精巧构成的树突状帽和感觉细胞分支的分离。这样进一步破坏了机械刺激链。然而,有些具感受器同 a2/a3 关节处的顶端分离也可以见到(Chung *et al.*, 2001)。刚毛的 MRP 和江氏器的声刺激动作电位的缺失证实 *NompA* 基因突变可以影响视觉器官和弦音器官,而且可以通过转入 *NompA* 基因进行拯救(KerNan *et al.*, 1994; Eberl *et al.*, 2000; Chung *et al.*, 2001)。

NompB 基因突变体和 *NompA* 基因突变体相似,表现出无刚毛的 MRP(KerNan *et al.*, 1994)及应答脉冲歌声的声刺激动作电位(Eberl *et al.*, 2000)。*NompB* 基因突变体的感觉细胞树状突起的顶部和钟形感觉毛的外感觉结构之间存在缝隙(Han *et al.*, 2001)。在 *NompB* 基因突变体上可以明显看到弦音器官的长外节缺失或畸形。*NompB*

基因编码的蛋白包含 10 TPR 序列(tetratricopeptide repeat),由两个潜在的蛋白相互作用的结构域构成(Han *et al.*, 2001)。果蝇的 *NompB* 基因同人和鼠的 *Tg737/Orpk* 基因以及秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)的 *OSM-5* 基因同源(Pazour *et al.*, 2000; Haycraft *et al.*, 2001)。

NompC 基因编码的蛋白属于瞬时受体电位(TRP, transient receptor potential)通道家族,具有 1 619 个氨基酸,29 个锚蛋白重复序列以及包含感觉与应答刺激之间离子通道的 6TM 结构域(Lu, 2004)。*NompC* 基因突变体暴露在脉冲歌声时,表现出适度的江氏器声激发动作电位减弱(Eberl *et al.*, 2000)。事实上,在所有刚毛 MRP 相关基因突变体的江氏器应答测试中,只有 *NompC* 基因突变体保持较多的声激发应答。*NompC* 基因突变体的刚毛器官保持小量的机械受体电流可能是弦音器官中有额外的换能通道造成的(Walker *et al.*, 2000)。

5 *Uncoordinated* 和 *Uncoordinated-like* 基因以及 *Technical knockout* 基因

Uncoordinated (*Unc*) 基因位于 X 染色体 19E 位点。*Unc* 基因突变体由于本体感受的缺失,显示出剧烈的不协调(KerNan *et al.*, 1994),并且雄性个体不能产生成熟的精子(Baker *et al.*, 2001)。*Unc* 基因果蝇突变体的耳聋和本体感觉的缺陷引起剧烈的不协调体现在机械感觉细胞纤毛类似的缺陷。超微结构显示,弦音器官的基因丝丢失、裂开或缩短。因此,*Unc* 基因对于 ciliogenic 中心体的组织和功能具有重要作用(Baker *et al.*, 2001)。耳聋至少是因为纤毛的缺失或缩短造成物理刺激在 a2/a3 关节到换能通道的传播中断而引起的。

Uncoordinated-like (*Uncl*) 基因同 *Unc* 基因相似,也位于 X 染色体上。*Uncl* 基因突变体表现出独特的不协调,腿经常交叉并且翅向上或向外撑。该基因突变体表现出既无刚毛的 MRP 又无应答脉冲歌声的声刺激动作电位(Eberl *et al.*, 2000),但膜电位(TEP, transepithelial potential)没有影响(KerNan *et al.*, 1994)。

Technical knockout (*Tko*) 基因是编码听觉有关的线粒体核蛋白 S12 的核基因,位于 X 染色体上(Toivonen *et al.*, 2001)。该基因是基于其表型命名的,是通过基因变异诱导的行为筛选出来的

(Royden *et al.*, 1987)。迄今描述的活性等位基因只有 *Tko*^{25t} 基因 (Royden *et al.*, 1987; Shah *et al.*, 1997)。该基因突变体属于 BS (bang sensitive) 突变体 (Fergestad *et al.*, 2006), 表现出由于机械感觉混乱导致的暂时性麻痹 (Ganetzky and Wu, 1982)。机械感觉刚毛感觉反馈的改变可以部分地解释这麻痹现象 (Engel and Wu, 1994)。另外, *Tko* 基因果蝇突变体雄虫显示出对于脉冲歌声的求爱应答行为的减少, 表明它们存在听觉缺陷。这些表型都和 *Tko* 基因的无义突变有关, 并且突变幼虫的线粒体氧化还原酶和线粒体小 rRNA 的活性减少。该基因突变体为线粒体耳聋提供了很好的模型。

6 *Nanchung* 和 *Inactive* 基因

果蝇的 *Nanchung* (*Nan*) 和 *Inactive* (*Iav*) 基因都是 TRPV (transient receptor potential vanilloid) 通道蛋白的编码基因。*Nan* 和 *Iav* 基因在哺乳动物细胞系中表达使之对细胞外液体的渗透压改变敏感 (Kim *et al.*, 2003; Gong *et al.*, 2004), 这一特性非常类似于人 *TRPV4* 基因在这些细胞表达产生的渗透敏感性 (Liedtke *et al.*, 2000; Strotmann *et al.*, 2000; Wissenbach, 2000)。然而, 通过原位杂交技术对 *Nan* 基因的 mRNA 表达分析发现这个通道只专一在弦音器官上表达 (Kim *et al.*, 2003)。应用抗体染色技术证实 *Nan* 和 *Iav* 基因编码的绿色荧光蛋白 (GFP) 融合蛋白位于弦音感受器的纤毛上 (Kim *et al.*, 2003; Gong *et al.*, 2004), 因此可以确定 *Nan* 和 *Iav* 基因位于弦音机械感受神经元的机械感觉换能通道。

通过近 P-element 转座子不精确切除产生的 *Nan* 基因剔除突变体揭示无突变的纯合子果蝇具有活性但是行为异常 (Kim *et al.*, 2003)。同野生型个体相比, 突变体攀爬时有些不协调, 坠落后需要更多的时间直立。这样的表型类似于弦音器官发育缺陷的突变体的表现。*Nan* 基因纯合子突变体的触角弦音器官的功能分析发现应答声刺激的细胞外动作电位发育失败 (Kim *et al.*, 2003)。通过转入 *Nan* 基因的 cDNA 可以进行功能拯救暗示着 *Nan* 基因编码的 TRP 通道是果蝇听觉器官的机械换能的主要组成。同样, *Iav* 基因突变体的声激发细胞外动作电位完全消失, 这一表型也能够拯救实验中通过引入完整的 *Iav* 基因得以恢复

(Gong *et al.*, 2004)。

Iav 基因突变体的外纤毛节上没有发现 *Nan* 基因编码蛋白, 反之亦然, 这说明对于蛋白稳定和纤毛外节的靶向性而言 *Nan* 和 *Iav* 基因编码蛋白是相互依赖的 (Gong *et al.*, 2004)。这种相互依赖同在 *C. elegans* 中 *OSM-9* 和 *OCR* 部分基因相互依赖的状况非常相似。果蝇 *Nan* 和 *Iav* 基因编码蛋白构成公认的机械受体通道 (Tobin *et al.*, 2002)。

7 结语

昆虫听觉相关基因的研究处于起步阶段, 其相关的研究报道比较少而且集中在果蝇这一模式昆虫上。其他昆虫的听觉相关基因除了蜜蜂、家蚕、赤拟谷盗等全基因组已被报道外 (Nene *et al.*, 2000; Xia *et al.*, 2004; Tribolium Genome Sequencing Consortium, 2008), 仅见笔者于 2008 年报道的棉铃虫 *Nan* 基因全序列 (查玉平等, 2008)。昆虫的听觉器官不仅形式多样, 如听觉毛、江氏器以及鼓膜听器等形式, 而且分布的部位也千差万别, 口器、触角、胸、腹、足以及翅都有分布 (Hoy and Robert, 1996)。因此, 加强对其他昆虫的听觉相关基因的研究对于了解昆虫听觉系统的功能, 从分子水平上解释昆虫的听觉通讯具有重要意义。特别是, 鳞翅目昆虫的听觉神经仅有 1 到 4 个神经元, 比果蝇等昆虫的听觉神经更为简单, 所以加强对鳞翅目昆虫听觉相关基因的功能研究不仅有助于了解昆虫听觉的分子机理, 甚至对脊椎动物乃至人的听觉分子机理的理解都有所帮助。

参考文献 (References)

- Ashburner M, Misra S, Roote J, Lewis SE, Blazej R, Davis T, Doyle C, Galle R, George R, Harris N, Hartzell G, Harvey D, Hong L, Houston K, Hoskins R, Johnson G, Martin C, Moshrefi A, Palazzolo M, Reese MG, Spradling A, Tsang G, Wan K, Whitelaw K, Kimmel B, Celniker S, Rubin GM, 1999. An exploration of the sequence of a 2.9-Mb region of the genome of *Drosophila melanogaster*: the *Adh* region. *Genetics*, 153 (1): 179—219.
- Baker JD, Esenwa V, KerNan M, 2001. Uncoordinated is a novel protein required for the organization and function of ciliogenic centrioles. *Mol. Biol. Cell*, 12 (Suppl): 447.
- Barrio R, de Celis JF, Bolshakov S, Kafatos FC, 1999. Identification of regulatory regions driving the expression of the *Drosophila spalt* complex at different developmental stages. *Dev. Biol.*, 215 (1): 33—47.

- Boekhoff-Falk G, 2005. Hearing in *Drosophila*: development of Johnston's organ and emerging parallels to vertebrate ear development. *Developmental Dynamics*, 232 (3): 550—558.
- Buck A, Archangelo L, Dixkens C, Kohlhasse J, 2000. Molecular cloning, chromosomal localization, and expression of the murine *SALL1* ortholog *Sall1*. *Cytogenet. Cell Genet.*, 89 (3/4): 150—153.
- Caldwell JC, Eberl DF, 2002. Towards a molecular understanding of *Drosophila* hearing. *J. Neurobiol.*, 53 (2): 172—189.
- Chan YM, Jan YN, 1999. Conservation of neurogenic genes and mechanisms. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 9 (5): 582—588.
- Chung YD, Zhu J, Han YG, Kernan MJ, 2001. *nompA* encodes a PNS-specific, ZP domain protein required to connect mechanosensory dendrites to sensory structures. *Neuron*, 29 (2): 415—428.
- Dong PDS, Todi SV, Eberl DF, Boekhoff-Falk G, 2003. *Drosophila spalt/spalt-related* mutants exhibit townes-brocks' syndrome phenotypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100 (18): 10293—10298.
- Eberl DF, Hardy RW, Kernan M, 2000. Genetically similar transduction mechanisms for touch and hearing in *Drosophila*. *J. Neurosci.*, 20 (16): 5981—5988.
- Elstob PR, Brodu V, Gould AP, 2001. *spalt*-dependent switching between two cell fates that are induced by the *Drosophila* EGF receptor. *Development*, 128 (5): 723—732.
- Engel JE, Wu CF, 1994. Altered mechanoreceptor response in *Drosophila* bang-sensitive mutants. *J. Comp. Physiol. A*, 175 (3): 267—278.
- Ernest S, Rauch GJ, Haffter P, Geisler R, Petit C, Nicolson T, 2000. *Mariner* is defective in *myosin VIIA*: a zebrafish model for human hereditary deafness. *Hum. Mol. Genet.*, 9 (14): 2189—2196.
- Farrel ER, Tosh G, Church E, Münsterberg AE, 2001. Cloning and expression of *CSAL2*, a new member of the *spalt* gene family in chick. *Mech. Dev.*, 102 (1/2): 227—230.
- Fergestad T, Bostwick B, Ganetzky B, 2006. Metabolic disruption in *Drosophila* bang-sensitive seizure mutants. *Genetics*, 173: 1357—1364.
- Fritsch B, Beisel KW, 2001. Evolution of the nervous system: evolution and development of the vertebrate ear. *Brain Res. Bull.*, 55 (6): 711—721.
- Fritsch B, Beisel KW, 2004. Keeping sensory cells and evolving neurons to connect them to the brain: molecular conservation and novelties in vertebrate ear development. *Brain Behav. Evol.*, 64 (3): 182—197.
- Fritsch B, Beisel KW, Bermingham N, 2000. Developmental evolutionary biology of the vertebrate ear: conserving mechanoelectric transduction and developmental pathways in diverging morphologies. *Neuroreport*, 11 (17): R35—R44.
- Ganetzky B, Wu CF, 1982. Indirect suppression involving behavioral mutants with altered nerve excitability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 100: 597—614.
- Gibson F, Walsh J, Mburu P, Varela A, Brown KA, Antonio M, Beisel KW, Steel KP, Brown SDM, 1995. A type VII myosin encoded by the mouse deafness gene *shaker-1*. *Nature*, 374 (6517): 62—64.
- Gong Z, Son W, Chung YD, Kim J, Shin DW, McClung CA, Lee Y, Lee HW, Chang DJ, Kaang BK, Cho H, Oh U, Hirsh J, Kernan MJ, Kim C, 2004. Two interdependent TRPV channel subunits, *Inactive* and *Nanchung*, mediate hearing in *Drosophila*. *J. Neurosci.*, 24 (41): 9059—9066.
- Gupta BP, Rodrigues V, 1997. *Atonal* is a proneural gene for a subset of olfactory sense organs in *Drosophila*. *Genes Cells*, 2 (3): 225—233.
- Han YG, Kernan MJ, Kernan MJ, 2001. *NOMPB*, the *Drosophila* homolog of an intraflagellar transport (IFT) protein, is required for differentiation of ciliated sensory neurons but not for spermatogenesis. *Mol. Biol. Cell*, 12 (Suppl): 445a.
- Hassan BA, Bellen HJ, 2000. Doing the Math: is the mouse a good model system for fly development? *Genes. Dev.*, 14: 1852—1865.
- Hasson T, 1997. Unconventional myosins, the basis for deafness in mouse and man. *Am. J. Hum. Genet.*, 61 (4): 801—805.
- Haycraft CJ, Swoboda P, Taulman PD, Thomas JH, Yoder BK, 2001. The *C. elegans* homolog of the murine cystic kidney disease gene *Tg737* functions in a ciliogenic pathway and is disrupted in *osm-5* mutant worms. *Development*, 128 (9): 1493—1505.
- Hoy RR, Robert D, 1996. Tympanal hearing in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 41: 433—450.
- Jarman AP, Ahmed I, 1998. The specificity of proneural genes in determining *Drosophila* sense organ identity. *Mech. Dev.*, 76 (1-2): 117—125.
- Jarman AP, Grau Y, Jan LY, Jan YN, 1993. *atonal* is a proneural gene that directs chordotonal organ formation in the *Drosophila* peripheral nervous system. *Cell*, 73 (7): 1307—1321.
- Jarman AP, Sun Y, Jan LY, Jan YN, 1995. Role of the proneural gene, *atonal*, in formation of *Drosophila* chordotonal organs and photoreceptors. *Development*, 121

- (7): 2019—2030.
- Kamikouchi A, Inagaki HK, Effertz T, Hendrich O, Fiala A, Göpfert MC, Ito K, 2009. The neural basis of *Drosophila* gravity-sensing and hearing. *Nature*, 458: 165—171.
- Kernan M, Cowan D, Zuker C, 1994. Genetic dissection of mechanosensory transduction: mechanoreception-defective mutations of *Drosophila*. *Neuron*, 12(6): 1195—1206.
- Kim J, Chung YD, Park DY, Choi S, Shin DW, Soh H, Lee HW, Son W, Yim J, Park C-S, Kernan MJ, Kim C, 2003. A TRPV family ion channel required for hearing in *Drosophila*. *Nature*, 424: 81—84.
- Kohlhase J, Hausmann S, Stojmenovic G, Dixkens C, Bink K, Schulz-Schaeffer W, Altmann M, Engel W, 1999. *SALL3*, a new member of the human *spalt*-like gene family, maps to 18q23. *Genomics*, 62(2): 216—222.
- Kühnlein RP, Bronner G, Taubert H, Schuh R, 1997. Regulation of *Drosophila spalt* gene expression. *Mech. Dev.*, 66(1-2): 107—118.
- Liedtke W, Choe Y, Marti-Renom MA, Bell AM, Denis CS, Andrejśali, Hudspeth AJ, Friedman JM, Heller S, 2000. Vanilloid receptor-related osmotically activated channel (VR-OAC), a candidate vertebrate osmoreceptor. *Cell*, 103(3): 525—535.
- Lu BZ, 2004. The insect 'ear', its molecular basis and evolution. *J. Genet. Molec. Biol.*, 15(2): 82—87.
- Lucas KM, Windmill JFC, Robert D, Yack JE, 2009. Auditory mechanics and sensitivity in the tropical butterfly *Morpho peleides* (Papilionoidea, Nymphalidae). *J. Exp. Biol.*, 212: 3533—3541.
- Murthy M, 2010. Unraveling the auditory system of *Drosophila*. *Neurobiology*, 20: 281—287.
- Nadrowski B, Effertz T, Senthilan PR, Göpfert MC, 2010. Antennal hearing in insects – new findings, new questions. *Hearing Res.* DOI:10.1016/j.heares.2010.03.092
- Nene V, Worman JR, Lawson D, Haas B, Kodira C, Tu Z, Loftus B, Xi Z, Megy K, Grabherr M, Ren Q, Zdobnov EM, Lobo NF, Campbell KS, Brown SE, Bonaldo MF, Zhu J, Sinkins SP, Hogenkamp DG, Amedeo P, Arensburger P, Atkinson PW, Bidwell S, Biedler J, Bimey E, Bruggner RV, Costas J, Coy MR, Crabtree J, Crawford M, deBruyn B, Cecaprio D, Eiglmeier K, Eisenstadt E, El-Dorri H, Gelbart WM, Gomes SL, Hammond M, Hannick LI, Hogan JR, Holmes MH, Jaffe D, Johnston JS, Kennedy RC, Koo H, Kravitz S, Kriventseva EV, Kulp D, LaButti K, Lee E, Li S, Lovin DD, Mao C, Mauceli E, Menck CFM, Miller JR, Montgomery P, Mori A, Nascimento AL, Naveira HF, Nusbaum C, O'Leary S, Orvis J, Pertea M, Quesneville H, Reidenbach KR, Rogers Y-H, Roth CW, Schneider JR, Schatz M, Shumway M, Stanke M, Stinson EO, Tubio JMC, VanZee JP, Verjovski-Almeida S, Werner D, White O, Wyder S, Zeng Q, Zhao Q, Zhao Y, Hill CA, Raikhel AS, Soares MB, Knudson DL, Lee NH, Galagan J, Salzberg SL, Paulsen IT, Dimopoulos G, Collins FH, Birren B, Fraser-Liggett CM, Severson DW, 2000. Genome sequence of *Aedes aegypti*, a major arbovirus vector. *Science*, 287: 2185—2195.
- Pazour GJ, Dickert BL, Vucica Y, Seeley ES, Rosenbaum JL, Witman GB, Cole DG, 2000. *Chlamydomonas* IFT88 and its mouse homologue, polycystic kidney disease gene *Tg737*, are required for assembly of cilia and flagella. *J. Cell Biol.*, 151(3): 709—718.
- Petit C, 2001. Usher syndrome: from genetics to pathogenesis. *Annu. Rev. Genom. Hum. Genet.*, 2: 271—279.
- Robert D, 2009. Insect bioacoustics: mosquitoes make an effort to listen to each other. *Curr. Biology.*, 19(11): 446—449.
- Royden CS, Pirrotta V, Jan LY, 1987. The *tko* locus, site of a behavioral mutation in *D. melanogaster*, codes for a protein homologous to prokaryotic ribosomal protein S12. *Cell*, 51: 165—173.
- Rusten TE, Cantera R, Urban J, Technau G, Kafatos FC, Barrio R, 2001. Spalt modifies EGFR-mediated induction of chordotonal precursors in the embryonic PNS of *Drosophila* promoting the development of oenocytes. *Development*, 128(5): 711—722.
- Shah ZH, O'Dell KM, Miller SC, An X, Jacobs T, 1997. Metazoan nuclear genes for mitoribosomal protein S12. *Gene*, 204(1-2): 55—62.
- Strotmann R, Harteneck C, Nunnenmacher K, Schultz G, Plant TD, 2000. OTRPC4, a nonselective cation channel that confers sensitivity to extracellular osmolarity. *Nat. Cell Biol.*, 2: 695—702.
- Tavernarakis N, Driscoll M, 1997. Molecular modeling of mechanotransduction in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Annu. Rev. Physiol.*, 59: 659—689.
- Tobin D, Madsen D, Kahn-Kirby A, Peckol EL, Moulder G, Barstead R, Maricq AV, Bargmann CI, 2002. Combinatorial expression of TRPV channel proteins defines their sensory functions and subcellular localization in *C. elegans* neurons. *Neuron*, 35(2): 307—318.
- Todi SV, Franke JD, Kiehart DP, Eberl DF, 2005. Myosin VIIA defects, which underlie the usher 1B syndrome in humans, lead to deafness in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 15(9): 862—868.
- Todi SV, Sharma Y, Eberl DF, 2004. Anatomical and molecular

- design of the *Drosophila* antenna as a flagellar auditory organ. *Microsc. Res. Tech.*, 63(6): 388—399.
- Todi SV, Sivan-Loukianova E, Jacobs JS, Kiehart DP, Eberl DF, 2008. Myosin VIIA, important for human auditory function, is necessary for *Drosophila* auditory organ development. *PLoS ONE*, 3(5): 1—9.
- Toivonen JM, O' Dell KMC, Petit N, Irvine SC, Knight GK, Lehtonen M, Longmuir M, Luoto K, Touraille S, Wang Z, Alziari S, Shah ZH, Jacobs HT, 2001. Technical knockout, a *Drosophila* model of mitochondrial deafness. *Genetics*, 159: 241—254.
- Tribolium Genome Sequencing Consortium, 2008. The genome of the model beetle and pest *Tribolium castaneum*. *Nature*, 452: 949—955.
- Walker RG, Willingham AT, Zuker CS, 2000. A *Drosophila* mechanosensory transduction channel. *Science*, 287(5461): 2229—2234.
- 王珊, 那雨鹤, 冷雪, 那杰, 2010. 昆虫的听觉器官. *昆虫知识*, 47(4): 652—656.
- Wang VY, Hassan BA, Bellen HJ, Zoghbi HY, 2002. *Drosophila* atonal fully rescues the phenotypes of Math1 null mice: new functions evolve in new cellular contexts. *Curr. Biol.*, 12(18): 1611—1616.
- Weil D, Blanchard S, Kaplan J, Guilford P, Gibson F, Walsh J, Mburu P, Varela A, Levilliers J, Weston MD, Kelley P, Kimberling WJ, Wagenaar M, Levi-Acobas F, Larget-Piet D, Munnich A, Steel KP, Brown SDM, Petit C, 1995. Defective myosin VIIA gene responsible for usher syndrome type 1B. *Nature*, 374(6517): 60—61.
- Wissenbach U, Bodding M, Freichel M, Flockerzi V, 2000. Trp12, a novel Trp related protein from kidney. *FEBS Lett.*, 485(2): 127—134.
- Xia Q, Zhou Z, Lu C, Cheng D, Dai F, Li B, Zhao P, Zha X, Cheng T, Chai C, Pan G, Xu J, Liu C, Lin Y, Qian J, Hou Y, Wu Z, Li G, Pan M, Li C, Shen Y, Lan X, Yuan L, Li T, Xu H, Yang G, Wan Y, Zhu Y, Yu M, Shen W, Wu D, Xiang Z, Yu J, Wang J, Li R, Shi J, Li H, Li G, Su J, Wang X, Li G, Zhang Z, Wu Q, Li J, Zhang Q, Wei N, Xu J, Sun H, Dong L, Liu D, Zhao S, Zhao X, Meng Q, Lan F, Huang X, Li Y, Fang L, Li C, Li D, Sun Y, Zhang Z, Yang Z, Huang Y, Xi Y, Qi Q, He D, Huang H, Zhang X, Wang Z, Li W, Cao Y, Yu Y, Yu H, Li J, Ye J, Chen H, Zhou Y, Liu B, Wang J, Ye J, Ji H, Li S, Ni P, Zhang J, Zhang Y, Zheng H, Mao B, Wang W, Ye C, Li S, Wang J, Wong GK, Yang H, Biology Analysis Group, 2004. A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science*, 306: 1937—1940.
- Yack JE, 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microsc. Res. Techniq.*, 63(6): 315—337.
- Yager DD, 1999. Structure, development, and evolution of insect auditory systems. *Microsc. Res. Techniq.*, 47(6): 380—400.
- Yorozu S, Wong A, Fischer BJ, Dankert H, Kernan MJ, Kamikouchi A, Ito K, Anderson DJ, 2009. Distinct sensory representations of wind and near-field sound in the *Drosophila* brain. *Nature*, 458: 201—205.
- Zha YP, Chen QC, Lei CL, 2009. Ultrasonic hearing in moths. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (n. s.)*, 45(2): 145—156.
- 查玉平, 徐芬, 陈其才, 雷朝亮, 2008. 棉铃虫 *Nanchung* 基因的全长 cDNA 克隆及序列分析. *植物保护学报*, 35(6): 573—574.