

ОБЗОР

УДК 595.7:57.012

Роль периферического окружения рецепторов нейронов в восприятии стимулов сенсорными органами насекомых: факты и гипотезы

С.Ю. Чайка 

*Кафедра энтомологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
e-mail: biochaika@mail.ru*

На примере обонятельных, зрительных, механо-, гигро- и терморекцепторов рассмотрена роль промежуточных субстратов, представленных морфологическими структурами или химическими соединениями, находящимися между носителем информации (стимулом) и рецепторной мембраной дендрита в сенсорных органах насекомых. Промежуточные субстраты в обонятельных сенсиллах представлены их кутикулярными отделами, порами или поро-трубчатой системой, внутрисенсиллярной лимфой, а также одорант-связывающими белками. Промежуточными структурами являются также сочленовная мембрана (механорецепторные волоски), тимпанальная мембрана (органы слуха), минеральные статолиты (рецепторы гравитации), наночастицы оксида железа (рецепторы магнитного поля), окружающий дендриты матрикс (гигрорецепторы), связанные с мембраной дендрита микрочастицы (терморекцепторы), несклеротизированная мезокутикула (инфракрасные рецепторы). В распространении сигнала, воспринимаемого органами чувств большинства модальностей, наблюдается два этапа: 1) до контакта сигнала с периферическим окружением (веществом или структурой); 2) после контакта сигнала с периферическим окружением. При этом сигнал одной модальности на первом этапе своего распространения может замещаться сигналом иной модальности на втором этапе распространения, как, например, у гигро- или терморекцепторов, поскольку первичный стимул (влажность, тепло/холод, инфракрасное излучение) замещается механическим воздействием на мембрану дендрита его периферического окружения. Механизмы замещения модальности сигнала во многих сенсорных органах, равно как роль одорант-связывающих белков и поровых трубок в обонятельных сенсиллах окончательно не выяснены и требуют дальнейшего изучения.

Ключевые слова: *насекомые, сенсорные органы, обонятельные рецепторы, околорецепторные структуры, одорант-связывающие белки, поровые трубки, обзор*

Многообразие типов чувствительности насекомых обеспечивается наличием специализированных органов чувств, представленных у насекомых органами зрения и сенсиллами разной модальности.

Определение понятия сенсорной рецепции в монографиях, учебниках и энциклопедиях однозначно — это восприятие специализированными нервными клетками энергии различных раздражителей (химических, механических, термических, электромагнитных и др.) и преобразование ее в энергию нервных импульсов, т.е. в нервные сигналы. Последовательность функций рецепторов — восприятие и преобразование — также однозначна и не вызывает каких-либо сомнений. За исключением одного: из столь лаконичного определения рецепторного акта можно сделать вывод, что сенсорный мембранный рецептор всегда воспринимает нативный нетрансформированный первичный

стимул. Подобная трактовка подтверждается и определением механизма рецепции, включающего первичное взаимодействие рецептора с раздражителем. Однако результаты изучения рецепторов насекомых свидетельствуют о том, что такой механизм рецепции свойствен далеко не всем органам чувств. У насекомых наряду с рецепторами, воспринимающими нативные стимулы, имеются и рецепторы, воспринимающие преобразованные на своем пути к рецептору стимулы. Настоящий обзор направлен на обсуждение этой проблемы.

Обобщенное представление о первичном акте рецепции стимулов любой модальности было сформулировано в 70-е гг. прошлого века; в соответствии с ним в плазматической мембране дендритов рецепторных клеток имеются белковые молекулы, первыми вступающими в специфическое взаимодействие с дискретной единицей энергии внешнего стимула [1]. Впервые такие бел-

ковые обонятельные рецепторы у насекомых были идентифицированы в составе мембраны дендритов нейронов, расположенных в сенсиллах *Drosophila melanogaster* [2–4]. За последние двадцать лет получены многие данные, подтверждающие эту концепцию, применительно, по крайней мере, к наиболее хорошо изученным обонятельным рецепторам [5–7].

Сенсиллы насекомых представляют собой морфологически независимые элементарные сенсорные образования, состоящие из одной или нескольких специализированных первичночувствующих рецепторных клеток (нейронов), нескольких обкладочных клеток и кутикулярного отдела [8]. Первичночувствующие рецепторные клетки, в отличие от вторичночувствующих, не только воспринимают энергию стимула, но и сами генерируют и передают нервные импульсы в ганглии нервной системы. С помощью сенсилл насекомые воспринимают как ненаправленную на определенный организм информацию о состоянии внешней среды (ветрочувствительные рецепторы, гигро-, терморецепторы, рецепторы CO₂), так и направленную на определенные виды насекомых информацию в виде звуковых или световых сигналов, феромонов и других химических соединений.

Рецепторы насекомых классифицируют по разным параметрам: 1) модальности адекватных раздражителей (фоторецепторы, механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, гигрорецепторы, рецепторы гравитации, магнитных и электрических полей); 2) отношению к организму исходящего сигнала (экстеро-, интеро- и проприоцепторы); 3) взаимному расположению рецептора и раздражителя (дистантное, контактное).

Однако строение экстероцепторов насекомых не позволяет большинству стимулов достичь рецепторной мембраны дендрита без предварительного взаимодействия с каким-либо субстратом, расположенным в периферическом окружении рецепторной мембраны, в некоторых случаях даже не относящемуся к нервной системе. Как известно, любое взаимодействие приводит к изменению обоих взаимодействующих объектов. Анализируя имеющуюся информацию по органам чувств насекомых [1, 8], нельзя не отметить недостаточную изученность функции субстратов, лежащих на пути движения стимула из внешней среды к рецепторной мембране дендритов рецепторных клеток, что затрудняет трактовку всех этапов акта первичной рецепции.

Наличие промежуточных субстратов, представленных морфологическими структурами или химическими соединениями, между носителем информации (стимулом) и воспринимающим рецептором в мембране нейрона свойственно органам чувств большинства модальностей. Наиболее сложная организация околорецепторного окружения свойственна обонятельным сенсиллам.

Восприятие химических стимулов

В последние три десятилетия произошел значительный прорыв в познании первичных механизмов восприятия насекомыми молекул химических соединений, прежде всего присутствующих в окружающей среде (одорантов), воспринимаемых обонятельными сенсиллами, и в меньшей степени – соединений, растворенных в различных пищевых жидкостях, которые воспринимаются контактными хеморецепторными (вкусовыми) сенсиллами.

Контактные хеморецепторные сенсиллы расположены не только на придатках ротового аппарата, но и на антеннах, лапках ног, гениталиях, яйцекладе, а у многих видов и на крыльях. Эти хемосенсорные органы представлены преимущественно трихонидными и базиконическими сенсиллами, для которых характерно наличие только одной или нескольких пор на вершине кутикулярного отдела и неветвящихся дендритов в последнем [8]. Дендриты в кутикулярном отделе находятся в сенсиллярной жидкости, являющейся единственным субстратом на пути между воспринимаемой пищевой жидкостью и вкусовыми рецепторами мембраны дендрита.

Изучая с помощью электрофизиологического метода реакции разных нейронов на вкусовые раздражители, во вкусовых сенсиллах выявлены 4 типа нейронов: сахарочувствительные (S) нейроны; водочувствительные (W) нейроны; нейроны, чувствительные к низким концентрациям солей (L1); нейроны, чувствительные к высоким концентрациям солей (L2) [9].

Рецепторы вкусовых соединений, расположенные на мембране дендритов контактных хеморецепторов, и кодирующие их гены впервые были идентифицированы у *Drosophila melanogaster* [10, 11], а одорант-связывающие белки выявлены у *Drosophila* [12] и серой мясной мухи *Boettcherisca peregrina* [13]. Однако пока неизвестна функция одорант-связывающих белков, выявляемых в тканях вкусовых органов насекомых, а также механизм формирования связи этих белков с лигандами.

Обонятельные органы насекомых более разнообразны по форме их кутикулярного отдела; среди них доминируют трихонидные, базиконические, целоконические, булавовидные, стилоконические и плакоидные сенсиллы. По строению кутикулярного отдела выделены одностенные сенсиллы, имеющие одну сплошную кутикулярную стенку, и двустенные сенсиллы, имеющие две связанные между собой стенки. Одностенные обонятельные сенсиллы характеризуются наличием многочисленных пор в кутикулярном отделе и ветвящихся дендритов в полости последнего. Кутикулярный отдел двустенных обонятельных сенсилл пронизан поровыми каналами, а в его полости расположены неветвящиеся дендриты рецепторных нейронов [8].

В мембране дендритов рецепторных клеток обонятельных сенсилл идентифицированы белки разных классов: рецепторы одорантов [5, 14, 15], ионотропные рецепторы [16], белки мембраны сенсорного нейрона [17]. В окружающей мембрану внутрисенсиллярной лимфе выявлены одорант-связывающие белки [18] и одорант-разлагающие ферменты [19].

Обонятельные рецепторы представлены длинными, пронизывающими мембрану белковыми молекулами, для которых характерно избирательное связывание с молекулами одорантов определенного класса; у мух рода *Drosophila* выявлено 52 типа обонятельных рецепторов [20]. При этом каждый обонятельный нейрон обладает только одним, редко двумя, типами таких рецепторов.

Установлено также, что восприятие молекулы одоранта рецепторным белком у *Drosophila* осуществляется при наличии в мембране дендрита белков-коррецепторов ORCO. В частности, белок OR83b (называемый также OR2 или OR7 у других насекомых) имеет сходное строение у разных нейронов, в отличие от рецепторных белков. Предполагается, что белок OR83b выполняет транспортную в отношении рецепторных белков функцию, поскольку при блокировании секреции этого белка рецепторные белки не связываются с мембраной дендрита [21]. В целоконических сенсиллах *Drosophila* выявлены ионотропные рецепторы, формирующие ионные каналы [16], которые рассматриваются как наиболее древние сенсорные рецепторы [22].

Возникает вопрос: как попадают молекулы одорантов на рецепторную мембрану? Ведь им надо проникнуть через многие околорецепторные структуры и лимфу, окружающую дендриты. В хеморецепторных органах насекомых такое периферическое окружение рецепторов представлено кутикулярными отделами сенсилл, их порами или поро-трубчатой системой и внутрисенсиллярной лимфой [23]. При этом сложилась парадоксальная ситуация, выражающаяся в том, что изученность и теоретическая обоснованность восприятия одоранта собственно мембранным рецептором оказались значительно глубже по сравнению с изученностью участия в этом процессе периферического окружения рецептора.

Первой структурой, на которую попадают молекулы одорантов, является пронизанный порами внешний слой кутикулы обонятельной сенсиллы. При этом судьба молекул, достигших этой поверхности, различна: теоретически, одни из молекул сразу попадают в поры, и можно предположить, что именно они служат источником информации о природе химического сигнала, в то время как большинство молекул попадает на внешнюю липопротеиновую пленку кутикулярного отдела сенсиллы. Попавшие на поверхность антенны одоранты разной природы, в том числе и феромоны,

подвергаются как ферментному разрушению [18, 24], так и механическому удалению при очистке (груминге) насекомыми антенн [25]. Получены также данные о неоднородности химического состава липидов поверхности обонятельных сенсилл у разных насекомых [26]. Допускалась также возможность «стекания» одорантов в поры по липопротеиновой пленке [23]. Однако молекулы одоранта, в частности полового феромона, не попавшие сразу в поры, вряд ли имеют сигнальное значение для насекомых, активно разыскивающих в полете полового партнера. Даже гипотетическое наличие такого «стекания», занимающего определенное время, значительно усложняет объяснение механизма ориентации насекомых на источник запаха, так как в этом случае насекомое будет воспринимать вещество, даже находясь вне запахового следа, что приведет к дезориентации его полета или поискового поведения [27].

Внутрисенсиллярными структурами, с которыми взаимодействуют молекулы одорантов, являются поровые трубки и одорант-связывающие белки.

Интенсивное изучение одорант-связывающих белков было обусловлено возможным решением проблемы доставки гидрофобных молекул одоранта через гидрофильную внутрисенсиллярную лимфу к рецепторной мембране дендрита. Появились работы, направленные на доказательство гипотезы активного переноса молекул одоранта к локусам мембраны рецепторной клетки [28]. По этой гипотезе молекулы одоранта, попав через поры в полость кутикулярного отдела сенсиллы, связываются с белковыми молекулами, которыми они активно транспортируются к мембране рецепторной клетки (рис. 1А). Первым фактом, подтвердившим перспективность развития данной гипотезы, было обнаружение в антенне бабочки *Antheraea polyphemus* белка, который связывался с молекулами феромона, но при этом не обладал инактивирующими свойствами в отношении этих молекул [18]. Установлено, что одорант-связывающие белки синтезируются обкладочными клетками сенсиллы и выделяются в сенсиллярную жидкость [24].

Благодаря использованию методов молекулярной биологии во внутрисенсиллярной жидкости обонятельных сенсилл многих насекомых (чешуекрылые, муха-дрозофила, комары, пчела медоносная) кроме одорант-связывающих белков выявлены и одорант-инактивирующие ферменты [19]. Предполагается, что эти ферменты инактивируют свободные молекулы одорантов, не связавшиеся с одорант-связывающими белками. Последние могут выполнять две функции: 1) транспортировку гидрофобных молекул одоранта через гидрофильную сенсиллярную жидкость к рецепторам на мембране дендрита; 2) защиту молекул одоранта от действия одорант-инактивирующих ферментов.

Процесс транспортировки молекул одорантов к рецепторной мембране сопровождается образованием комплекса, состоящего из определенного одорант-связывающего белка и лиганда — молекулы одоранта. Процесс взаимодействия этого комплекса с рецепторной мембраной детально не изучен и поэтому неизвестно, воспринимает ли мембранный рецептор весь комплекс, то есть одорант-связывающий белок и лиганд, или только один лиганд [7]. Восприятие рецептором всего комплекса может свидетельствовать о том, что одорант-связывающий белок, сформировав этот комплекс с определенным лигандом, определяет и специфичность комплекса в целом.

Кажущаяся логически безупречной и подтверждаемая экспериментальными данными концепция доставки молекул одорантов к рецепторам заметно пошатнулась при обнаружении одорант-связывающих белков во многих тканях и органах насекомых, не имеющих отношения к органам обоняния [29]. Одорант-связывающие белки к настоящему времени выявлены не только в обонятельных сенсиллах насекомых, но и во вкусовых сенсиллах, расположенных на лабеллумах хоботка и ногах [12, 13]. Кроме хеморецепторных органов одорант-связывающие белки обнаружены в гигро-рецепторных сенсиллах антенн *Drosophila* [20, 30]. Неожиданным было обнаружение этих белков в феромонных [31] и половых [32–34] железах, а также в кишечнике [35] насекомых.

Трудности однозначной трактовки роли одорант-связывающих белков обусловлены и рядом других фактов. Несмотря на широкое распространение в органах и тканях насекомых одорант-связывающих белков, многие из них, тем не менее, не обнаруживаются в нейронах обонятельных сенсилл, включая их аксоны и дендриты, но выявляются в обкладочных клетках сенсилл — текогенной, тормогенной. Для некоторых насекомых не удалось подтвердить участие одорант-связывающих белков в обонятельном процессе с помощью электрофизиологического метода [20]. Довольно неожиданными были и результаты изучения реакции рецепторных нейронов на одорант-связывающие белки. Показано, в частности, что одорант-связывающие белки могут в некоторых случаях не инициировать реакцию рецепторов в ответ на одорант, а, напротив, ее ингибировать [18].

Показано также, что реакция рецептора на одорант может проявляться и при отсутствии одорант-связывающих белков [36, 37]. Это подтверждается опытами с восприятием *D. melanogaster* феромона 11-цис-вакценилацетата, которое обычно обеспечивается наличием одорант-связывающего белка LUCH, трансмембранного белка SNMP и обонятельного рецептора OR67d [38, 39]. В электрофизиологических опытах с мутантными по белку LUCH дрозофилами установлено, что, несмотря на невозможность формирования у дро-

зофил комплекса «феромон—LUCH», последние обладали чувствительностью к феромону. Это косвенно указывает на возможность непосредственного активирования рецепторов нейронов молекулами феромона, хотя для этого требуется повышенная концентрация последнего.

Возникает вопрос: может ли периферическое окружение рецепторной мембраны в обонятельных сенсиллах выполнять более важную роль в механизмах первичной рецепции, чем проводниковая роль или его участие в деактивации молекул одорантов [40]? Такая возможность не исключается: в частности, сформулирована гипотеза, в соответствии с которой одорант-связывающие белки могут осуществлять селекцию запаховых молекул перед их доставкой к рецепторным белкам [7]. Если такое предположение подтвердится, то проблема первичных механизмов рецепции требует кардинального пересмотра, поскольку между молекулами одоранта и рецепторной мембраной нейрона существует промежуточное активное звено — соединения, «опознающие» природу обонятельного стимула и доставляющие последний к определенному рецептору мембраны дендрита.

Поровые трубки. Нет полной ясности и в трактовке функции поровых трубок в обонятельных сенсиллах. Экстраклеточные поровые трубки, формирующиеся в полости обонятельных волосков еще до вхождения в нее дендритов рецепторных клеток, имеют диаметр 15–20 нм, а их длина достигает в среднем 350 нм. Поровые трубки дистальным концом связаны с порами в кутикулярном отделе обонятельных сенсилл, а проксимальным концом контактируют с мембраной дендритов рецепторных клеток, формируя таким образом единую поро-трубчатую систему (рис. 1Б и 2А). Формирование пор в кутикуле обеспечивается специализированными выростами плазматической мембраны обкладочных клеток [41], а формирование поровых трубок происходит, по-видимому, путем самосборки липидного материала, выделяемого трихогенной клеткой. Поровые трубки обонятельных сенсилл сходны с поровыми каналами кутикулы (рис. 2Б), и это послужило основанием считать, что поровые трубки, как и поровые каналы, состоят из липидов, находящихся в мезоморфном состоянии, то есть имеют жидкокристаллическое строение [42]. Как отмечено выше, из сходного материала состоит и тонкий слой эпикутикулы, которому также, наряду с поро-трубчатой системой и сенсиллярной жидкостью, приписывают обеспечение «стекания» молекул одорантов, поступающих из внешней среды, в полость сенсорного волоска [23]. Поскольку поро-трубчатая система связывает рецепторную мембрану с внешней средой, то этим должна обеспечиваться высокая эффективность поступления молекул одоранта к рецепторной мембране.

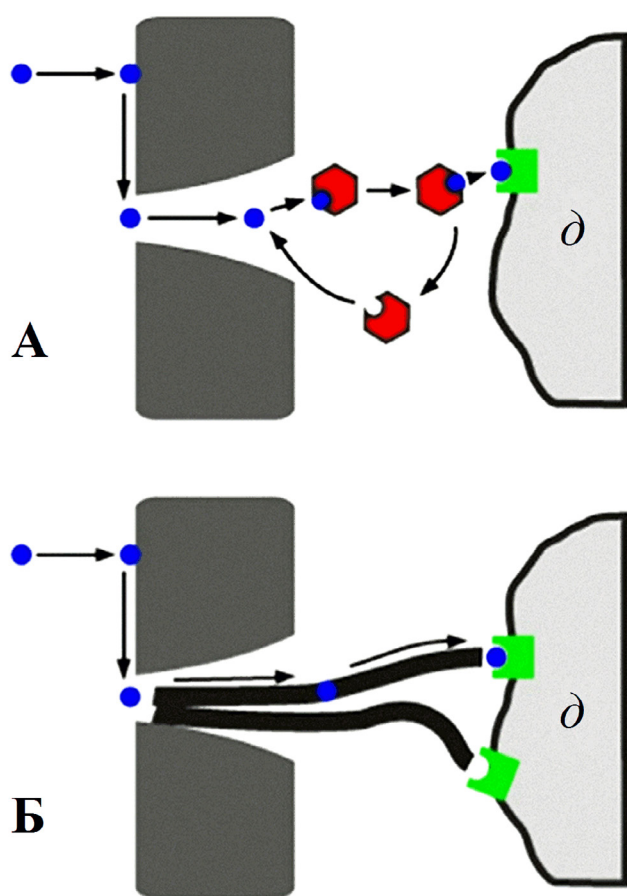


Рис. 1. Модели транспорта одорантов с помощью одорант-связывающих белков и поровых трубок.

А — молекулы одоранта (кружки), попав через пору в лимфу сенсиллы, связываются с одорант-связывающим белком (гексагон) и транспортируются к рецептору (квадрат) дендрита (δ); Б — транспорт молекул одоранта к рецептору дендрита по полости поровой трубки (по: Larter et al., 2016).

Липидный состав поровых трубок теоретически должен обеспечить диффузию липофильных молекул многих одорантов через липофобную внутрисенсиллярную лимфу полости сенсиллы, в которой находятся дендриты обонятельных нейронов. Жидкокристаллическим строением поровых трубок можно объяснить и механизм быстрого проникновения молекул одорантов к мембране рецептора, поскольку жидкие кристаллы характеризуются пластичностью, высокой адсорбционной активностью, легкой замещаемостью молекул [43]. Липидная жидкокристаллическая природа поровых трубок и внешнего слоя мембраны дендрита рецепторной клетки снимает проблему их связи друг с другом.

Поскольку проводниковая функция поровых трубок, долгое время рассматривавшаяся как основная для этих структур, выполняется по современным представлениям специальными белками, остается неясным вопрос о роли поровых трубок в контексте новой трактовки попадания молекул одоранта на рецепторную мембрану. Вследствие неясности, сложившейся вокруг роли поровых трубок в обонятельном процессе, последние часто просто упоминаются наряду с порами или вообще не отражены в схемах процесса рецепции либо, напротив, им вновь приписывается возможная роль в транспорте молекул одорантов к рецепторной мембране [20].

Пока не снят вопрос о том, каким образом попадают молекулы одоранта, находящиеся во внутрисенсиллярной жидкости, к рецепторной мембране дендритов в сенсиллах, у которых наблюдается контакт поровых трубок с рецепторной мембраной. Если молекулы одоранта попа-

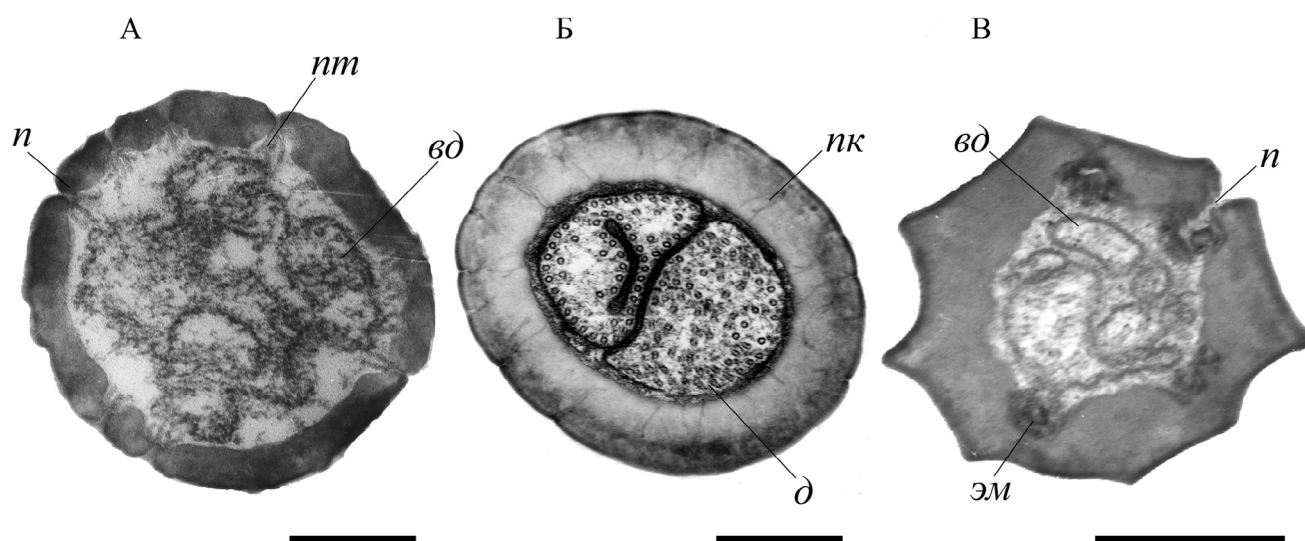


Рис. 2. Поперечные срезы через хеморецепторные сенсиллы антенн насекомых (фото автора, микроскоп JEM-1011 [JEOL, Япония]).

А — базиконическая сенсилла мошки *Boophthora erythrocephala* De Geer (x40 000); Б — хеморецепторный волосок вши *Pediculus humanus corporis* De Geer (x40 000); В — базиконическая сенсилла в обонятельной ямке блохи *Ceratophyllus sciurorum* Schrank (x60 000). Обозначения: *vd* — ветви дендритов, *d* — дендриты, *n* — поры, *нк* — поровые каналы, *нт* — поровые трубки, *эм* — электронноплотный материал. Масштабные линейки — 0,5 мкм.

дают в жидкость сенсиллы, каким-то образом минуя поровые трубки, то какую функцию несут последние? У некоторых насекомых поровые трубки расположены столь плотно, что практически полностью преграждают свободное сообщение поры с полостью кутикулярного отдела сенсиллы (рис. 2В). В наибольшей степени этот феномен выражен в обонятельных сенсиллах других членистоногих — клещей, в порах которых имеется электронно-плотная бляшка, а поровые трубки располагаются вокруг основания этой бляшки. Сходство материала поровых трубок и поровой бляшки, а также расположение последней, соответствующее расположению поровых трубок, дают основание рассматривать поровую бляшку как дополнительный уловитель молекул одорантов [44].

Имеется и иной взгляд на функцию поровых трубок. Исходя из жидкокристаллического состояния поровых трубок, автор настоящего обзора сформулировал гипотезу о том, что поровые трубки обонятельных сенсилл выполняют функцию проводника не самих молекул одорантов, а лишь информации о строении (химической природе) последних [27].

Известно, что попадание на жидкокристаллический холестерик даже небольшого количества какого-либо вещества меняет шаг спирали жидкого кристалла, что обнаруживается в опытах по изменению цвета отраженного света [45]. Это свойство жидких кристаллов обусловило их широкое применение в биологических сенсорах [46, 47]. В частности, на основе жидких кристаллов созданы датчики для разных аналитов — токсичных и взрывчатых веществ, возбудителей болезней в выдыхаемом воздухе и др. [48].

При наличии контакта поровой трубки с мембраной рецепторной клетки последняя может мгновенно получить информацию о молекулах, адсорбированных порами обонятельных сенсилл. Это особенно важно для детектирования жизненно важных сигналов — например, молекул половых феромонов, концентрация которых в открытом пространстве обычно невысока.

Настоящая гипотеза предусматривает взаимодействие раздражителя с рецепторной мембраной нейрона, хотя такое взаимодействие осуществляется опосредованно — через поровые трубки. К тому же носитель информации и во многих других органах чувств достигает рецептора не в своем нативном состоянии, а в преобразованном. Рассмотрим взаимодействие раздражителей иных модальностей с рецепторами дендрита.

Восприятие стимулов разных модальностей

В фоторецепторах насекомых околорецепторные структуры представлены светопреломляющим аппаратом — роговичной линзой и кристаллическим конусом, а также пигментными и фоторецеп-

торными клетками, в цитоплазме которых имеются пигментные гранулы. В собственно фоторецепторную мембрану погружены белковая молекула родопсина и ретиналь (альдегид витамина А), и они ответственны за поглощение кванта света, энергия которого передается молекулам белка, что вызывает каскад ферментативных реакций, приводящих через усиление светового сигнала к запуску зрительного акта [49]. Поскольку фотоны представляют собой элементарные частицы с нулевой массой, но обладающие энергией, то только последняя выполняет триггерную роль в фоторецепторном акте. Вследствие этого промежуточные субстраты (если к последним мы не относим интегрированные в рецепторную мембрану родопсин и ретиналь) выполняют исключительно регулирующую функцию, воздействуя на световой поток на его пути к фоторецепторной мембране: фокусирование световых излучений в светочувствительную область фоторецепторов и экранирование световых потоков в разных отделах омматидия.

В органах чувств иных модальностей (гигро-, термо-, механорецепторах) промежуточные вещества или структуры, обеспечивающие специализацию сенсорного органа, также не входят в состав собственно рецептора мембраны. Они расположены на некотором расстоянии от рецепторной мембраны дендрита и эффективно улавливают энергию специфического раздражителя, передавая его мембране дендрита рецепторной клетки. В частности, в волосковых механорецепторах такая структура представлена сочленовной мембраной, передающей механические стимулы на мембрану трубчатого тела дендрита специализированного нейрона [8].

Специализация слуховых органов насекомых происходила путем установления связи хордотональных сенсилл с определенными структурами тела, обладающими способностью улавливать энергию звукоизлучения и передавать ее рецепторным клеткам [50]. В высокосоввершенных органах слуха — тимпанальных органах саранчовых, чешуекрылых, цикад и других насекомых — такой промежуточной структурой является тимпанальная мембрана, приходящая в колебания при действии звуковой волны и передающая эти сигналы рецепторным клеткам непосредственно или через примыкающие к ней воздушные камеры. По мнению Р.Д. Жантиева хордотональные сенсиллы, входящие в состав тимпанальных органов, не могли бы адекватно воспринять все параметры звуковых сигналов без вспомогательных структур [51].

Органы равновесия (гравитации) представлены у наземных насекомых разнообразными сенсиллами: волосковыми пластинками, булаво-видными сенсиллами, трохолитами, статолитоподобными органами, а у водных насекомых — статоцистами, смещение которых регистрируется нейронами механорецепторных волосков [8, 52].

Восприятие геомагнитного поля насекомыми осуществляется рецепторами, реагирующими на смещение магнетита — оксида железа, гранулы которого локализованы в эноцитах и клетках жирового тела [53].

По электрофизиологическим данным гигро-рецепторы представлены беспоровыми одностенными сенсиллами, а терморекцепторы — как беспоровыми одностенными, так и имеющими поры двустенными сенсиллами [54]. У многих насекомых функцию гигро- и терморекцепции выполняют сенсиллы одного типа, содержащие рецепторные клетки обеих модальностей [55].

В гигро-рецепторных сенсиллах имеется гидростатический материал, расположенный между кутикулой сенсиллы и дендритами рецепторных клеток. Насыщение этого материала парами влаги или их потеря при испарении оказывают механическое воздействие на рецепторы дендрита специализированного нейрона. Следовательно, изменения в гигроскопических компонентах, окружающих дендриты нейронов, индуцируют формирование электрического потенциала [54, 56].

В кутикулярном отделе терморекцепторов, представленных стилочоническими сенсиллами, дендрит терморекцепторной клетки имеет пластинчатое строение [57], и с его мембраной связаны примембранные сферические микрочастицы диаметром около 8 нм. Химический состав этих структур пока не выяснен, но предполагается, что они реагируют на изменение температуры изменением своих размеров, оказывая при этом разное давление на мембрану дендрита [58].

Органы, воспринимающие инфракрасное излучение, у жуков-златок *Melanophila* представлены иннервируемыми кутикулярными органами — сферами [59]. Они имеют кутикулярный отдел, состоящий из внешнего плотного слоя экзокутикулы и лежащего под ним слоя несклеротизированной губчатой мезокутикулы. Внутри сферы имеется заполненная жидкостью полость, связанная с мезокутикулой системой микрополостей и тонких каналов, в которую входит дендрит механорецепторного нейрона. Изменения под действием инфракрасного излучения внутреннего давления жидкости в полости сферы регистрируются механорецепторным нейроном. Следовательно, сенсиллы инфракрасных органов являются фотонными рецепторами, но иннервируются механорецепторными нейронами. Большое значение в акте рецепции инфракрасного излучения имеет периферическое окружение мембраны дендрита, поскольку кутикула и полости в сенсилле играют роль интерфейса между попадающим на кутикулу инфракрасным излучением и рецепторной мембраной механорецепторного нейрона [60]. Последний обладает высокой чувствительностью, которую связывают с наличием механизмов активного усиления входных сигналов [61].

Сравнительно недавно в ряде работ, выполненных на *Drosophila*, показано участие в терморекцепции сенсилл, нейроны которых обладают ионотропными рецепторами [62–64]. Однако механизм восприятия температурных стимулов ионотропными рецепторами остается неизученным.

Заключение

Нетрудно заметить, что во многих органах чувств насекомых, за исключением фото- и хеморецепторов, отсутствует непосредственное взаимодействие раздражителей многих модальностей с рецепторами дендрита, но влияние раздражителей на рецепторы осуществляется опосредованно — путем механического воздействия на них структур, окружающих дендриты рецепторных клеток.

Вследствие этого можно сделать вывод, что в распространении сигнала, воспринимаемого органами чувств многих модальностей, наблюдается два этапа: 1) до контакта сигнала с периферическим окружением (веществом или структурой); 2) после контакта сигнала с периферическим окружением. При этом сигнал на втором этапе распространения может замещаться сигналом иной модальности, как в случае гигро- и терморекцепторов, органов равновесия и геомагнитного поля, поскольку первичный стимул (влажность, тепло или холод, инфракрасное излучение, силы земного тяготения, магнитные поля) замещается механическим воздействием на мембрану дендрита его периферического окружения. К настоящему времени механизмы замещения модальности сигнала во многих сенсорных органах, равно как и роль одорант-связывающих белков и поровых трубок в обонятельных сенсиллах требуют дальнейшего изучения.

Автор не исключает и возможного пересмотра ряда концепций первичного восприятия стимулов рецепторами насекомых, поскольку одни из них воспринимают нативные стимулы, а другие — стимулы, преобразованные в механорецепторные. В последнем случае искомая модальность первичного сигнала воспринимается не мембранными рецепторами, а нейронами сенсорных органов и связанными с ними с помощью интернейронов нейронами специализированных центров головного мозга. Показано, например, что аксоны гигро- и терморекцепторных нейронов сенсилл, расположенных на антеннах таракана *Periplaneta americana*, следуют в специализированные гломерулы антеннальных долей, а затем с помощью интернейронов связываются с центрами латерального протоцеребрума головного мозга [65]. В центрах головного мозга (оптические доли, грибовидные тела, центральный комплекс и др.) осуществляется анализ, интеграция и кодирование всех сигналов, поступивших от рецепторов периферической нервной системы, что необходимо

для управления всеми жизненно важными функциями насекомого и обеспечения адекватности его поведенческих реакций.

Выражаю благодарность профессору Йельского университета (США) Джону Карлсону

(John R. Carlson) за любезно предоставленный рисунок.

Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ (фундаментальные научные исследования, АААА-А16-116021660101-5). Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Vinnikov Y.A. Sensory reception: cytology, molecular mechanisms and evolution. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1974. 401 pp.
2. Clyne P.J., Warr C.G., Freeman M.R., Lessing D., Kim J., Carlson J.R. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila* // *Neuron*. 1999. Vol. 22. N 2. P. 327–338.
3. Gao Q., Chess A. Identification of candidate *Drosophila* olfactory receptors from genomic DNA sequence // *Genomic*. 1999. Vol. 60. N 1. P. 31–39.
4. Vosshall L.B., Amrein H., Morozov P.S., Rzhetsky A., Axel R. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna // *Cell*. 1999. Vol. 96. N 5. P. 725–736.
5. Leal W.S. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes // *Annu. Rev. Entomol.* 2013. Vol. 58. P. 373–391.
6. Andersson M.N., Löfstedt C., Newcomb R.D. Insect olfaction and the evolution of receptor tuning // *Front. Ecol. Evol.* 2015. Vol. 3: 53.
7. Brito N.F., Moreira M.F., Melo A.C.A. A look inside odorant-binding protein in insect chemoreception // *J. Insect Physiol.* 2016. Vol. 95. P. 51–65.
8. Чайка С.Ю. Гистология насекомых: Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2017. 520 с.
9. Hallem E.A., Dahanukar A., Carlson J.R. Insect odor and taste receptors // *Annu. Rev. Entomol.* 2006. Vol. 51. P. 113–135.
10. Clyne P., Warr C., Carlson J. Candidate taste receptors in *Drosophila* // *Science*. 2000. Vol. 287. N 5459. P. 1830–1834.
11. Dunipace L., Meister S., McNealy C., Amrein H. Spatially restricted expression of candidate taste receptors in the *Drosophila* gustatory system // *Curr. Biol.* 2001. Vol. 11. N 11. P. 822–835.
12. Galindo K., Smith D.P. A large family of divergent *Drosophila* odorant-binding proteins expressed in gustatory and olfactory sensilla // *Genetics*. 2001. Vol. 159. N 3. P. 1059–1072.
13. Koganezawa M., Shimada I. Novel odorant-binding proteins expressed in the taste tissue of the fly // *Chem. Senses*. 2002. Vol. 27. N 4. P. 319–332.
14. Buck L., Axel R. A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition // *Cell*. 1991. Vol. 65. N 1. P. 175–187.
15. Fan J., Francis F., Liu Y., Chen J.L., Cheng D.F. An overview of odorant-binding protein functions in insect peripheral olfactory reception // *Genet. Mol. Res.* 2011. Vol. 10. N 4. P. 3056–3069.
16. Benton R., Vannice K.S., Gomez-Diaz C., Vosshall L.B. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila* // *Cell*. 2009. Vol. 136. N 1. P. 149–162.
17. Rogers M.E., Sun M., Lerner M.R., Vogt R.G. Snmp-1, a novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins // *J. Biol. Chem.* 1997. Vol. 272. N 23. P. 14792–14799.
18. Vogt R.G., Riddiford L.M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae // *Nature*. 1981. Vol. 293. N 5828. P. 161–163.
19. Ishida Y., Leal W.S. Chiral discrimination of the Japanese beetle sex pheromone and a behavioral antagonist by a pheromone-degrading enzyme // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 2008. Vol. 105. N 26. P. 9076–9080.
20. Larter N.K., Sun J.S., Carlson J.R. Organization and function of *Drosophila* odorant binding proteins // *eLife*. 2016. Vol. 5: e20242.
21. Benton R., Sachse S., Stephen W., Milnick S.W., Vosshall L.B. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors in vivo // *PLoS Biol.* 2006. Vol. 4. N 2: e20.
22. Rimal S., Lee Y. The multidimensional ionotropic receptors of *Drosophila melanogaster* // *Insect Mol. Biol.* 2018. Vol. 27. N 1. P. 1–7.
23. Steinbrecht R.A. Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts // *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1997. Vol. 26. N 3–4. P. 229–245.
24. Klein U. Sensillum-lymph proteins from antennal olfactory hairs of the moth *Antheraea polyphemus* (Saturniidae) // *Insect Biochem.* 1987. Vol. 17. N 8. P. 1193–1204.
25. Жуковская М.И. Одорантзависимые изменения поверхностных кутикулярных выделений на антенне таракана *Periplaneta americana* // *Сенсорные системы*. 2011. Т. 25. № 1. С. 78–86.
26. Maitani M.M., Allara D.L., Park K.C., Lee S.G., Baker T.C. Moth olfactory trichoid sensilla exhibit nanoscale-level heterogeneity in surface lipid properties // *Arthropod Struct. Dev.* 2010. Vol. 39. N 1. P. 1–16.
27. Chaika S.Yu. Insect olfaction: a hypothesis about the role of liquid-crystalline pore tubules in olfactory sensilla as conductors of information on the nature of signaling molecules // *Актуальные проблемы современной науки*. Т. 2. № 3 / Материалы трудов участников 12-й Международной телеконференции. Томск: Крокус, 2013. С. 3–6.
28. Leal W.S. Pheromone reception // *The Chemistry of pheromones and other semiochemicals II. Topics in current chemistry*, vol 240. / Ed. S. Schulz. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. P. 1–36.
29. Pelosi P., Iovinella I., Zhu J., Wang G.R., Dani F.R. Beyond chemoreception: diverse tasks of soluble olfactory proteins in insects // *Biol. Rev.* 2018. Vol. 93. N 1. P. 184–200.
30. Sun J.S., Larter N.K., Chahda J.S., Rioux D., Gumaste A., Carlson J.R. Humidity response depends on the small soluble proteins Obp59a in *Drosophila* // *eLife*. 2018. Vol. 7: e39249.
31. Jacquin-July E., Francois M.C., Nagnan-Le M.P. Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromone gland of

- Mamestra brassicae* // Chem. Senses. 2001. Vol. 26. N 7. P. 833–844.
32. Li S., Picimbon J.F., Li S., Kan Y., Chuanling Q., Zhou J.J., Pelosi P. Multiple functions of an odorant-binding protein in the mosquito *Aedes aegypti* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2008. Vol. 372. N 3. P. 464–468.
33. Sun Y.L., Huang L.Q., Pelosi P., Wang C.Z. Expression in antennae and reproductive organs suggests a dual role of an odorant-binding protein in two sibling *Helicoverpa* species // PLoS One. 2012. Vol. 7: e30040.
34. Pitts J.R., Liu C., Zhou X., Malpartida J.C., Zwiebel L.J. Odorant receptor-mediated sperm activation in disease vector mosquitoes // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2014. Vol. 111. N 7. P. 2566–2571.
35. Benoit J.B., Vigneron A., Broderick N.A., Aksoy S., Weiss B.L. Symbiont-induced odorant binding proteins mediate insect host hematopoiesis // eLife. 2017. Vol. 6: e19535.
36. Kiely A., Authier A., Kralicek A.V., Warr C.G., Newcomb R.D. Functional analysis of a *Drosophila melanogaster* olfactory receptor expressed in Sf9 cells // J. Neurosci. Methods. 2007. Vol. 159. N 2. P. 189–194.
37. Ai M., Blais S., Park J.-Y., Min S., Neubert T.A., Suh G.S.B. Ionotropic glutamate receptors IR64a and IR8a form a functional odorant receptor complex *in vivo* in *Drosophila* // J. Neurosci. 2013. Vol. 33. N 26. P. 10741–10749.
38. Xu P.X., Atkinson R., Jones D.N.M., Smith D.P. *Drosophila* OBP LUSH report is required for activity of pheromone-sensitive neurons // Neuron. 2005. Vol. 45. N 2. P. 193–200.
39. Gomez-Diaz C., Reina J.H., Cambillau C., Benton R. Ligands for pheromone-sensing neurons are not conformationally activated odorant binding proteins // PLoS Biol. 2013. Vol. 11. N 4: e1001546.
40. Steinbrecht R.A. Stimulus transport and inactivation in insect olfactory sensilla: functional morphology, tracer experiments, and immunocytochemistry // Nervous systems — Principles of design and function / Ed. R.N. Singh. New Delhi: Wiley Eastern, 1992. P. 417–435.
41. Ando T., Sekine S., Inagaki S., Misaki K., Badel L., Moriya H., Sami M.M., Itakura Y., Chihara T., Kazama H., Yonemura S., Hayashi S. Nanopore formation in the cuticle of an insect olfactory sensillum // Curr. Biol. 2019. Vol. 29. N 9. P. 1512–1520.
42. Locke M. Permeability of insect cuticle to water and lipids // Science. 1965. Vol. 147. N 3655. P. 295–298.
43. Brown G.H., Wolken J.J. Liquid crystals and biological structures. N.Y.: Academic Press, 1979. 200 pp.
44. Леонович С.А. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука, 2005. 235 с.
45. Chandrasekhar S. Liquid crystals. 2nd edition. London, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1992. 460 pp.
46. Woltman S.J., Jay D.G., Crawford G.P. Liquid-crystal materials find a new order in biomedical applications // Nat. Mater. 2007. Vol. 6. N 12. P. 929–938.
47. Smalyukh I.I. Liquid crystals enable chemoresponsive reconfigurable colloidal self-assembly // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2010. Vol. 107. N 9. P. 3945–3946.
48. Roling L.T., Scaranto J., Herron J.A., Yu H., Choi S., Abbott N.L., Mavrikakis M. Towards first-principles molecular design of liquid crystal-based chemoresponsive systems // Nature Commun. 2016. Vol. 7: 13338.
49. Ostrovsky M.A. Molecular physiology of visual pigment rhodopsin // Biochem. (Mosc.) Suppl. Ser. A Membr. Cell Biol. 2012. Vol. 6. N 2. P. 128–138.
50. Понов А.В. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука, 1985. 256 с.
51. Жантеев Р.Д. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 256 с.
52. Ishay J.S., Shimony T.(B.). Arcan L. The presence of statocysts and statoliths in social wasps (Hymenoptera, Vespinae) // Life Sci. 1983. Vol. 32. N 15. P. 1711–1719.
53. Hsu C.Y., Li C.W. Magnetoreception in honeybees // Science. 1994. Vol. 265. N 5. P. 95–97.
54. Altner H., Loftus R. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors // Annu. Rev. Entomol. 1985. Vol. 30. P. 273–295.
55. Steinbrecht R.A., Müller B. The thermo-/hygrosensitive sensilla of the silkworm, *Bombyx mori*: morphological changes after dry- and moist-adaptation // Cell Tissue Res. 1991. Vol. 266. N 3. P. 441–456.
56. Yokohari F. Hygroreceptor mechanism in the antenna of the cockroach *Periplaneta* // J. Comp. Physiol. 1978. Vol. 124. P. 53–60.
57. Altner H., Tichy H., Altner I. Lamellated outer dendritic segments of a sensory cell within a poreless thermo- and hygroreceptive sensillum of the insect *Carausius morosus* // Cell Tissue Res. 1978. Vol. 191. N 2. P. 287–304.
58. Steinbrecht R.A. Receptor membrane substructure and sensory cell contacts // Cell Tissue Res. 1989. Vol. 255. N 1. P. 49–57.
59. Vondran T., Apel K.-H., Schmitz H. The infrared receptor of *Melanophila acuminata* De Geer (Coleoptera: Buprestidae): Ultrastructural study of a unique insect thermoreceptor and its possible descent from a hair mechanoreceptor // Tissue Cell. 1995. Vol. 27. N 6. P. 645–658.
60. Schmitz A., Schmitz H. Cuticle as functional interface in insect infrared receptors // Functional surface in biology. III. Biologically-inspired systems, vol. 10 / Eds. S.N. Gorb and E.V. Gorb. Berlin: Springer, 2018. P. 3–25.
61. Schneider E.S., Schmitz A., Schmitz H. Concept of an active amplification mechanism in the infrared organ of pyrophilous *Melanophila* beetles // Front. Physiol. 2015. Vol. 6: 391.
62. Chen C., Buhl E., Xu M., Croset V., Rees J.S., Lilley K.S., Benton R., Hodge J.J., Stanewsky R. *Drosophila* ionotropic receptor 25a mediates circadian clock resetting by temperature // Nature. 2015. Vol. 527. N 7579. P. 516–520.
63. Knecht Z.A., Silbering A.F., Ni L., Klein M., Budelli G., Bell R., Abuin L., Ferrer A.J., Samuel A.D., Benton R., Garrity P.A. Distinct combinations of variant ionotropic glutamate receptors mediate thermosensation and hygroreception in *Drosophila* // eLife. 2016. Vol. 5: e17879.
64. Ni L., Klein M., Svec K.V., Budelli G., Chang E.C., Ferrer A.J., Benton R., Samuel A.D.T., Garrity P.A. The ionotropic receptors IR21a and IR 25a mediate cool sensing in *Drosophila* // eLife. 2016. Vol. 5: e13254.
65. Nishino H., Yamashita S., Yamazaki Y., Nishikawa M., Yokohari P., Mizunami M. Projection neurons originating from thermo- and hygrosensory glomeruli in the antennal lobe of the cockroach // J. Comp. Neurology. 2003. Vol. 455. N 1. P. 40–55.

Поступила в редакцию 16.06.2020 г.

После доработки 21.08.2020 г.

Принята в печать 02.09.2020 г.

REVIEW

The role of peripheral environment of neuronal receptors in the perception of stimuli by sensory organs of insects: facts and hypotheses

S.Yu. Chaika 

*Department of Entomology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University,
Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia
e-mail: biochaika@mail.ru*

The role of intermediate substrates represented by morphological structures or chemical compounds, located between the information carrier (stimulus) and the dendrite receptors of insect sensory organs is considered on example of olfactory, visual, mechanical, hygro-, and thermoreceptors. Intermediate substrates in olfactory sensillae are represented by their cuticular regions, pores or pore-tubular system, sensillum lymph, and odorant-binding proteins. Intermediate structures also imply articular membrane (mechanoreceptor hairs), tympanic membrane (hearing organs), mineral statoliths (gravity receptors), iron oxide nanoparticles (magnetic field receptors), matrix surrounding the dendrites (hygroreceptors), microparticles associated with the dendrite membrane (thermoreceptors), and non-sclerotized mesocuticle (infrared receptors). There are two stages in propagation of a signal that is perceived by sense organs of most modalities: 1) before signal contacts the peripheral environment (substance or structure); 2) after signal contacts the peripheral environment. Besides, a signal of one modality on the first stage of its propagation can be replaced by a signal of other modality at the second stage of propagation, as, for example, in hygro- or thermoreceptors, since the primary stimulus (moisture, heat/cold, infrared radiation) is replaced by a mechanical effect on the dendrite membrane of its peripheral environment. The mechanisms of signal modality substitution in many sense organs, as well as the role of odorant-binding proteins and pore tubes in olfactory sensillae have not been fully elucidated and require further study.

Keywords: *insects, sense organs, olfactory receptors, perireceptor compartments, odorant-binding proteins, pore tubules, review*

Сведения об авторе

Чайка Станислав Юрьевич — докт. биол. наук, проф. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-16-95; e-mail: biochaika@mail.ru; ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1298-3724>