

鱼类的侧线机械感受系统和仿生学等应用研究

李超, 王晓杰, 宋佳坤*

上海海洋大学水产与生命学院, 海洋生物系统和神经科学研究所, 上海 201306

* 联系人, E-mail: jksong@shou.edu.cn

2016-09-16 收稿, 2016-11-21 修回, 2016-11-24 接受, 2017-04-28 网络版发表

上海高校水产学一流学科建设项目、国际海洋研究中心项目(A-0209-13-0802)和上海海洋大学研究生创新能力培养-优秀研究生论文培育计划(2014)资助

摘要 鱼类和水生两栖类(或幼体), 具有特殊的侧线机械感受系统, 以感受和分析周围水流微小的时空动态变异, 提供鱼体即时的位向和环境水动态信息, 助其判断水流属性, 完成摄食、避敌、生殖、集群、导航和通讯等复杂行为. 侧线机械感受的外周感觉器官主要为两类“神经丘”: 感受流体加速度(或压力差)和平行于体轴的流向信息, 一般是位于体表侧线管道中的“管道神经丘”; 感受流体速度和垂直于体轴的流向信息, 位于鱼体表面的“表面神经丘”. 两者都由感觉毛细胞和包裹的胶质顶组成. 当接触流体的振动波时, 胶质顶带动其内部的纤毛束发生定向摆动和偏转, 打开毛细胞膜的离子通道, 改变细胞的内外电位差, 将流体机械信息转换成神经电信号传入. 两类神经丘的大小、形状和排列方位(互成 90°)不同, 并由各自的神经支配. 神经丘数目繁多, 以特定的模式遍布鱼表, 全方位地收集各部位不同瞬间的水动力变化信息, 并由专一的侧线传入神经分支至中枢神经各级侧线中心, 系统地综合分析. 侧线感受器结构的精致程度和侧线系统在鱼体分布空间模式的复杂性, 是依鱼的种类(系统进化地位)、水流生境及特殊行为等多方面需求形成. 该系统已吸引了科学家近百年的研究, 在物种间表观形态和生态行为多样性等, 尤其是功能形态和神经电生理学方面, 颇有进展. 近年来, 运用数学、物理、计算科学和纳米技术等多学科交叉研究, 正起步开拓其仿生学应用. 为进一步推动对侧线生物学和水动力机械感受器模式及其智能仿生学交叉研究领域的发展, 本文以鱼类侧线研究的新发现和认识为基础, 结合近年来有关侧线系统的研究文献, 对侧线机械感受器的结构机理、发育模式、神经功能特性以及仿生学研究的进展与展望等方面进行综述.

关键词 侧线系统, 机械感受器, 神经丘, 人工侧线系统, 智能仿生

侧线系统(lateral line system)是鱼类和两栖类(幼体阶段)特有的一类感觉系统, 感知生境中的水流、水压和微弱电场的动态变化, 解析流体场和生物电场刺激信息的空间和时间变化, 对鱼类等水生脊椎动物的摄食、避敌、生殖、集群和洄游等行为有着极为重要的意义.

侧线系统包括侧线机械感受系统和侧线电感受系统^[1]. 机械感受系统主要感受周围流体动力学信号, 其外周感受单元为神经丘(neuromast). 电感受系

统主要感受水生境中的弱电场和生物电场信号, 其外周感受单元为电感受器^[2~4]. 其中, 机械感觉器官包括两类: 感受流体加速度(或压力)信息, 一般是位于体表侧线管道中的“管道神经丘”(canal neuromast, CNM); 感受流体速度信息, 位于鱼体表面的“表面神经丘”(superficial neuromast, SNM). 侧线电感受器官又包括3种不同类型: 壶腹器官(ampullary organ)、结节器官(tuberous organ)和表面电感受器(epidermal end buds)^[5,6], 分别分布于不同种类的鱼体中. 与侧

引用格式: 李超, 王晓杰, 宋佳坤. 鱼类的侧线机械感受系统和仿生学等应用研究. 科学通报, 2017, 62: 2509–2519

Li C, Wang X J, Song J K. Structure and function of the mechanosensory lateral line system in fish and biomimetic (in Chinese). Chin Sci Bull, 2017, 62: 2509–2519, doi: 10.1360/N972016-00706

线机械感受系统不同,并非所有的鱼类都具有侧线电感受系统^[7].具有侧线电感受系统的鱼类,包括近乎所有的非真骨鱼(nonteleost)以及4类真骨鱼(teleosts)(鲶形目(Siluriformes)、骨舌鱼目(Osteoglossiformes)、电鳗目(Gymnotiformes)和长腭鱼目(Mormyriiformes)),其中电鳗目和长腭鱼目中的侧线电感受系统还可以感受鱼体自身产生的电场^[8].

侧线机械感受系统在原始的有头类太平洋盲鳗(*Eptatretus stoutii*)中已有报道,感受器位于表皮凹槽中,神经丘毛细胞上端有动纤毛(kinocilium),但缺少梯状排布的静纤毛(stereocilium)^[9].进化至圆口纲脊椎动物七鳃鳗时,神经丘毛细胞的动纤毛和静纤

毛开始呈现出一定极性的排列方式.在七鳃鳗的侧线系统中,出现了芽基状的表面侧线电感受器(图1),但其形态与有颌类的壶腹电感受器官不同^[5].

对于侧线系统的研究报道可追溯到17世纪,最早是对鲨鱼等板鳃亚纲鱼类的侧线管分布形态的研究^[8].Hofer最早进行了侧线功能的研究,并推测侧线在感受水体刺激的过程中发挥了感受器的功能^[10].在此基础上,Dijkgraaf^[11]提出了侧线是自成体系的一类感觉系统,用于感受由于水体波动产生的振动刺激或者物体的运动产生的流体刺激,开创了当代侧线系统的研究.

在脊椎动物中,感受流体振动波信号的侧线与

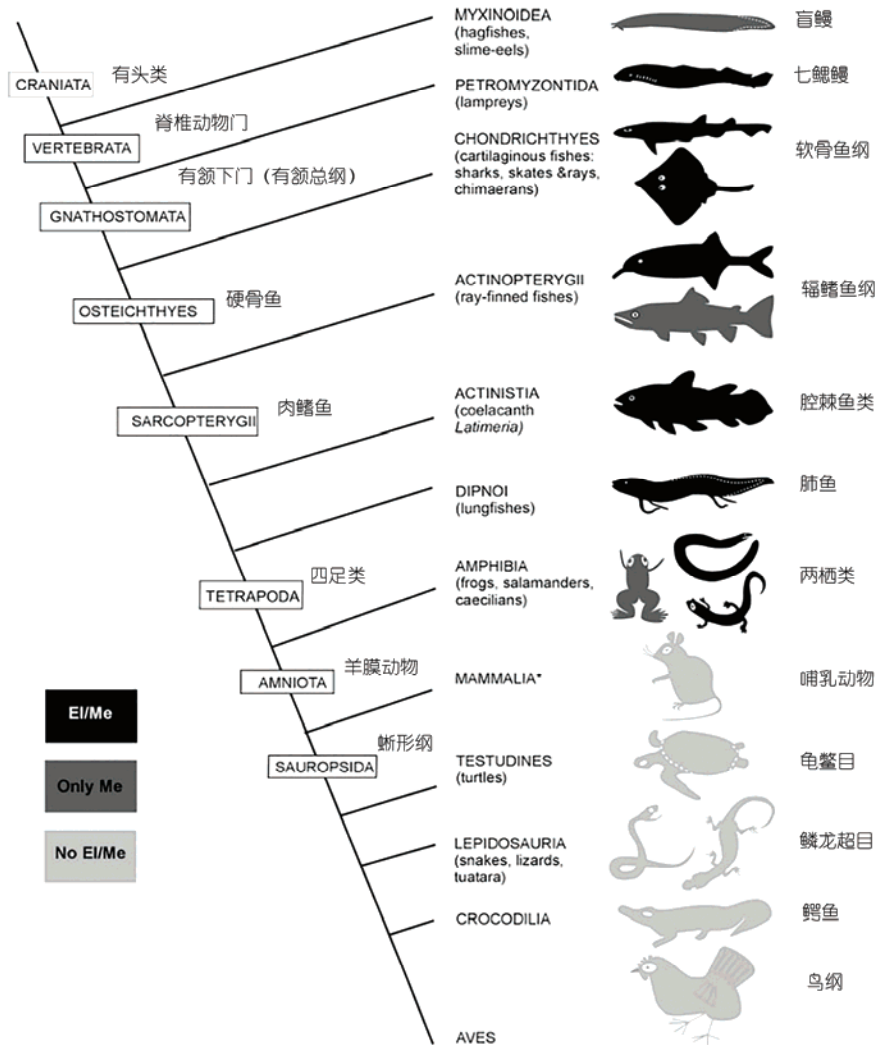


图1 侧线系统机械感受器(Me)和电感受器(El)在有头类动物系统进化分支图分布^[9]
 Figure 1 Cladogram of extant craniate groups with distribution of lateral line mechano-(Me) and electroreception (El) indicated^[9]

同为机械波(声波)感受器的内耳,从早期发生起源到感受器结构(都由感觉毛细胞组成)、神经传导方式以及中枢神经相关核团的位置等都很相似.神经解剖学中,曾被统称为“听觉侧线系统”(octavo-lateral line system),但后续的神科学和发育生物学的研究证明,尽管相似却还应属于两个独立的神经感觉系统^[12].然而,正是生物学上的相似性,使分布于体表、解剖结构相应简单的侧线神经丘,成为研究深埋于头颅、结构过于精致复杂的内耳感觉毛细胞特性的实验模式.自1995年Song等人^[13]第一次发现侧线神经丘与内耳毛细胞药物损伤反应相似,而且损伤后神经丘毛细胞具有内耳毛细胞所不具备的再生能力以来,侧线神经丘(特别在斑马鱼中)已是公认的研究毛细胞再生的另一个重要模式,有助于听觉领域对毛细胞损伤性耳聋的细胞分子生物学研究.

近年来,随着现代多学科交叉研究的发展,侧线作为独特的高灵敏机械感受系统,已被开始运用数学、物理、计算科学和纳米技术等知识进行仿生学研究,机器鱼和人工神经丘(传感器)的制作,已有初步发展.如何进一步深入研究神经丘结构、侧线模式的功能形态和神经电生理及系统调控机理,从而将对侧线系统的认识,应用于高精度、高灵敏和低耗能的机械波感受器的设计,并建立拟侧线神经系统的智能仿生,分析复杂流体动力信息,已开始引起仿生学界的重视.

本文将侧线机械感受器生物学特征为基础,着重介绍其形态结构、发育起源与模式、水动力学感受功能与机理及其神经系统构成与特征;同时,介绍其仿生学应用方面的开发潜能和研究进展.本文以近期本课题组对鱼类侧线研究的新发现和认识为基础,结合有关侧线系统生物学结构的研究最新文献,进行综述和展望.

1 鱼类侧线机械感受器(神经丘)的功能形态结构和感受机理

侧线系统机械感受器的感觉功能单位是神经丘,由毛细胞(hair cell)、支持细胞(supporting cell)和套细胞(mantle cell)组成,支持细胞位于毛细胞和套细胞之间.毛细胞具有感受机械振动波的功能,支持细胞在毛细胞的再生修复中起重要作用^[14,15].神经丘的外侧是由双层凝胶状的胶质顶(cupula)包裹,内、外两层分别由支持细胞和套细胞分泌形成^[16],由此形

成了类似“帽子”形状的胶质顶,内有成簇的纤毛束^[12](图2(b)和(c)).神经丘又可分为CNM和SNM(包括陷器, pit organs),前者多位于骨状管壁内或鳞片形成的侧线管道内,与后者相比,一般直径较大含毛细胞数量较多;后者则多位于鱼体表面,直径相对前者小且毛细胞较少、纤毛束高度较高,胶质顶相对细高(图2(a)).这些形态特征的差异,为它们在水流流动中对不同频率的敏感度不同奠定了基础.

侧线管道通过一系列的管道开口(或薄膜)与外界水环境相通,而CNM位于每两个管道开口中间的管壁底部^[17].在真骨鱼中,侧线管道在鱼体的分布模式是能保证收集到全方位流体信息的基础,包括头部的“七大侧线管”和一对躯干侧线管道,分别是眶上管、眶下管、前鳃盖管、下颌管、耳管、耳后管和颞上管,其中部分管道之间存在连接^[6,12].随着鱼类形态、生态、行为和水流生境等的多样化,在自然选择和功能适应的过程中,鱼类的侧线管道形式衍变成多种类型.例如,真骨鱼的头部侧线管道可概括为4种类型:简单型(或窄型)(绿青鳕鱼(*Pollachius virens*))、宽型(黑海腔鲈(*Percarina demidoffi*))、分枝型(外海上层鱼类,如大西洋油鲱(*Brevoortia tyrannus*))和退化型(深海鱼类、蝦虎鱼和四齿鲀科鱼类)^[6,17-22].躯干部侧线管道由鳃盖背侧边缘延伸至尾柄处,根据躯干部侧线管道的特点(延伸路径和长度),可分为5大类:完整型(直线状、曲线状、完全位于背侧和完全位于腹侧)、间断型、非完整型、多线型和缺失型^[6,22].

相对CNM而言,SNM的排布位置和形态更为多样化^[17].Coombs等人^[17]根据神经丘、真皮层、表皮层以及基底膜之间的关系,对SNM进行了分类,包括齐平神经丘(flush neuromast)、真皮陷器(dermal pit organs)、表皮陷器(epidermal pit organs)、壶腹陷器(ampullary pit organs)和凸起神经丘(papillate neuromast).但是,以上仅依照表观形态进行分类,并没有真正表达其生物学意义.

CNM和SNM的区别不仅是所处位置的不同,二者的外周神经支配模式和神经放电特性也存在明显的差异.CNM的神经支配模式为一根神经仅支配一个神经丘,神经放电特性为瞬变-紧张性神经放电(phasic-tonic firing pattern);SNM的神经支配结构是一根神经分支后支配一组多个相邻的SNM^[12],神经放电特性为紧张性神经放电(tonic firing pattern)(图3(d)).

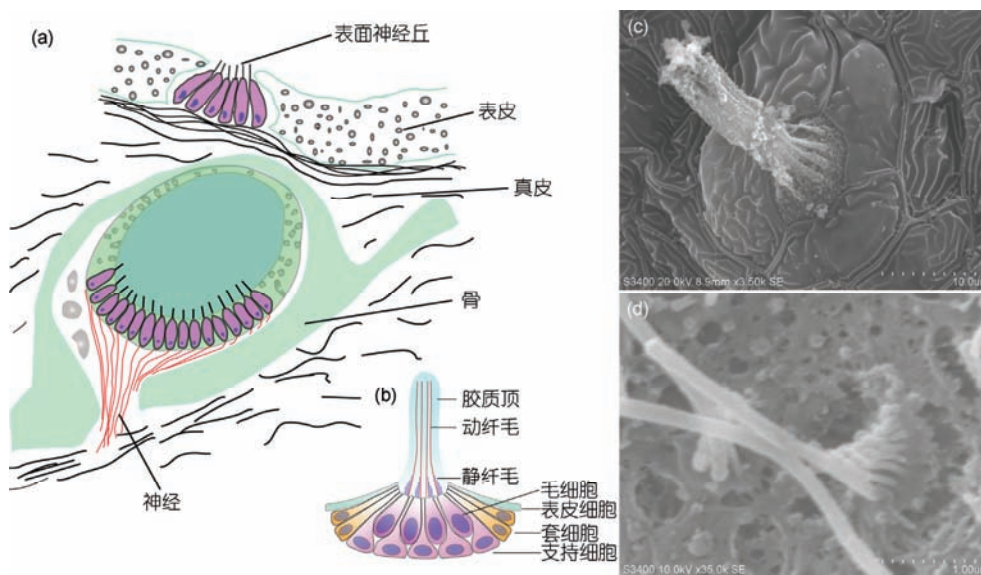


图 2 神经丘的组织学形态结构. (a) 鲤科鱼类(cyprinid, *Hybopsis aestivalis*) CNM和SNM的形态结构对比显示, CNM直径较大, 毛细胞数量较多(支持细胞与套细胞未画出)(修改自文献[22]); (b) 一个神经丘的细胞(毛细胞、支持细胞和套细胞)组成结构示意图(修改自文献[23]); (c) 暗纹东方鲀(*Takifugu obscurus*) (孵化后 22 d)背侧躯干侧线神经丘显微结构特征; (d) 暗纹东方鲀(体长为 12.5 cm)侧线神经丘毛细胞纤毛束显微结构特征(一根动纤毛和梯状排列的静纤毛)

Figure 2 Structure of neuromasts in teleost fishes. (a) Schematic representation of neuromasts in the cyprinid (*Hybopsis aestivalis*) showing a superficial neuromast with ciliated hair cells in epidermis and much larger canal neuromast with ciliated hair cells (support cells and mantle cells not illustrated). Modified after ref. [22]; (b) four hair cells occur at the center of a schematic depiction of a single neuromast. Modified after ref. [23]; (c) the microstructure of a neuromast located within the trunk line on a 22 days old pufferfish (*Takifugu obscurus*); (d) the microstructure of a cilium bundle of the hair cells within a neuromast on a pufferfish (*Takifugu obscurus*) (body length 12.5 cm)

支配CNM的神经为有髓神经, 支配SNM的神经则为无髓神经^[15,17]. 对神经支配结构和放电模式的探讨有助于在成鱼中逆推侧线神经丘发育的过程和定义神经丘的类型, 表明不同类型的神经丘在处理、解析和传递信息的过程中采用了不同的策略.

侧线系统与听觉-前庭感觉系统(auditory and vestibular system)的感受机制相似, 毛细胞感受机械刺激后转换为神经电生理信号传递至中枢神经系统. 神经丘毛细胞的感受单元是纤毛束, 由一根动纤毛(微管结构)和梯状排列的静纤毛簇(微丝结构)组成. 动纤毛位于毛细胞的边缘(图2(d))^[24], 静纤毛的长度朝向动纤毛的方向依次递增^[12], 形成了毛细胞的极性(最短的静纤毛指向动纤毛方向), 相反极性的毛细胞成对地位于神经丘中^[25,26]. 当神经丘受到一定方向的流体刺激时, 具有相同极性的一组毛细胞的离子通道打开, 而相反极性的毛细胞离子通道关闭, 反之亦然. 同时, CNM和SNM的极性和排列方位相互垂直^[16], 使得侧线感受器能全面地收集水流和鱼体游动等过程中引起的多方位微型波动(或涡流)信息. 神经丘在感知外界刺激的过程中, 纤毛束的定向偏

转是由胶质顶的摆动带动, 纤毛偏动而导致离子转运通道的开闭(图3(c))^[26], 诱发毛细胞膜内、外电势的变化, 通过传入神经将信号传递至中枢神经系统(图3(a), (b)).

最新的研究表明, 在无管道侧线系统(侧线管道退化型系统)鱼类, 如暗纹东方鲀中, 神经丘全部位于体表, 但仍可区分出两种或两组不同感觉功能的神经丘, 其中神经丘毛细胞的极性和神经支配模式为形态学鉴别和定义不同类型神经丘提供了依据, 神经电生理放电模式佐证了这个鉴定. 这一发现补充了对鱼类侧线系统神经丘的认识, 即使管道消失, 管道神经丘本身的特征与功能依然保留, 仍有别于表面神经丘, 侧线系统仍需这两类神经丘组成才能完成水流动力感觉(加速度和速度感受)功能^[27].

2 侧线系统机械感受器的发育来源和过程

侧线系统发育模式的研究, 有助于认识和理解鱼体侧线两类不同感受单元的建成及其神经调控系统的建立基础, 有助于理解侧线系统的形态结构演化和功能适应的关系, 为仿生设计理念提供理论基础.

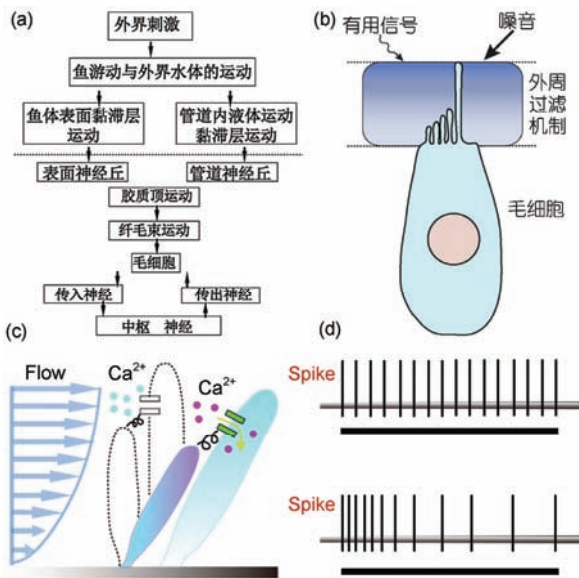


图3 侧线机械感受器感受机制及神经放电特性。(a), (b) 侧线系统机械感受器接受到水动力学刺激后, 经胶质顶逐级过滤解析出有用信号, 将机械刺激转换为神经电生理信号并传递至中枢神经系统(修改自文献[28]); (c) 示意图显示神经丘的胶质顶外壁受到水流动力刺激后, 纤毛束的定向摆动导致了离子通道的打开; (d) 两类神经丘的各自神经放电模式: 紧张性神经放电(上图)和瞬变-紧张性神经放电(下图)

Figure 3 Schematic diagram showing the mechanism and characterization of afferent fiber. (a), (b) Stimulus transduction pathway in the lateral line system showing the different possible levels of biomechanical/hydrodynamic filter action and signal processing. Modified after ref. [28]; (c) diagram illustrating the deflection direction of the hair cell's ciliary bundle (towards the longest stereocilium) and cause the opening of a transduction channel; (d) two different types of firing pattern of afferent fiber in two types of the neuromasts respectively, tonic firing pattern (top) and phasic-tonic firing pattern (bottom)

脊椎动物中头部特化的感觉器官、外周神经系统和颅面骨骼皆起源于胚胎期两种神经外胚层组织: 神经嵴 (neural crest) 和外胚层基板 (ectodermal placodes)^[7]。头部与躯干各部位侧线系统是一系列的侧线神经基板^[1]发育延伸而来, 包括鱼体左右两侧的前背侧神经基板、前腹侧神经基板、听神经基板、中侧神经基板、颞上神经基板和后侧神经基板(图4(a))^[29]。发育过程中, 这6对神经基板, 分别进行延伸和分化, 沿着各自特定的方位路线迁移, 并沿途布下有待进一步分化发育的两类不同侧线神经丘原基(图4(b)), 完成鱼体表面侧线感受器全方位布局, 奠定将来时间、空间的信息接收的基础。

随着侧线基板的分化, 原始的神经母细胞 (neuroblasts) 也开始形成。而且, 侧线基板分化发育成原始神经丘的同时, 神经母细胞的轴突(神经支)随

之延伸, 并依次分支支配各个相应的神经丘。因此, 侧线神经丘和支配它的神经支的一对一关系建立很早, 共同发育、分化、同步迁移到全身形成成体中的布局, 而侧线管道是最后形成的^[1]。

因为斑马鱼 (*Danio rerio*) 的躯干部神经丘全部位于表面, 易于观察和区分不同类型的神经丘, 同时神经支配结构和放电特性也易于记录, 成为研究侧线结构形成的模式鱼种^[30,31]。斑马鱼模式提供了侧线神经基板分化、迁移和发育形成神经丘的详细过程, 揭示了两类不同侧线原基迁移形成两类不同神经丘, 在发育时序、毛细胞极性、神经支配模式和中枢神经投射位置都有所不同, 表明即使在没有管道的侧线系统, 两类神经丘依然存在。

斑马鱼躯干部侧线发育中, 神经丘由不同的侧线原基(初级侧线原基Prim I、次级侧线原基Prim II和PrimD)迁移形成^[32]。初级侧线原基, 分化出的神经丘的极性平行于鱼体头尾轴(似为CNM的雏形)。次级侧线神经基板衍生出两路次级侧线原基(Prim II和PrimD), 其中, Prim II的迁移方向与初级侧线原基一致, 位于体侧中部, 而Prim D则迁移至背鳍基部, 但两路都形成次级神经丘, 该神经丘的极性方向垂直于鱼体头尾轴(似为SNM的雏形)^[33,34]。两类神经丘在这基础上进一步按各自的方式分化、增加个体数目, 成熟原基的迁移路线和神经丘方位至此已基本固定, 换言之, 成体中侧线排列的模式在发育起始就已经定型。

神经细胞轴突的延伸与神经丘对应(图4(b))^[35], 在外周感受器的空间排列和功能排布的同时, 外周神经分布也随之完成。与此同时, 中枢神经系统中侧线神经脑核(即相同性质和功能的神经元细胞集团)也在同步发育, 脑核内各相应的神经元细胞之间, 根据各自主管外周感受器功能和空间排布方位, 分级集结、形成拓扑排列关系, 即中枢脑核内神经元按空间位置和功能特性的排列结构, 与外周感受器相对应^[36]。例如, Liao^[32]根据电生理实验结果提出, 斑马鱼侧线系统中不同发育来源的神经丘可能具有不同的功能和神经支配方式。支配尾部神经丘(CNM)的神经投射于后脑背侧区域(dorsal hindbrain), 即“中听侧线核”的背侧(medial octavolateralis nucleus, MON), 并与主导快速逃避反应的特殊运动神经细胞(mauthner cell, 或称M-细胞)相连, 引导快速逃避反应。而支配次级神经丘(SNM)的神经投射在MON区的腹侧。因此, 不同感觉功能的神经丘在中枢神经系统似有相

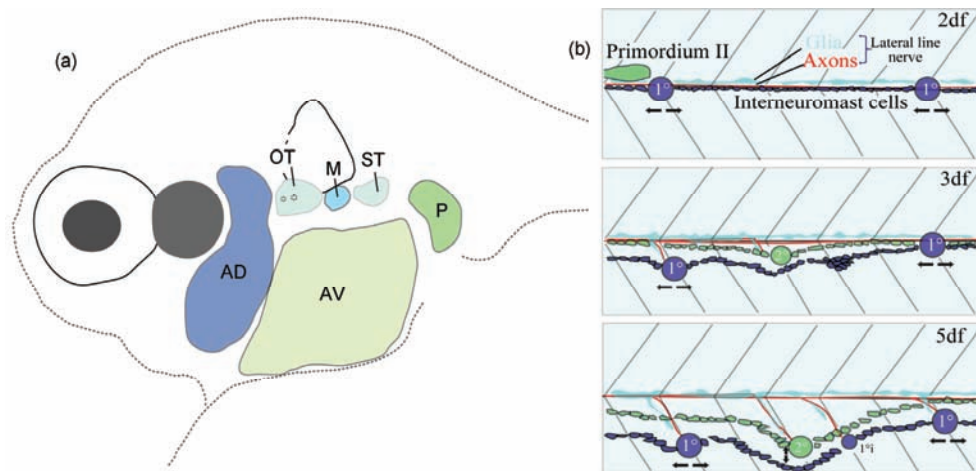


图4 侧线系统的发育来源和过程示意图。(a) 侧线神经基板示意图(36时期的鲟鱼胚胎): AD, 前背侧侧线神经基板; AV, 前腹侧侧线神经基板; M, 中侧侧线神经基板; OT, 听侧线神经基板; P, 后侧线神经基板; ST, 颞上侧线神经基板, 修改自文献[1]; (b) 斑马鱼后侧线系统发育示意图: 初级神经丘(1°)和次级神经丘(2°)分别由初级侧线原基和次级侧线原基迁移形成, 两类神经丘的极性分别平行和垂直于鱼体头尾轴, 在神经丘形成过程中, 轴突(红色线)和胶质细胞(蓝色线)组成的侧线神经随之延伸, 1°i神经丘为中间神经丘细胞聚集形成的一个初级神经丘, 修改自文献[35]

Figure 4 Schematic the development of lateral line system and the deposit of neuromasts. (a) Illustrating dorsolateral placodes (Stage 36 Sturgeon embryo): AD, anterodorsal placode; AV, anteroventral placode; M, middle placode; OT, otic placode; P, posterior placode; ST, supratemporal palcode, Modified after ref. [1]; (b) schematic the development of the posterior lateral line system of zebrafish (*Danio rerio*), the first and second primordium has deposited primary neuromast (1°) and secondary neuromast (2°) respectively, which oriented parallel and perpendicular to the body axis respectively, axons (red) and glia (blue) of the lateral line nerve also lie along the horizontal myoseptum. 1°i: interneuromast cell clusters formed a neuromast (1°i). Modified after ref. [35]

对应的脑核团, 脑核团之间的拓扑相邻关系与神经丘体表分布位置以及功能差异一一相对. 这为认识外周侧线感受信息如何在中枢神经控制系统得到定性、定位、定向的处理提供了基础.

3 侧线系统机械感受器感受流体刺激的原理

水环境中机械刺激的来源和形式多种多样, 如鱼类扑食行为, 在流体环境中, 除感知大水体流动特征, 掌握游动平衡外, 双方对自身产生的水体波动的感知和控制相当重要. 对于猎物(如小型鱼类)而言, 在其游动的过程中产生的尾迹涡旋的频率与鱼体尾部的振动频率相似^[37]. 这类尾迹涡旋产生的流体场和机械振动, 可被肉食鱼类的侧线机械感受器感知, 从而判断出猎物的相对方向和位置. 在此过程中, 被捕食者亦可通过侧线系统判定敌害的位置, 逃避敌害追击. 因此捕食者本身, 要建立相应的游动或滑行模式, 控制扑食过程中自身产生的流体场特征, 以免引起被捕食者的注意. 即鱼体本身周围不同部位的流体瞬间变动, 流速和压力的分布动态, 由相应位置的侧线神经丘所感知^[38], 并将该时间与空间变化信

息及时传导至中枢神经中枢, 依此认知, 来调整本身的行为模式, 达到成功扑食的目的.

在感知流体刺激的过程中, 侧线机械感受器的外周过滤机制, 以及神经丘的功能分工与排列方阵的精密, 发挥了重要作用. 侧线机械感受系统中的CNM和SNM神经丘分别发挥了不同的功能, 一般而言, CNM感受(测量)表面流体加速度(速度差)或压力差的变化, SNM感知表面流体速度绝对值信息. SNM的胶质顶相对细长, 对水流波动敏感, 接受频率较低的刺激; CNM往往在管道中, 有较多的介质使之与水流界面隔离, 过滤去除流体信号, 接受频率相对较高的刺激. 假如, 一条鱼在激流(水速保持“恒定”)中, 即使鱼体静止不动, 此时的SNM胶质顶与感觉毛细胞也会被激流波动扰曲, 毛细胞离子通道打开至饱和, 对周围微小的流体(速度)不再敏感; 但是CNM可以通过感测鱼体表面的流体水压差的梯度变化来感受流场中的细微变化^[39-41]. 如果此时由饵料或敌害出现引起的近域水流的波动, CNM能及时提供变化信息, 保证鱼体能正常应对, 扑食或防卫.

两类神经丘的分工互补, 也可由已知的各种栖息环境中鱼类的侧线形态特征为佐证. 例如, 很多底

栖鱼类,因环境水流速度缓慢,管道的隔离介质功能已失去,侧线管道消失,而以SNM为主,CNM数量相对减少;反之,上层流速快和水流速度大的环境中活动的鱼类,如鲱形目鱼类,以发达的树系状侧线管道和CNM为主^[6,17-22]。

钟形的神经丘胶质从顶部到基部是平滑的斜形表面,在流体刺激的作用下,水流动力与该斜面接触从顶部到底部动力变化呈弧形梯度(图3(c)),导致纤毛束受到的剪切作用力从上到下减弱,随胶质顶发生偏转^[42]。胶质顶的偏转振幅依赖于其自身的弹性系数,这一数值受众多因素影响,包括胶质顶的形状和直径、纤毛束的数量及弹性。同时,可将施加在胶质顶上的作用力分为黏性作用力和惯性作用力^[42],直径较小的胶质顶(如SNM的胶质顶)易受黏性作用力的影响,作用力的大小与流体的速度成正比^[43],因而SNM为速度感受器。直径较大的胶质顶(如CNM的胶质顶)受惯性作用力的影响(相邻侧线管道开口间的压力差,导致了管道内部液体的流动,给予神经丘相应的机械刺激^[44],流体动态信息中包含了振动波传播的时间和距离等要素),因而CNM为加速度或压力感受器。对于神经丘毛细胞而言,微弱的水体波动(机械波振幅小于1 nm)即可诱发神经动作电位的产生,高于100 nm时即可达到饱和。支配神经丘的初级传入神经所能响应的频率范围从小于1 Hz到约150 Hz,表面神经丘感受频率在20~60 Hz^[45],管道神经丘感受频率在60~120 Hz^[46]。

4 侧线机械感受器对设计新型传感器中的启示

在研究侧线系统机械感受器的感受机制和仿生应用中,可通过以下4个步骤进行探讨:(1) 振动刺激的来源和特性;(2) 侧线机械感受器在感受外界刺激的过程中,如何提取有用信息,提取了哪些有用信息,以及如何提高信噪比;(3) 侧线机械感受器如何逐级将信号由外周传递至中枢神经系统;(4) 在中枢系统传递的过程中,各级传递单元对外界环境形成的空间图像有何意义,以及各级神经元如何协调工作和系统处理信号信息^[8]。

为解决以上问题,需要了解振动源或刺激源的特性:一是鱼体自身游动引发的周围水体的波动变化。鱼类的体型、生活特性与方式、游泳姿态与动作(巡游、集群游动、摄食、交配和嬉斗等)的不同引发

的水体波动的特点不同,并在中枢神经系统对各类游动模式进行编码和记忆;二是外来刺激源引起的水体波动:(1) 不同水文状态引起的外周流体振动波不同。包括大洋和浅海、近岸,水域的上层、中层和底层,大湖和小河,静水和湍流,栖息地及背景生物的不同(藻场或珊瑚礁场等正常范围内的生境变化),鱼类对这类水动力学刺激的常规变异,形成各自记忆模式,而将水环境的“突变”,作为随机信息与此对比鉴别;(2) 正常游泳行为产生的水体波动,包括扑食对象、配偶、玩伴和同一集群中的成员,鱼类对这类刺激形成相应的模式和记忆;(3) 偶然相遇的对象(陌生或随机游过的对象)形成的水动力学刺激,包括生物或非生物,特别是人类活动的影响,鱼类对这类刺激产生警觉,并积累经验和记忆;(4) 已知敌害种类和其他威胁方造成的水体波动;(5) 天灾引起水流变化,如海啸、川流、大风浪等。

德国波恩大学动物研究所 Bleckmann 课题组^[47,48],应用激光成像和水中加入与水比重相同、能在水体中均匀分布的荧光微颗粒,用以研究鱼体游动产生的水流模式。该实验装置能记录同一水体、同一水流波动在不同流体层衍生出的不同波形分布,及其水动力物理性质的差异。将鱼体游动产生的三维波动模式与鱼体表面侧线感受器形态和分布进行比较解析,以探索鱼类侧线系统的功能以及对振动源和刺激源的特性、对各类水体波动模式的感受与分析能力。结合水流记录分析结果,该团队仿生设计制造了人工侧线感受器以及多元感受器的排列组合和数学模式模拟,以验证形态不同的侧线管道与其水流生境关系的假设。他们的实验结果揭示,人工侧线感受器及其不同的排列组合模式,能被用来探测和发现振动源、探测和监测涡流,不但能根据波形变化探测、定位上游的物体,并能判断物体的大小和形状;还能在湍流中估测主流速度或在静水中测算微小波动。因此推证,鱼类侧线系统确实有能力行使以上各类适应生存需要的行为功能。

侧线神经丘在感受外界水动力机械振动的过程中,需要从周围嘈杂、多变的信号中提取对生物体有用的信号,其中,包括信号的输入和噪音的去除。在此过程中,CNM系统和SNM系统分别发挥了不同的功能,使用了不同的策略。(1) CNM接收水动力学刺激中加速度和压力信息,SNM主要感受流体刺激中的速度变化,进而帮助鱼体测算振动源时间和距离

的瞬间变化,神经丘中成对存在的、相反极性的毛细血管,以及两类神经丘互成90°方位的排列,为其精确感知提供了形态学基础;(2) 两类感受器的神经支配模式和传递方式不同,支配CNM的神经在感受器末端没有分支,神经多为有髓神经,而支配SNM的神经在末端分支后支配由多个神经丘构成的一组感觉功能团;(3) CNM和SNM具有特定的空间分布特性和排列组合,SNM分布于CNM周围,两者在鱼体的排布呈现约90°夹角,对应于各自的脑部核团,形成对外界环境的拓扑影像^[12];(4) 侧线感受器在鱼体不同部位呈现出功能化覆盖和分布,头部7条侧线分支、躯干部两对侧线分支和尾鳍神经丘帮助鱼体获知周围水体时间和空间的瞬间变化,经初级传入神经将信号传递至后脑MON区,在中脑脑核进行分工后,在端脑进行信息整合^[12]。由此,鱼类通过侧线系统感知时间和距离的微小变化,判断振动源的位置和距离,进行迅速响应。这类感觉系统为设计和制造精密、微型传感器提供了生物模式^[49-51]。

传统的水下勘测方法存在众多缺陷。例如,声纳探测易产生探测盲区,激光和摄像探测则易受视觉的约束。依据鱼类侧线系统设计研发的人工侧线系统和仿生机器人可广泛应用于水下勘测、人机交互和通讯,弥补了传统探测方法的不足。勘察的环境包括浑浊的泥潭和低洼、洪水淹没的楼宇以及深海,亦可探测大洋环境中流体动态分布,从而广泛应用于民用、救灾和军用事业。

人工侧线系统的感受单元为多个微型传感器形

成的阵列,单个传感器的尺寸和排列位置严格依照生物体的结构特征。Yang等人^[49]于2006年设计的人工侧线传感器是基于热线风速仪(hot wire anemometry, HWA)原理,使用了类似“悬臂”的结构(人工胶质顶)感受流体的振动,通过压-电转换(piezo-electric)、离子聚合物金属复合材料(ionic polymer metal composites, IPMC)和光学读取技术识别流体刺激中微小振幅和频率的变化,并对外界环境进行三维重建。Yang等人^[50]在2010年设计的人工侧线系统中,凭借微机电系统(microelectromechanical system, MEMS),将人工侧线神经丘置于柱状装置表面,可以精确定位刺激源的位置。van Hemmen课题组^[49]设计的名叫Snookie的全自动潜水器(autonomous underwater vehicle, AUV),搭载了17个人工传感器,实现了对水下环境的智能探测。人工侧线系统和仿生传感器的设计制造不仅具有实际的应用价值,同时也加深了对生物体结构的认识和理解,帮助解答一些理论研究中无法阐述和解释的问题,进而推动科学研究的进程。因而从长远来看,仿生侧线系统的建立不仅体现在新型传感器的设计和应用,还可以建立工程平台用以验证生物学中的理论假设。

由此可见,对于侧线系统形态结构和功能的研究不仅促进了本学科知识和理论的深化,同时多学科交叉合作的背景下,以生物体理论数据为模型,通过仿生学技术设计,模拟鱼类侧线感受器的感受特性。这种仿生传感器的设计和应用存在广阔的空间,需要多学科领域专家的协同合作。

致谢 美国马里兰大学工程学院张云峰教授(Dr. Yunfeng Zhang, University of Maryland, College Park)帮助审阅本稿,并从工程学角度对侧线的水动力感觉功能的理解给予指导,特此致谢;感谢德国波恩大学教授Dr. Horst Bleckmann和该校动物研究所Dr. Adrian Klein对侧线与流体力学关系以及人工侧线模式等的讨论与问题解答。

参考文献

- Gibbs M A. Lateral line receptors: Where do they come from developmentally and where is our research going? *Brain Behav Evol*, 2004, 64: 163-181
- Zhang X G, Song J K, Fan C X, et al. Use of electrosense in the feeding behavior of sturgeons. *Integr Zool*, 2012, 7: 74-82
- Zhang X G, Song J K, Zhang G S, et al. The bioelectric field of *Gambusia affinis* (in Chinese). *Acta Hydrob Sin*, 2011, 35: 823-828 [张旭光, 宋佳坤, 张国胜, 等. 食蚊鱼的生物场特征. *水生生物学报*, 2011, 35: 823-828]
- Yang Q W, Zhang X G, Guo H Y, et al. The avoiding response to dipole stimuli in juvenile sturgeon (in Chinese). *Acta Hydrob Sin*, 2016, 40: 501-506 [杨全威, 张旭光, 郭弘艺, 等. 西伯利亚幼鲟对偶极子电场的避让行为研究. *水生生物学报*, 2016, 40: 501-506]
- Ronan M C, Bodznick D. End bud: Non-ampullary electroreceptors in adults lampreys. *J Comp Physiol A*, 1986, 158: 9-15
- Webb J F. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain Behav Evol*, 1989, 33: 34-53

- 7 Schlosser G. Evolutionary origins of vertebrate placodes: Insights from developmental studies and from comparisons with other deuterostomes. *Mol Dev Evol*, 2005, 304: 347–399
- 8 Mogdans J, Bleckmann H. The mechanosensory lateral line of Jawed fishes. In: Kapoor B G, Hara T J, eds. *Sensory Biology of Jawed Fishes New Insights*. New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co Pvt Ltd., 2001. 181–213
- 9 Wullimann M F, Grothe B. The central nervous organization of the lateral line system. In: Coombs S, Bleckmann H, Fay R R, eds. *The Lateral Line System*. New York: Springer, 2013. 195–251
- 10 Parker G H. The function of the lateral-line organs in fishes. *Bull US Bur Fish*, 1904, 24: 185–207
- 11 Dijkgraaf S. The functioning and significance of the lateral line organs. *Biol Rev*, 1963, 38: 51–106
- 12 Song J K, Northcutt R G. Morphology, distribution and innervation of the lateral-line receptors of the Florida Gar, *Lepisosteus platyrhincus*. *Brain Behav Evol*, 1991, 37: 10–37
- 13 Song J, Yan H Y, Popper A N. Damage and recovery of hair cells in fish canal (but not superficial) neuromasts after gentamicin exposure. *Hear Res*, 1995, 91: 63–71
- 14 Taylor R R, Forge A. Hair cell regeneration in sensory epithelia from the inner ear of a urodele amphibian. *J Comp Neurol*, 2005, 484: 105–120
- 15 Ma E Y, Rubel E W, Raible D W. Notch signaling regulates the extent of hair cell regeneration in the zebrafish lateral line. *J Neurosci*, 2008, 28: 2261–2273
- 16 Münz H. Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon niloticus* (L.) (Cichlidae, Teleostei). *Zoomorphologie*, 1979, 93: 73–86
- 17 Coombs S, Janssen J, Webb J F. Diversity of lateral line systems: Evolutionary and functional considerations. In: Atema J, Fay R R, Popper A N, eds. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York: Springer, 1988. 553–593
- 18 Marshall N J. Structure and general distribution of free neuromasts in the black goby, *Gobius niger*. *J Mar Biol Assoc UK*, 1986, 66: 323–333
- 19 Marshall N J. The lateral line systems of three deep-sea fish. *J Fish Biol*, 1996, 49: 239–258
- 20 Nakae M, Sasaki K. Lateral line system and its innervation in Tetraodontiformes with outgroup comparisons: Descriptions and phylogenetic implications. *J Morphol*, 2010, 271: 559–579
- 21 Song L Z, Song J K, Wang X J. A postembryonic study on the morphological and growth pattern of the lateral line system in the pufferfish *Takifugu obscurus* (in Chinese). *Chin J Zool*, 2010, 45: 19–29 [宋丽姿, 宋佳坤, 王晓杰. 暗纹东方鲀侧线系统早期形态和生长发育. *动物学杂志*, 2010, 45: 19–29]
- 22 Webb J F. Morphological diversity, development, and evolution of the mechanosensory lateral line system. In: Coombs S, Bleckmann H, Fay R R, eds. *The Lateral Line System*. New York: Springer, 2013. 17–72
- 23 Nagiel A, Andor-Ardó D, Hudspeth A J. Specificity of afferent synapses onto plane-polarized hair cells in the posterior lateral line of the zebrafish. *J Neurosci*, 2008, 28: 8442–8453
- 24 Gillespie P G, Müller U. Mechanotransduction by hair cells: Models, molecules, and mechanisms. *Cell*, 2009, 139: 33–44
- 25 Flock A, Duvall A. The ultrastructure of the kinocilium of the sensory cells in the inner ear and lateral line organs. *J Cell Biol*, 1965, 25: 1–8
- 26 Liao J C. Organization and physiology of posterior lateral line afferent neurons in larval zebrafish. *Biol Lett*, 2010, doi: 10.1098/rsbl20090995
- 27 Li C. A study on the functional morphology of non-canal lateral line system in Pufferfish (*Takifugu obscurus*): Based on its special morphological pattern and stimulus/response property of the afferents fibers (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 [李超. 暗纹东方鲀无管道侧线系统功能形态研究: 基于独特的侧线排布模式和神经放电特性. 博士学位论文. 上海: 上海海洋大学, 2016]
- 28 Coombs S, Van Netten S. The hydrodynamics and structural mechanics of the lateral line system. *Fish physiol*, 2005, 23: 103–139
- 29 Schlosser G. Development and evolution of lateral line placodes in amphibians I. *Dev Zool*, 2002, 105, 2: 119–146
- 30 Ledent V. Postembryonic development of the posterior lateral line in zebrafish. *Development*, 2002, 129: 597–604
- 31 López-Schier H, Starr C J, Kappler J A, et al. Directional cell migration establishes the axes of planar polarity in the posterior lateral-line organ of the zebrafish. *Dev Cell*, 2004, 7: 401–412
- 32 Liao J C. Functional architecture of lateral line afferent neurons in larval zebrafish. In: Bleckmann H, Mogdans J, Coombs S, eds. *Flow Sensing in Air and Water*. New York: Springer, 2014. 319–332
- 33 Nunez V A, Sarrazin A F, Cubedo N, et al. Postembryonic development of the posterior lateral line in the zebrafish. *Evol Dev*, 2009, 11: 391–404
- 34 Ghysen A, Wada H, Dambly-Chaudière C. Patterning the posterior lateral line in Teleosts: Evolution of development. In: Bleckmann H, Mogdans J, Coombs S, eds. *Flow Sensing in Air and Water*. New York: Springer, 2014. 295–318

- 35 Whitfield T T. Lateral line: Precocious phenotypes and planar polarity. *Curr Biol*, 2005, 15: R67–R70
- 36 Song J K, Northcutt R G. The primary projection of the lateral-line nervous of the Florida Gar, *Lepisosteus platyrhincus*. *Brain Behav Evol*, 1991, 37: 38–63
- 37 Bleckmann H, Breithaupt T, Blickhan R, et al. The time course and frequency content of hydrodynamic events caused by moving fish, frogs, and crustaceans. *J Comp Physiol A*, 1991, 168: 749–757
- 38 Hassan E S. A suggested role for secondary flow in the stimulation of the cochlear hair cell. *Biol Cybern*, 1985, 53: 109–119
- 39 Bassett D K, Carton A G, Montgomery J C. Flowing water decreases hydrodynamic signal detection in a fish with an epidermal lateral-line system. *Marine Fresh Res*, 2006, 57: 611–617
- 40 McConney M E, Anderson K D, Brott L L, et al. Bioinspired material approaches to sensing. *Adv Funct Mater*, 2009, 19: 2527–2544
- 41 McHenry M J, Strother J A, Netten S M, Mechanical filtering by the boundary layer and fluid-structure interaction in the superficial neuromast of the fish lateral line system. *J Comp Physiol A*, 2008, 194: 795–810
- 42 van Netten S M, Kroese A B A. Laser interferometric measurement on the dynamic behavior of the cupula in the fish lateral line. *Hearing Res*, 1987, 29: 55–61
- 43 Kalmijn A J. Functional evolution of lateral line and inner ear sensory systems. In: Coombs S, Gorner P, Munz H, eds. *The Mechano-sensory Lateral Line*. New York: Springer, 1989. 187–216
- 44 Denton E J, Gray J A B. Mechanical factors in the excitation of the lateral lines of fishes. In: Atema J, Fay R R, Popper A N, eds. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York: Springer, 1988. 595–617
- 45 Kroese A B A, Schellart N A M. Velocity- and acceleration-sensitive units in the trunk lateral line of the trout. *J Neurophysiol*, 1992, 68: 2212–2221
- 46 Münz H. Single unit activity in the peripheral lateral line system of the cichlid fish *Sarotherodon niloticus*. *J Comp Physiol A*, 1985, 157: 555–568
- 47 Klein A, Winkelkemper J, Dylda E, et al. Medullary lateral line units of rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, are sensitive to Karman vortex streets. *J Comp Physiol A*, 2015, 201: 691–703
- 48 Klein A, Bleckmann H. Function of lateral line canal morphology. *Integr Zool*, 2015, 10: 111–121
- 49 Yang Y, Chen J, Engel J, et al. Distant touch hydrodynamic imaging with an artificial lateral line. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 18891–18895
- 50 Yang Y, Nguyen N, Chen N, et al. Artificial lateral line with biomimetic neuromasts to emulate fish sensing. *Bioinspir Biomim*, 2010, 5: 016001
- 51 Vollmayr A N, Sosnowski S, Urban S, et al. Snookie: An autonomous underwater vehicle with artificial lateral-line system. In: Bleckmann H, Mogdans J, Coombs S, eds. *Flow Sensing in Air and Water*. New York: Springer, 2014. 521–562

Summary for “鱼类的侧线机械感受系统和仿生学等应用研究”

Structure and function of the mechanosensory lateral line system in fish and biomimetic

LI Chao, WANG XiaoJie & SONG JiaKun*

Institute for Marine Biosystem and Neurosciences, College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

* Corresponding author, E-mail: jksong@shou.edu.cn

As an adaptation to their environment, fishes and some aquatic amphibians have developed a hydrodynamic receptor system, the lateral line mechanosensory system, which enables them to detect minute water motion, and provide information that can apply for feeding, avoidance, schooling, navigation, and intraspecific communication. This system consists of individual sensory receptors, neuromasts, that either lie within lateral line canals along the body (canal neuromasts, CNM) or occur freestanding on the surface of the skin (superficial neuromasts, SNM). These CNM and SNM act as acceleration (higher frequency response, 60–120 Hz) or velocity receptors (lower frequency response, 20–60 Hz), respectively, which can also provide the signal location and fluidic direction to the central nervous system (CNS). The neuromast consists of discrete clusters of sensory hair cells, support cells and mantle cells. On the apical of hair cell, a bundle of several stereocilia and one kinocilium that protrudes from of the hair cell into a gelatinous cupula. The cupula covers entire neuromast apical and connects the ciliary bundles with surrounding water. Deflection of the cupula induces the directional movement of the hair bundles that results in opening or closing of the transduction channels on the kinocilium, affecting the release of neurotransmitter that conveys the hair cell's relative excitation to the afferent neuron (in the lateral line ganglion), then, travels to the target areas in the CNS. Between CNM and SNM, there are several morphological differences such as diameter of sensory epithelium, number of hair cells, orientation of axis, and peripheral innervation pattern. They also demonstrate with different biomechanical properties in detecting different types of hydrodynamic signals and play different roles in responding to the various water motion patterns (including micro fluid). All the peripheral information that is integrated at different levels of the CNS centers before guiding the proper behavior of fish. The CNM appears to provide information about fine spatial details that lead to the ability of fish to segregate the fine turbulence signal in near field while towards discrete sources or under rapidly changing water motions surrounding. SNM appears to provide peripheral spatial information of large-scale stimuli, such as rheotaxis to slow motion currents.

As a delicate hydrodynamic detector system, a well functioned lateral line system that only consists of two types of peripheral receptor plus their architectural design of arrangement and canal pattern modifications that is far advanced than, up to date, any of the man-made underwater detector in the world. Even more, the system provides a high efficient computing model that is from the peripheral innervation pattern designed for major collection of temporal and spatial hydrodynamic information, the integration of data processing structure, and to the action assignment in the CNS. The mechanosensory lateral line system in fish is starting attracted by research approaches in biomimetic, mathematics, physical and computing sciences, in addition to the biology and neurosciences. The participating of integrative study on the lateral line system, that is not only help developing of new applications but also enhanced biological understand of the system. The biologists have been speculated the function of the CNM, the co-relationship of the canal morphology and fish habits over decades. Until recently, the mathematic model and the device of artificial lateral line receptor established by Klein and Bleckmann (2015), demonstrate that “it is possible to change the transfer function of an artificial line by changing its canal shape, dimensions and pore pattern”. Moreover, their research evident indicate that the lateral line is able to “detect and localize vibrating sources, detect and monitor vortices, localize upstream objects, discriminate between upsteam objects (size and shape), estimate bulk flow velocity in turbulent environment, and measure small amounts of liquid” (Klein, 2016 personal communication).

This review paper intends to introduce the fish mechanosensory lateral line system from several aspects that include the studies of morphological characteristics, biological origin of the system, development of the pattern formation, functional properties, behavioral neurophysiology and neural control mechanisms, finally, the biomimetic application and perspectives. We combine both of our knowledge in lateral line and recent research results in the non-canal lateral line system with broad collections of the references in the lateral line studies, especially, the new publications. We hope to provide information to readers across different disciplines, not only for theoretical consideration but also for the application in biomimetic, civic engineering, and the aquatic animal protection /biodiversity program.

lateral line system, mechanoreceptor, neuromast, artificial lateral line system, biomimetic

doi: 10.1360/N972016-00706