

А. А. Панов

СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА НАСЕКОМЫХ НА ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ЭТАПАХ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ. II. ЦЕНТРАЛЬНОЕ ТЕЛО¹

[A. A. PANOV. BAU DES INSEKTENGehirNS WÄHREND DER POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNG. II. ZENTRAALKÖRPER]

Положение, состав и связи центрального тела. Центральное тело обнаружено в составе мозга всех исследованных в этом отношении взрослых насекомых. Оно расположено в медиальной части протоцеребрума и почти со всех сторон окружено нейропилем главных протоцеребральных долей. В мозге насекомых с хорошо развитыми грибовидными телами центральное тело с боков граничит с ножками последних, а снизу — с их перекладинами.

Как правило, центральное тело подразделено на два отдела — больший верхний и меньший нижний; при этом нижний отдел отчасти как бы вложен в верхний. Последний в целом ряде случаев бывает разделен на ряд крупных гломерул, расположенных в виде долей веера, что послужило основанием для первоначального названия этого центра — «fächerförmiges Gebilde» (Dietl, 1876). Нижний отдел большей частью не обнаруживает такого четкого разделения на гломерулы и бывает лишь пронизан пучками волокон.

Некоторые авторы описывают центральное тело как центр ассоциативного характера, который не имеет своих собственных, непосредственно с ним связанных нервных клеток (Böttger, 1910; Kühnle, 1913; Buxton, 1917). Такой взгляд вошел даже в некоторые учебники (Snodgrass, 1935; Шванвич, 1949). Однако уже Виаллан (Viallanes, 1887) описал в *pars intercerebralis* мозга саранчевых объемистую массу нервных клеток, связанных с центральным телом, а Кеньон (Kenyon, 1896) различал у пчелы два типа нейронов («5» и «6»), расположенных в той же части мозга и посылающих отростки в виде комиссурального пучка вдоль задней поверхности центрального тела. От этих отростков, согласно последнему автору, в глубь волокнистого вещества центрального тела отходят дендриты, масса которых образует прослойки между гломерулами его верхнего отдела. Приблизительно такие же клетки, связанные с центральным телом, описал у стрекоз Бальдус (Baldus, 1924). Центральное тело *Periplaneta* (Hanström, 1928) сверху и сзади также связано с нервными клетками протоцеребрума. Связь центрального тела с нейронами, расположенными в *pars intercerebralis*, установлена также у *Dytiscus* (Holste, 1923), *Panorpa* (Bierbrodt, 1943) и у многих Polyneoptera (Hanström, 1940).

¹ Первую часть работы, посвященную развитию грибовидных тел, см.: Энт. обозр., 1957, XXXVI, 2: 269—284.

Кроме того, уже Кюнле (Kühnle, 1913) описал у *Forficula* так называемый «задний мостик между придаточными протоцеребральными долями и центральным телом» в виде тяжа комиссуральных волокон, соединяющего придаточные протоцеребральные доли обеих половин мозга и подстилающего нижний отдел центрального тела. Тесная связь последнего с придаточными долями протоцеребрума установлена также у *Dytiscus* (Holste, 1923; Jawlowski, 1936) и у *Panorpa* (Bierbrodt, 1943).

В связи с тем, что центральное тело в более или менее неизменном виде обнаружено, как уже было сказано, у всех исследованных насекомых и при этом бывает связанным с большинством отделов мозга, принято считать, что оно, как и грибовидные тела, является важным ассоциативным центром, но, в противоположность последним, ассоциативным центром низшего порядка. В этом отношении интересна указанная выше тесная связь центрального тела с придаточными долями протоцеребрума, которые, как и центральное тело, достигают своего наибольшего развития у насекомых с относительно простым поведением (например, у чешуекрылых). По мнению Бретшнейдера (Bretschneider, 1913), у форм со значительно более сложным поведением (например, у жалоносных перепончатокрылых) функции центрального тела отчасти переходят к грибовидным телам, отчего степень его развития находится в обратной зависимости от степени развития последних.

Центральное тело на преимагинальных этапах онтогенеза. Центральное тело обнаруживает большую изменчивость как в сроках своего появления, так и в степени развития в преимагинальный период. Так, например, у новорожденных гусениц *Pieris brassicae* L. (Hanström, 1925), *Ephestia kühniella* Zell. (Schrader, 1938) и у новорожденной личинки *Calandra oryzae* L. (Murray a. Tiegs, 1935) его еще нет. Центрального тела нет и в мозге исследованных мною новорожденных личинок *Musca domestica* L., *Anthonomus rubi* Hbst. и *Apis mellifica* L. С другой стороны, по моим наблюдениям, у *Tenebrio molitor* L., *Chrysopa* sp., *Ascalaphus* sp., *Antheraea pernyi* Guér. и *Culex pipiens* L. центральное тело у новорожденных личинок уже имеется. В это время оно состоит лишь из одного верхнего отдела, сильно вытянутого поперек мозга. У личинки мучного хрущака (рис. 1, *чтв*) и у гусеницы дубового шелкопряда верхний отдел центрального тела разделен на ряд крупных гломерул. У остальных личинок он представлен однородной полоской нейропиля. Нижний отдел в это время еще отсутствует. Его место занимает небольшой пучок комиссуральных волокон, который подстилает непосредственно верхний отдел и часто бывает даже незаметен на срезах.

Если сравнить насекомых, обладающих центральным телом в момент выхода из яйца, с теми, которые его в этот момент еще не имеют, то окажется, что большинство представителей второй группы являются либо слепыми, либо снабженными плохо развитыми стекмами. Данное сравнение подтверждает, на мой взгляд, мнение Бретшнейдера (Bretschneider, 1914) о прямой зависимости степени развития центрального тела от таковой органов зрения и их центров.

Что касается взрослых личинок, то в мозге подавляющего большинства их центральное тело уже имеется. Исключение составляют лишь *Ephestia kühniella* Zell. (Schrader, 1938) и *Oryctes nasicornis* L. (Jawlowski, 1936), у которых оно появляется только в куколочный период. Центральное тело взрослых личинок, как и у новорожденных, отличается большой вытянутостью поперек мозга и слабым развитием нижнего отдела. Отмечая неполноту состава центрального тела личинок, авторы обычно пишут, что оно в это время еще не обнаруживает двураздельности.

У исследованных мною двух видов поденок (*Ephemera vulgata* L., *Hep- tagenia fuscogrisea* Retz.) центральное тело в мозге новорожденных ли-

чинок отсутствует. Его появление и развитие целиком приурочено к постэмбриогенезу.

Среди *Polypeoptera* центральное тело возникает уже в эмбриональный период (Viallanes, 1891). У имевшихся в моем распоряжении новорожденных нимф *Metrioptera sepium* Jers., *Gryllus domesticus* L., *Calliptamus italicus* L., *Ameles taurica* B. Jak. и *Dixippus morosus* Br. оно построено по имагинальному типу (рис. 9, в). У этих насекомых в течение постэмбрионального развития центральное тело только растет и лишь несколько меняет свою форму.

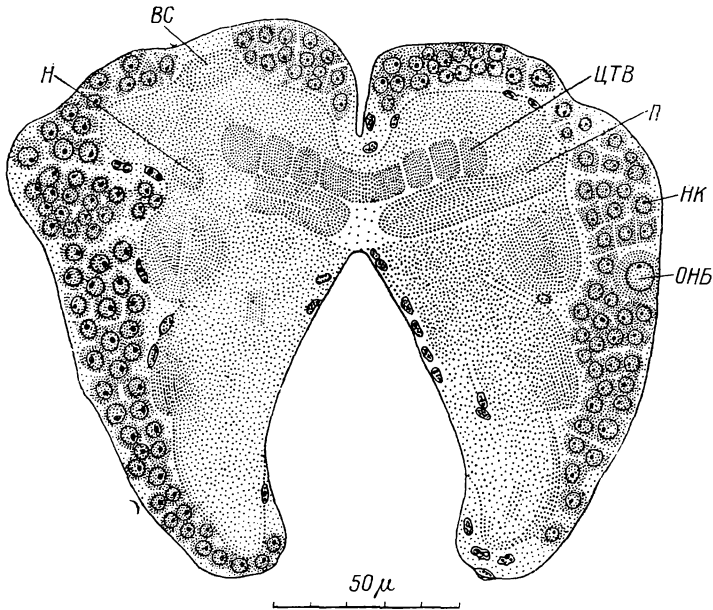


Рис. 1. Мозг новорожденной личинки *Tenebrio molitor* L. Фронтальный разрез.

цтв — верхний отдел центрального тела; п — перекладина грибовидного тела; н — ножка грибовидного тела; вс — возвратный стебелек грибовидного тела; нк — нервные клетки; онб — одиночный нейробласт.

Сходным образом, по-видимому, протекает развитие центрального тела и у *Heteroptera*. Во всяком случае, у новорожденной нимфы *Palomena* я мог обнаружить его устроенным в основных чертах так же, как и у взрослых клопов.

Однако у некоторых тлей, именно из рода *Pemphigus* (Pflugfelder, 1936—1937), в составе мозга новорожденной личинки центрального тела еще не имеется. У бескрылых основательниц, которые снабжены лишь личиночными трехфасеточными глазами, оно в течение всего индивидуального развития продолжает оставаться в виде пучка комиссур, соединяющего обе половины мозга. У особей крылатых поколений центральное тело первоначально также состоит из комиссуральных волокон, которые связывают, с одной стороны, латеральные части protocerebrальных долей, где расположены и образующие их клетки, а с другой стороны, придаточные доли protocerebrума. На месте первых комиссур возникает верхний отдел центрального тела, на месте вторых — нижний. При этом нижний отдел с самого начала содержит в своем составе точечный нейропиле и по величине превышает верхний. Однако в дальнейшем соотношение величин отделов меняется в пользу верхнего отдела. Значительный рост по-

следнего наблюдается особенно в период дифференциации сложных глаз. У взрослых тлей верхний отдел значительно преобладает над нижним отделом. На основании развития центрального тела в онтогенезе Пфлугфельдер делает вывод, что «центральное тело является не чем иным, как развитой системой комиссур, передняя часть которых связывает обе главные доли, а задняя — обе придаточные доли протоцеребрума» (стр. 69). С этим, однако, трудно согласиться, поскольку ход волокон в центральном теле совсем иного характера, чем в комиссурах (Bretschneider, 1914; Hanström, 1928).

Поскольку ход развития центрального тела тлей не согласуется с тем, что наблюдается у личинок *Oligoneoptera*, мною было предпринято более подробное исследование хода развития этого центра у голометаболиче-

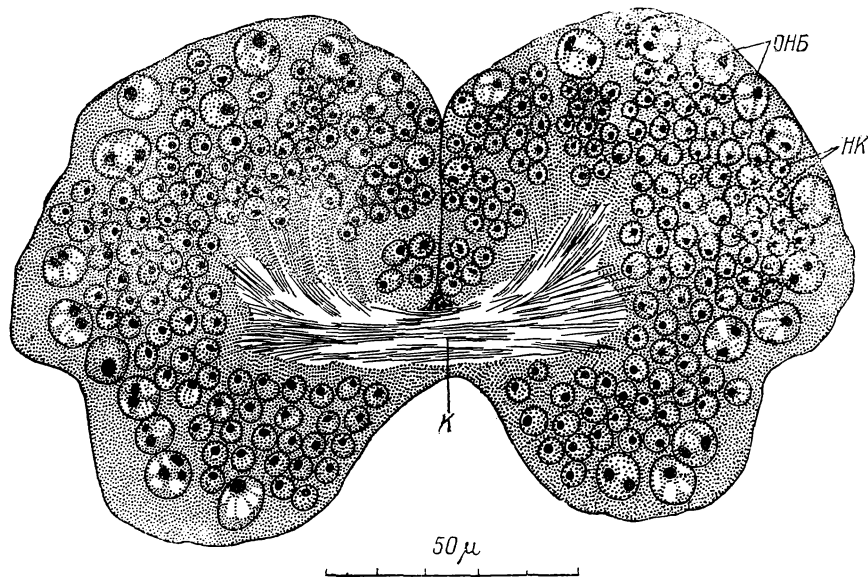


Рис. 2. Мозг новорожденной личинки *Apis mellifica* L. Фронтальный разрез.
к — комиссуральные волокна, соединяющие обе половины мозга. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ских насекомых. При этом объектом изучения была выбрана *Apis mellifica* L., центральное тело которой развивается целиком в постэмбриональный период. Кроме того, в целях сравнения было прослежено развитие центрального тела у *Gryllus domesticus* L., как представителя *Polynoptera*, хотя центральное тело у него появляется уже в эмбриональный период.

Развитие центрального тела *Apis mellifica* L. Как уже было сказано, новорожденная личинка медоносной пчелы еще не имеет центрального тела в составе своего мозга. В этот период перемычка из волокнистого нейропиля, связывающая обе половины мозга, очень тонка и состоит из волокон, идущих параллельно друг другу (рис. 2, к). Такое же строение медиальной области протоцеребрума сохраняется у личинки и на следующий день. Однако к третьему дню жизни личинки происходит следующее.

Нейроглиальные клетки, находившиеся до сих пор только на поверхности волокнистого вещества, начинают со спинной поверхности вращаться в глубь него. В результате этого образуется пласт нейроглиальных клеток, который в медиальной области мозга отделяет небольшую перед-

нюю часть волокнистого вещества, так называемую «переднюю связь», от остальной его массы. Одновременно меняется и структура самого волокнистого вещества. Если ранее волокна комиссурального пучка в медиальной части мозга были распределены равномерно, то у трехдневной личинки среди них начинает выделяться особо плотным расположением волокон один пучок, спереди граничащий с упоминавшимся выше слоем нейроглиальных клеток, проникших внутрь нейропиля, а сзади отделяемый от остальной массы волокон единичными клетками нейроглии (рис. 3, *цтен*).

Волокна плотного пучка образуются за счет отростков нервных клеток, собранных в несколько симметрично расположенных групп. Одна

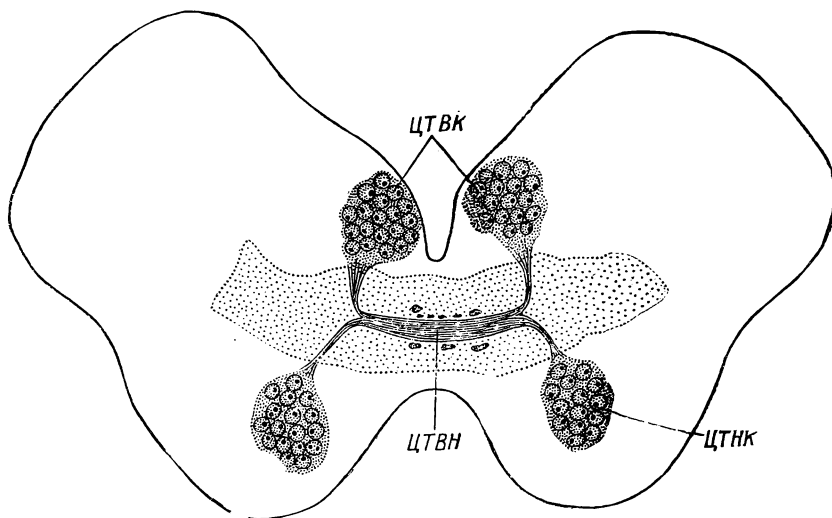


Рис. 3. Схема строения медиальной части протоцеребрума 3-дневной личинки *Apis mellifica* L.

цтвен — зачаток центрального тела; *цтнк* — нервные клетки верхнего отдела центрального тела; *цтнк* — то же нижнего отдела.

группа клеток находится в передней части мозга между его протоцеребральным и дейтоцеребральными отделами (рис. 3, *цтнк*). Эти группы клеток посылают по тяжу волокон снизу и спереди в направлении плотного медиального пучка. Другие клетки расположены в задней части *pars intercerebralis*. На ранних этапах развития в каждой половине мозга они представлены одной группой (рис. 3, *цтнк*). Волокна клеток этих групп следуют вниз, вперед и к середине, пока не достигнут бокового края плотного пучка. После этого они входят в его состав и следуют в верхнезадней части пучка. Боковые края последнего расположены несколько медиальнее места разветвления ножек формирующихся грибовидных тел на перекладину и возвратный стебелек.

В следующие за этим два дня происходит как утолщение самого пучка, так и еще большее его обособление от нейропиля протоцеребральных долей. Это обособление происходит вследствие того, что со спинной поверхности нейропиля внутрь него начинают вращаться новые порции нейроглии. Вращение начинается в двух симметрично расположенных местах, несколько удаленных от медиальной плоскости мозга. Нейроглиальные клетки распространяются вниз и к середине, пока, наконец, не столкнутся сзади и несколько ниже плотного пучка (рис. 4, *а—д*). В средней части плотного пучка нейроглиальные клеточки на поверхности

нейропиля еще не сообщаются с себе подобными внутри волокнистого вещества. Одновременно происходит разрастание пласта нейроглиальных

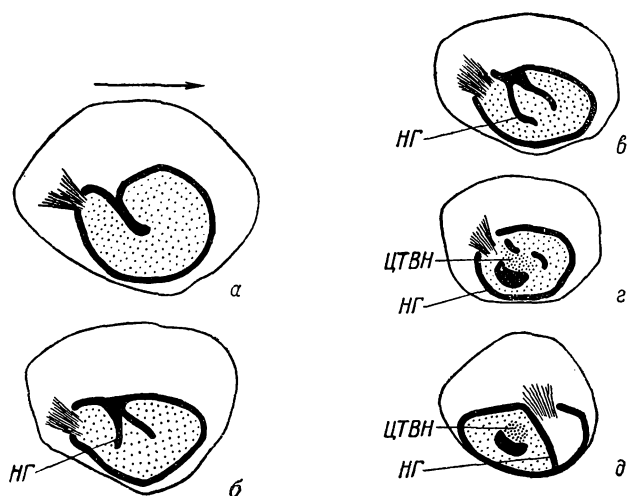


Рис. 4. Схема ряда последовательных сагитальных срезов медиальной части протоцеребрума 5-дневной личинки *Apis mellifica* L. (а — наиболее латеральный срез).
цтвн — зачаток центрального тела; нг — нейроглия.

клеток, расположенного перед плотным пучком. В результате описанных процессов последний оказывается зажатым между двумя полосками нейро-

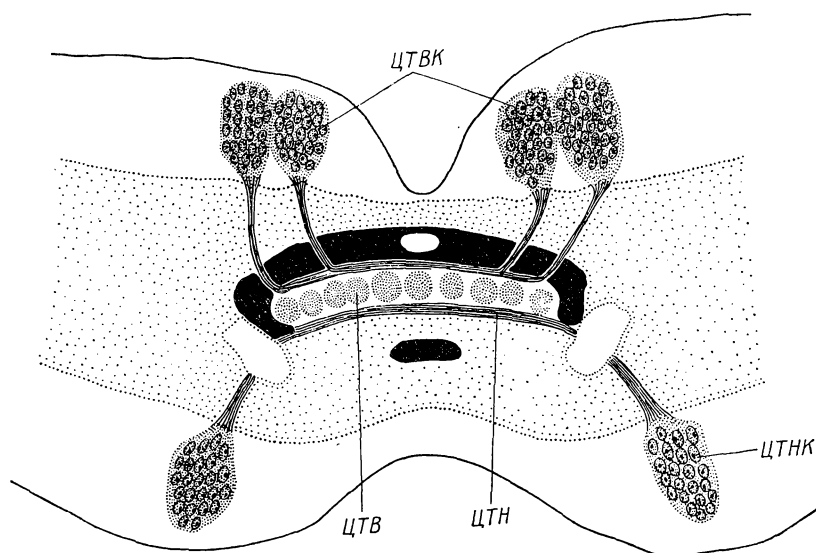


Рис. 5. Схема строения медиального протоцеребрума 6-дневной личинки *Apis mellifica* L.

цтв — верхний отдел центрального тела; цтн — нижний отдел центрального тела. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

глии. Связь с остальным волокнистым веществом сохраняется только в верхней и передненижней части пучка (рис. 4, г, цтвн).

В последний, шестой день личиночного периода развития наряду с еще большим обособлением пучка происходят значительные изменения

в его структуре (рис. 5, *цте*, *цтн*). Между тяжами волокон, проходящими только вдоль переднего и нижнего края пучка, теперь располагается

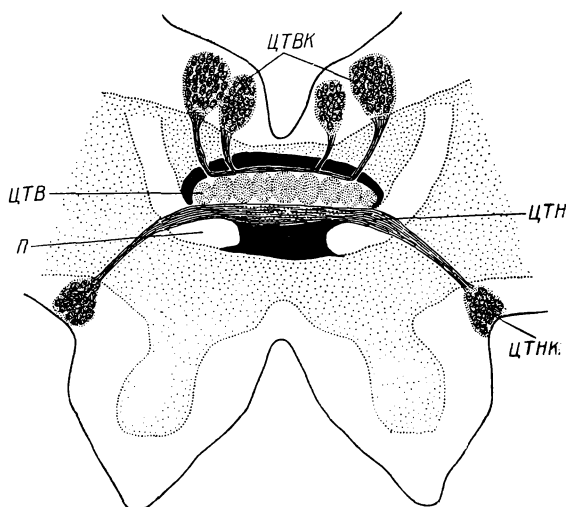


Рис. 6. Строение медиального протоцеребрума 2-дневной предкуколки *Apis mellifica* L. (схема).
Обозначения те же, что на рис. 1, 3, 5.

полоса плотного точечного нейропиля, распадаящаяся на несколько крупных гломерул. Число последних доходит до десяти. Возникшие

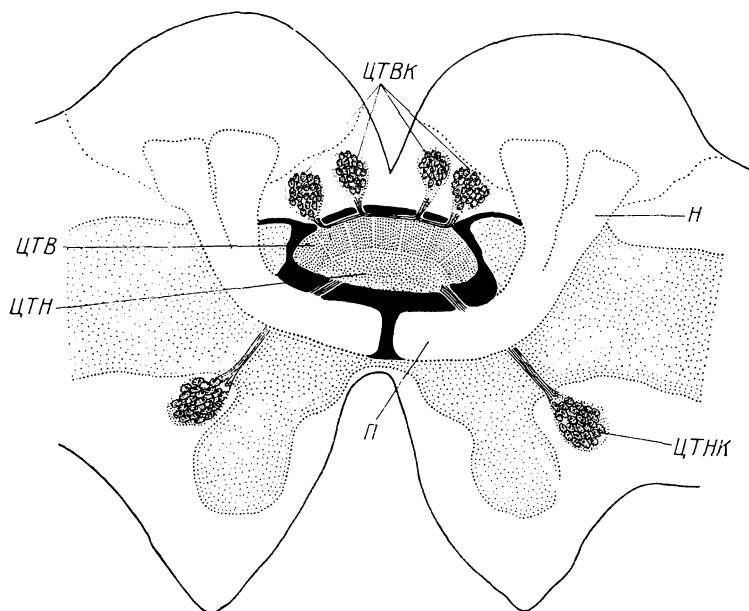


Рис. 7. Схема строения головного мозга 1-дневной куколки *Apis mellifica* L.

Обозначения те же, что на рис. 1, 3, 5.

гломерулы представляют только верхний отдел центрального тела, тогда как нижний отдел в это время представлен еще волокнистым нейропилом.

У взрослой личинки в *pars intercerebralis* удается выявить уже не две, а четыре симметрично расположенных группы нервных клеток, отсылающих свои отростки к центральному телу (рис. 5, *цтек*).

Таким образом, центральное тело личинки последнего дня по форме очень мало похоже на центральное тело имаго. У личинки оно сильно вытянуто поперек мозга и слабо выгнуто дорсально. В это время центральное тело пчелы по структуре сходно с центральным телом других личинок *Oligoneoptera*.

В дальнейшем, вследствие разрастания гломерулярного нейропиля верхнего отдела и гомогенного нейропиля нижнего, центральное тело

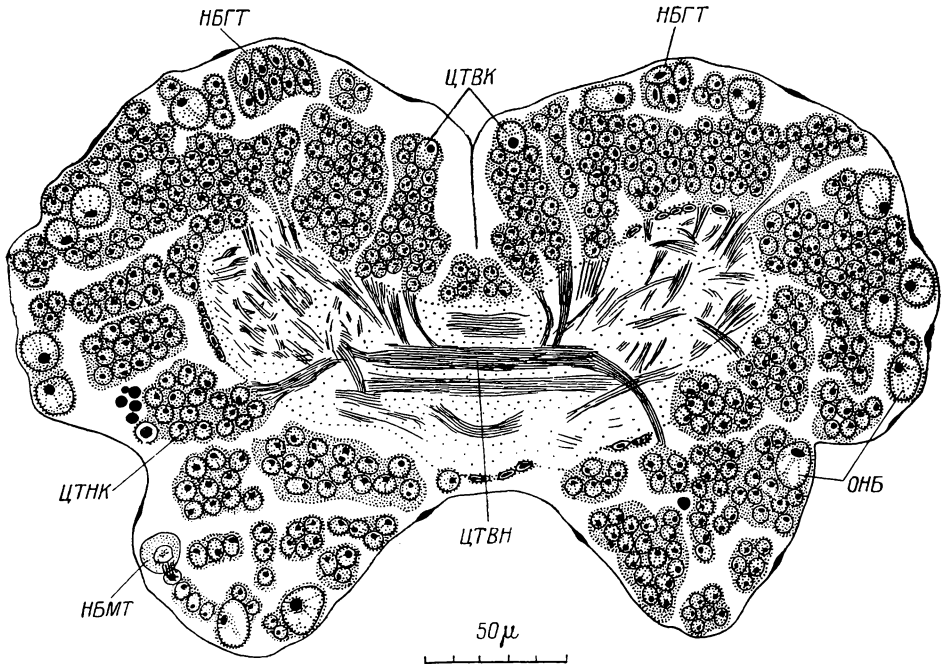


Рис. 8. Фронтальный разрез мозга эмбриона *Gryllus domesticus* L., когда желток занимает около $\frac{1}{4}$ яйца над головой.

нб.мт — деление одиночного нейробласта; *нб.гт* — нейробласты зачатка грибовидного тела. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 3.

начинает приобретать свой окончательный вид (рис. 6, 7, *цте*, *цтн*). При этом его нейропиль становится более плотным, а удельный вес комиссуральных волокон в составе центрального тела все более и более снижается. Равным образом, в кукольный период снижается удельный вес нейроглии. У старых куколок и у имаго ядра нейроглиальных клеток не расположены рядом друг с другом, как это наблюдалось у личинки, а значительно удалены одно от другого.

Ход развития центрального тела *Gryllus domesticus* L. оказался очень сходным с таковым у пчелы. Разница заключается лишь в том, что весь процесс возникновения центрального тела здесь протекает еще в яйце. На некоторой ступени развития мозг эмбриона сверчка оказывается устроенным еще очень просто (рис. 8). Нейропиль занимает его меньшую часть и состоит из рыхло расположенных пучков волокон, идущих во всевозможных направлениях. Нет ни грибовидных тел, ни центрального тела, ни протоцеребрального мостика. Однако уже в этот период можно видеть некоторые из тяжёлых волокон,

присущих мозгу имаго. Среди них особенно выделяется обонятельный тяж и дейтоцеребральная комиссура. Над последней расположен еще один мощный комиссуральный пучок, образованный волокнами клеток, лежащих в *pars intercerebralis* и между главными и придаточными долями протоцеребрума. В этих группах клеток, как и в других местах мозга, еще встречаются одиночные нейробласты (рис. 8, *онб*). Иногда удается заметить в них неравномерные митозы (*нбмт*). Мозг сверчка на этой ступени развития оказывается, таким образом, очень сходным с мозгом личинки пчелы двух- и трехдневного возраста.

На следующем этапе развития происходит утолщение указанного пучка, однако его нейропил остается гомогенным. Далее происходит еще большее разрастание пучка, а его нейропил подразделяется на ряд гломерул, которые внизу подстилаются полоской бесструктурного волокнистого вещества. Эта полоска в данный момент представляет нижний отдел центрального тела (рис. 9, *а*).

Постепенно происходит разрастание обоих отделов (рис. 9, *б*), и у новорожденной нимфы центральное тело приобретает вполне имагинальный вид (рис. 9, *в*). Верхний отдел подразделен на восемь долей и сильно выгнут дорсально. В его вентральное впячивание входит нижний отдел, состоящий из гомогенного нейропила. Ясно прослеживаются связи центрального тела с клетками *pars intercerebralis*, клетками придаточных протоцеребральных долей, а также с волокнистым веществом остального протоцеребрума.

Таким образом, Homoptera, с одной стороны, Polyneoptera и Oligoneoptera, с другой, сильно отличаются ходом развития центрального тела, хотя в образовании последнего у насекомых всех перечисленных групп участвуют сходные скопления нейронов. Пока еще нельзя судить о том, почему у тлей первоначально сильнее бывает развит нижний отдел центрального тела, а у Polyneoptera и Oligoneoptera с самого начала преобладает верхний. Во всяком случае, бурное развитие верхнего отдела не всегда удается связать с началом дифференциации сложных глаз, как это делает Пфлугфельдер (Pflugfelder, 1936), поскольку у многих личинок Oligoneoptera, которые в большинстве случаев, как известно, обладают лишь стеммами, центральное тело представлено именно его верхним отделом. Нижний же отдел начинает развиваться лишь у предку-

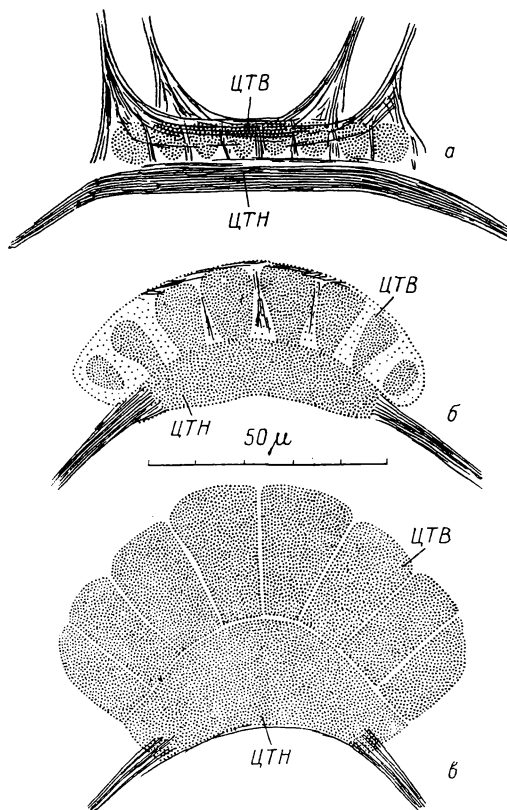


Рис. 9. Этапы развития центрального тела *Gryllus domesticus* L.

а — ранняя стадия развития; *б* — более поздний этап; *в* — центральное тело новорожденной нимфы. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

колки — положение, скорее обратное тому, что наблюдалось Пфлугфельдером.

С другой стороны, можно, по-видимому, думать, что ход развития центрального тела у Polyneoptera и Oligoneoptera является более первичным, поскольку у некоторых примитивных форм (*Japygidae*, — Hanström, 1928, 1940) центральное тело взрослых особей состоит из одного ряда крупных гломерул, сильно вытянутого поперек мозга. У других (*Machilidae*) оно также обычно вытянуто поперек мозга, но на гломерулы не подразделено.

ЛИТЕРАТУРА¹

- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. М.—Л.
 Bierbrodt E. 1943. Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Verwandlung mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. Zool. Jahrb., Anat., 68 : 49—136.
 Böttger O. 1910. Das Gehirn eines niederen Insekts (*Lepisma saccharina*). Jen. Zeitschr. Naturwiss., 46 : 801—844.
 Bretschneider F. 1913. Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool. Anz., 41 : 560—569.
 Dietl M. J. 1876. Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. wiss. Zool., 27 : 488—517.
 Kühnle K. F. 1913. Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*) etc. Jen. Zeitschr. Naturwiss., 50 : 147—277.
 Murray F. V. and O. W. Tiegs. 1935. Metamorphosis of *Calandra oryzae*. Quart. Journ. Microsc. Sci., 77 : 405—495.
 Snodgrass R. 1935. Principles of Insect Morphology. New York and London.

Кафедра энтомологии
 Московского государственного
 университета им. М. В. Ломоносова,
 Институт морфологии животных
 им. А. Н. Северцова АН СССР,
 Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wird die Entwicklung des Zentralkörpers bei den verschiedenen Vertretern der Polyneopteren, Oligoneopteren und Ephemeropteren untersucht.

Bei den Polyneopteren entwickelt sich der Zentralkörper im Laufe von Embryogenese. Während der postembryonalen Periode findet nur das Wachstum des Zentralkörpers statt.

Die neugeborenen Larven von Ephemeriden besitzen keinen Zentralkörper. Der letztere entsteht und entwickelt sich nur im Laufe von Larven- und Nymphalenzzeit.

Unter den Oligoneopteren haben einige neugeborenen Larven den Zentralkörper noch nicht (*Musca domestica* L., *Apis mellifica* L., *Anthonomus rubi* Hbst.). Die anderen (*Tenebrio molitor* L., *Ascalaphus*, *Chrysopa*, *Antheraea pernyi* Guér.) besitzen ihn schon in dieser Zeit. Da die Larven der ersten Gruppe blind sind, wird die Meinung von Bretschneider (1914) unterstützt, dass der Entwicklungsgrad des Zentralkörpers von demjenigen der Sehorgane und ihren Zentren abhängt. Der larvale Zentralkörper besteht nur aus dem oberen Teile, der wie eine Reihe von grossen Glomerulen aussieht und dem Zentralkörper von *Japyx* ähnelt.

In der Arbeit wird gezeigt, dass der Entwicklungsvorgang des Zentralkörpers bei den Oligoneopteren, Polyneopteren und wahrscheinlich Heteropteren ähnlich ist. Zuerst hat der Zentralkörper das Aussehen eines komissuralen Faserbündels, das von den Nervenfortsätzen der im pars intercere-

¹ Основной список литературы см.: Энт. обзор., 1957, XXXVI, 2 : 281—284.

bralis und zwischen den Haupt- und Nebenlappen des Protocerebrums liegenden Neuronen zusammengesetzt wird. Einwenig später entsteht der obere Teil des Zentralkörpers, der aus mehreren Glomerulen besteht, die sich quer durch das Protocerebrum einrichten.

Allmählich entwickelt sich auch der untere Teil des Zentralkörpers, dessen Neuropilen homogen ist. Doch übertrifft der untere Teil niemals den oberen Teil. In dieser Hinsicht unterscheiden sich Oligoneopteren und Polyneopteren einerseits und Homopteren andererseits, da bei den letzteren (Pflugfelder, 1936—37) der untere Teil des Zentralkörpers zuerst grösser als der obere Teil ist. Der Unterschied besteht auch darin, dass bei den Poly- und Oligoneopteren, im Gegensatz zu den Homopteren, gleichzeitig mit dem Beginn der Differenzierung der Facettenaugen die Wucherung nicht des oberen, sondern des unteren Teils des Zentralkörpers stattfindet.
