ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ, XL, 2, 1961
REVUE d' ENTOMOLOGIE de l'URSS

А. А. Панов

СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА НАСЕКОМЫХ НА ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ЭТАПАХ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ. 4. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР

[A. A. PANOV. BAU DES INSEKTENGEHIRNS WÄHREND DER POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNG. 4. DAS RIECHZENTRUM]

Дейтоцеребральный отдел мозга насекомых включает в свой состав чувствующий и двигательный антеннальные центры. Двигательный центр (lobus dorsalis), иначе называемый паросметической массой, иннервирует мускулатуру, расположенную как в основных члениках антенн, так и внутри головной капсулы вокруг их основания. В чувствующий центр (lobus olfactorius) входят нервы, составленные из проксимальных отростков сенсорных клеток, расположенных в жгуте антенны и в ее двух основных члениках. Чувствующих нервов может быть либо два (например, *Ephemeroptera*, *Blattodea*), либо всего лишь один [например, *Odonata*, некоторые *Plecoptera*, *Mantodea* (Hanström, 1940)].

В ряде случаев (*Ephemeroptera*, *Odonata*, *Plecoptera* и некоторые другие) нейропиль обонятельного центра гомогенен. Однако большей частью обонятельный центр бывает построен из крупногломерулярного нейропиля. Как показывают исследования с применением импрегнации мозга серебром (Kenyon, 1896; Jonescu, 1909), гломерулы представляют собою именно те участки волокнистого вещества центра, где происходит контакт конечных разветвлений проксимальных отростков чувствующих клеток антенн с разветвлениями отростков нейронов мозга. Наличие гломерул в обонятельном центре обычно связывают с хорошим развитием чувствительного аппарата антенн.

Как и у взрослых форм, в преимагинальный период степень развития обонятельного центра у различных насекомых не одинакова. У исследованных мною новорожденных нимф *Polyneoptera* (*Blattella germanica* L., *Ameles taurica* Jak., *Dixippus morosus* Brunn., *Metrioptera sepium* Jers., *Calliptamus italicus* L.) чувствующий антеннальный центр по структуре сходен с таковым имаго и в дальнейшем лишь возрастает в объеме. Такое полное развитие обонятельного центра связано, по-видимому, с тем, что у этих насекомых уже новорожденные особи имеют многочленистые антенны, снабженные большим числом сенсилл.

Как показали мои наблюдения, чувствующий антеннальный центр новорожденных личинок поденок *Ephemera vulgata* L., *Heptagenia fuscogrisea* Retz. по структуре также не отличается от обонятельной доли взрослых насекомых, поскольку, как у личинок и нимф, так и у имаго поденок, дейтоцеребрум построен крайне просто и имеет вид небольшого сосочка гомогенного нейропиля, расположенного под волокнистым веществом протоцереб-

ральной доли. Все постэмбриональные преобразования дейтоцеребрума в данном случае сводятся к увеличению этого центра, происходящему одновременно с ростом мозга в целом.

Что касается новорожденных личинок *Oligoneoptera*, то у некоторых из них (*Apis mellifica* L., *Anthonomus rubi* Hrbst., *Ascalaphus* sp., *Culex pipiens* L.) я обнаружил обонятельный центр крайне просто устроенным. У перечисленных видов, как и у поденок, чувствующий антеннальный центр имеет вид небольшого переднебокового выступа волокнистого вещества в начале окологлоточной коннективы. Сходное строение разбираемого центра ранее было обнаружено Ганстремом (Hanström, 1925) у новорожденной гусеницы *Pieris brassicae* L. Такое строение центра не является, однако, пределом простоты устройства дейтоцеребрума. У новорожденной личинки *Musca domestica* L. мне вообще не удалось найти обособленного дейтоцеребрального отдела.

С другой стороны, уже у новорожденных личинок *Tenebrio molitor* L. и *Chrysopa* sp. я смог наблюдать гломерулярное строение волокнистого вещества обонятельной доли.

В течение личиночной жизни происходит разрастание нейропиля дейтоцеребрума. При этом у медоносной пчелы и капустной белянки нейропиль обонятельной доли остается гомогенным, по-видимому в связи с тем, что у этих видов в течение всего личиночного периода антенны остаются снабженными ограниченным числом чувствующих элементов (Hanström, 1925). Что касается жуков, то наличие гломерул в обонятельном центре взрослых личинок большого числа видов установлено работами Бретшнейдера (Bretschneider, 1914), Бейера (Beier, 1927) и Явловского (Jawlowski, 1936). В упомянутых работах, к сожалению, не сообщается, имеются ли обонятельные гломерулы уже в мозге новорожденных личинок, или же их развитие происходит только в течение личиночного периода. Согласно Бретшнейдеру, у *Tenebrio molitor* L. обонятельные гломерулы личинки исчезают в предкуколочный период и заменяются имагинальными гломерулами в конце куколочной фазы.

Таким образом, среди насекомых с полным превращением можно предварительно наметить два типа развития обонятельного центра. У бабочек и перепончатокрылых, у которых нейропиль личиночного чувствующего центра гомогенен, гломерулы впервые появляются в куколочный период и оказываются полностью развитыми только у имаго. У некоторых других насекомых, например у жуков, обонятельные гломерулы имеются уже в мозге личинок, возникая, по-видимому, еще в эмбриональный период. В предкуколочный период гломерулы разрушаются и вторично возникают в течение куколочной фазы.

Перейдем теперь к более подробному рассмотрению данных двух типов развития обонятельного центра. Прямое развитие с однократным возникновением гломерул будет прослежено на примере обонятельной доли медоносной пчелы, а второй тип развития — на примере чувствующего антеннального центра мучного хрущака. В последнем случае главное внимание будет обращено на развитие обонятельного центра в предкуколочный и куколочный периоды.

РАЗВИТИЕ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ЦЕНТРА ПЧЕЛЫ

Источники увеличения числа нейронов дейтоцеребрума. Увеличение числа ассоциативных нейронов обонятельного центра пчелы происходит, с одной стороны, за счет деятельности одиночных нейробластов, имеющихся в большом числе в этой области мозга, и, с другой стороны, за счет очага размножения нервных клеток, состоящего из нескольких ней-

робластов. Одиночные нейробласты (рис. 1, *нб*$_1$),[1] подобно таковым остального мозга, многократно делятся вплоть до второго дня куколки с образованием дочернего нейробласта и материнской ганглиозной клетки.

Очаг размножения у новорожденной личинки состоит из небольшого числа нейробластов и располагается спереди и сбоку от обонятельной доли личинки, являясь как бы ее продолжением в дистальном направлении. Нейробласты очага очень сходны с нейробластами зачатков грибовидных тел пчелы. Они мельче одиночных нейробластов (средний диаметр ядра одиночного нейробласта у однодневной личинки равен 7.8 микрона, диаметр ядра нейробласта дейтоцеребрального скопления 5.8 микрона) и беднее плазмой, которая, однако, красится сильнее плазмы одиночных нейробластов.

В первые два дня жизни личинки очаг состоит из нескольких таких нейробластов, и небольшого числа материнских ганглиозных клеток. Однако уже к третьему дню один из нейробластов увеличивается, достигая размеров одиночного нейробласта. В составе большого нейробласта (рис. 2а, *нб*$_2$), некоторого количества обычных нейробластов скопления (*нб*$_3$), число которых на протяжении личиночного и предкуколочного периодов значительно возрастает, а также материнских ганглиозных клеток (*мгк*) очаг размножения продолжает существовать вплоть до четвертого дня куколки. С четвертого на пятый день куколочной фазы он исчезает подобно скоплениям нейробластов в зрительных долях.

Большой нейробласт всегда располагается в той части очага, которая наиболее удалена от нейропиля обонятельного центра. С трех сторон большой нейробласт окружен нейробластами обычного типа, а со стороны волокнистого вещества к нему примыкают материнские ганглиозные клетки. Последние встречаются поодиночке также и среди обычных нейробластов.

Нейробласты скопления делятся двумя способами. В случае равномерного митотического деления получаются два дочерних нейробласта, при неравномерном митозе — нейробласт и материнская ганглиозная клетка.

Большой нейробласт сходен с одиночными не только размерами, но и структурой цитоплазмы, которая вакуолизирована, как у одиночных нейробластов. Большой нейробласт делится всегда неравномерно, отсылая в проксимальном направлении материнские ганглиозные клетки (рис. 2б, *мт*). В большинстве случаев в каждом очаге размножения имеется по одному крупному нейробласту. Лишь однажды у однодневной предкуколки я нашел два таких нейробласта в одном очаге.

---

[1] На рис. 1—18 приняты следующие условные сокращения:

ан$_1$ — большой внутренний пучок чувствующих волокон антеннального нерва;
ан$_2$ — малый внутренний пучок;
дег — дегенерирующие ассоциативные нейроны обонятельной доли;
мгк — материнская ганглиозная клетка;
нб$_1$ — одиночный нейробласт;
нб$_2$ — большой нейробласт очага в дейтоцеребруме медоносной пчелы;
нб$_3$ — обычный нейробласт очага;
нк$_1$, *нк*$_2$ — нервные клетки дейтоцеребрума мучного хрущака;
од — обонятельная доля;
ог — обонятельная гломерула;
ог$_1$, *ог*$_2$, *ог*$_3$ — последовательные этапы распада обонятельных гломерул;
1, *2* — группа ассоциативных клеток обонятельной доли мучного хрущака.

Штрих около каждой микрофотографии равен 50 микронам.

Деятельность нейробластов очага размножения нервных клеток обонятельного центра значительно слабее, например, деятельности нейробластов очагов размножения в грибовидных телах. Хотя у однодневной личинки дейтоцеребральный очаг состоит из большего числа нейробластов, чем зачаток каждого глобулуса грибовидного тела, он никогда не достигает таких размеров, как очаги в последнем, а число нервных клеток в дейтоцеребруме оказывается меньшим, чем в каждом из глобулусов грибовидного тела.

Таким образом, в очаге размножения нервных клеток обонятельного центра встречаются клетки трех величин, которым соответствуют митозы трех размеров. Однако в генетическом отношении здесь, как и везде, удается выделить только две группы клеток — нейробласты и материнские ганглиозные клетки. Среди первых выдифференцировывается большой нейробласт, который делится только неравным способом, тогда как обычные нейробласты делятся как равномерно, так и неравномерно. Зоны увеличения числа нейробластов и зоны образования материнских ганглиозных клеток здесь выделить, как в скоплениях нейробластов зрительных долей, не удается.

За счет деятельности очага размножения образуется самая большая группа клеток обонятельной доли, которая у имаго лежит сбоку от ее нейропиля (рис. 9, ×). Волокна клеток этой группы входят широким пучком в нейропиль центра в том самом месте, которое всегда бывает свободным от обонятельных гломерул. За счет деятельности одиночных нейробластов происходит формирование многочисленных групп клеток, окружающих почти со всех сторон обонятельную долю взрослой пчелы.

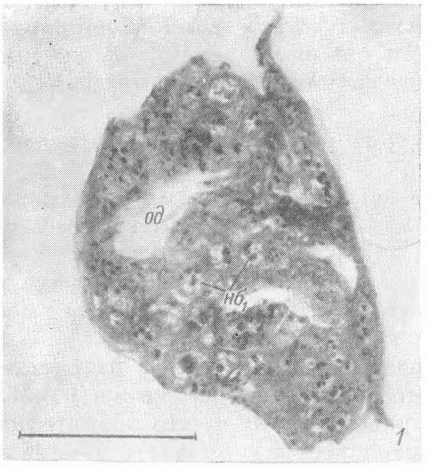
Формирование имагинальной структуры нейропиля обонятельной доли. У новорожденной личинки дейтоцеребрум расположен несколько выше пищевода и имеет вид сосочка, который как бы сидит на окологлоточной коннективе и направлен своей вершиной вперед и в стороны (рис. 1, *од*). Он настолько мал, что прослеживается лишь на одном срезе, толщиною в 5 микронов, и состоит из рыхлого сплетения волокон. Почти из вершины сосочка выходит одетый нейроглиальными клетками антеннальный нерв, который на этом этапе развития очень короток вследствие того, что мозг непосредственно граничит с основанием чрезвычайно просто устроенных антенн личинки.

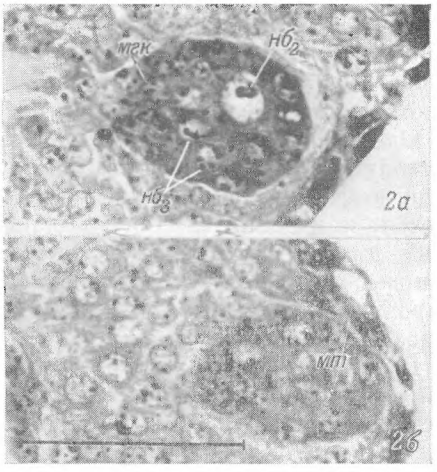
Дейтоцеребрум новорожденной личинки нельзя разделить на обонятельный и двигательный центры. Однако уже в это время вершинная часть сосочка нейропиля может рассматриваться как очень просто устроенная обонятельная доля, поскольку именно в нее входят волокна чувствующих нервных клеток личиночных антенн.

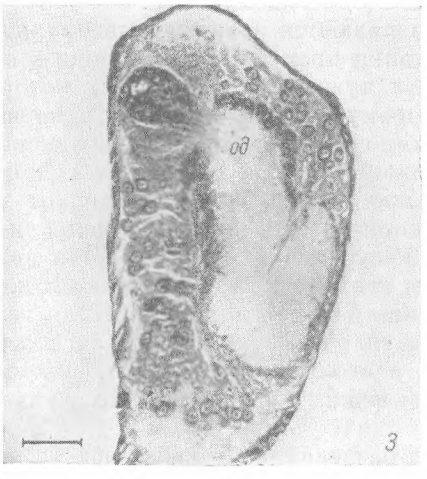
К четвертому личиночному дню происходит сильное разрастание нейропиля дейтоцеребрума, что сопровождается существенным изменением его формы. Благодаря тому, что рост нейропиля происходит преимущественно в вершинной части сосочка, последний на горизонтальных срезах перестает быть конусовидным и приобретает округлые очертания.

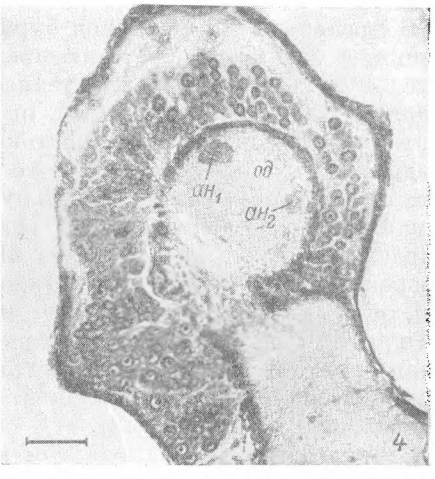
Рис. 1—6.

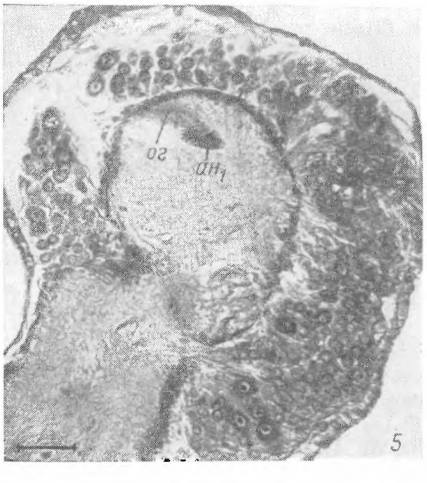
1 — горизонтальный разрез через правый дейтоцеребральный отдел мозга однодневной личинки *Apis mellifica* L.; 2а и 2б — скопление нейробластов в дейтоцеребральной части мозга личинки *A. mellifica* L.; 3 — горизонтальный разрез левой дейтоцеребральной части мозга однодневной предкуколки *A. mellifica* L.; 4 — горизонтальный разрез левой части дейтоцеребрума однодневной куколки *A. mellifica* L.; 5 — горизонтальный разрез правого дейтоцеребрального отдела мозга двухдневной куколки *A. mellifica* L.; 6 — сагиттальный разрез дейтоцеребрума двухдневной куколки *A. mellifica* L. (справа — передняя поверхность мозга).


од
нб1
1


мгк
нб2
нб3
2а
мт
2б


од
3


од
ан1
ан2
4


ог
ан1
5

ог
ог
ог
ан2
6

В это время уже довольно точно можно наметить место будущего сужения, которое у имаго отделяет обонятельную долю от остального нейропиля. Увеличение размеров обонятельной доли при сохранении той же самой формы происходит в течение личиночного периода и в первый день предкуколки (рис. 3, *од*).

Однако ко второму предкуколочному дню нейропиль доли разрастается настолько, что на горизонтальных срезах она приобретает обратногрушевидную форму (рис, 4, *од*). На сагиттальных срезах в это время наблюдается, как обонятельная доля начинает разрастаться как вверх, в сторону протоцеребральной доли, так и вниз, в область тритоцеребрума. Таким образом, в предкуколочный период начинается формирование той шаровидной формы обнятельной доли, которая столь характерна для мозга взрослого насекомого.

В течение всего куколочного периода развития характер разрастания нейропиля обонятельного центра остается таким же, но все же преобладает рост по направлению вниз. Это приводит к тому, что обонятельная доля опускается почти на уровень тритоцеребральной части мозга, которая теперь располагается не под дейтоцеребрумом, как было у новорожденной личинки, а медиальнее и лишь слегка ниже ее.

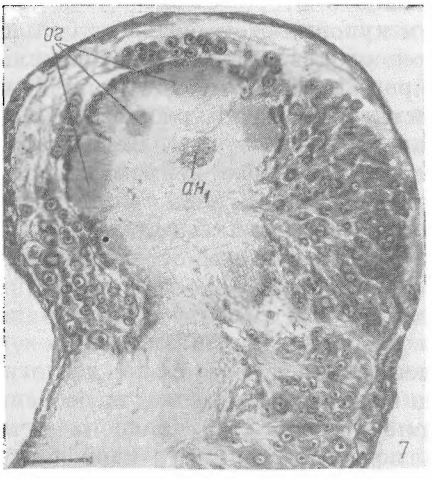
В предкуколочный период бурно развиваются зачатки имагинальных антенн, и уже ко второму дню предкуколки происходит врастание в обонятельную долю волокон антеннальных чувствующих клеток, которые входят в мозг по тому же пути, по которому входили отростки отмерших к этому времени нервных клеток личиночных антенн. У двухдневной предкуколки можно заметить уже довольно толстые тяжи этих волокон, которые проникают в обонятельную долю с нижнебоковой стороны под скоплением нейробластов. По вступлении в обонятельную долю нерв делится на две ветви. Одна из них, более мощная, поднимается вверх у переднего края доли, плотно прилегая изнутри к нейроглиальным клеткам, окружающим со всех сторон нейропиль (рис. 4, $ан_1$). Достигая верхней границы нейропиля, эта ветвь, следуя очертаниям доли, загибается назад, проходит некоторое расстояние в этом направлении и, наконец, оканчивается сплетением волокон, более нежных и более рыхло расположенных, чем в самом пучке.

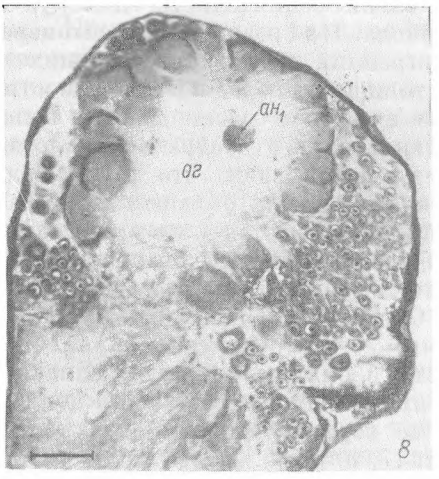
Вторая ветвь направляется от места разделения к медиальному краю доли, пересекая нейропиль последней почти по диагонали (рис. 4, $ан_2$). Достигнув медиальной поверхности волокнистого вещества, пучок поднимается несколько вверх и становится более рыхлым. Эта вторая ветвь тоньше первой и носит название малого внутреннего пучка чувствующих волокон, тогда как первая ветвь известна как большой внутренний чувствующий пучок (Jawlowski, 1948). Третьего, вентрального пучка чувствующих волокон у предкуколки заметить не удается. Он становится отчетливо виден только на второй день куколки, когда достигает уже достаточной толщины.

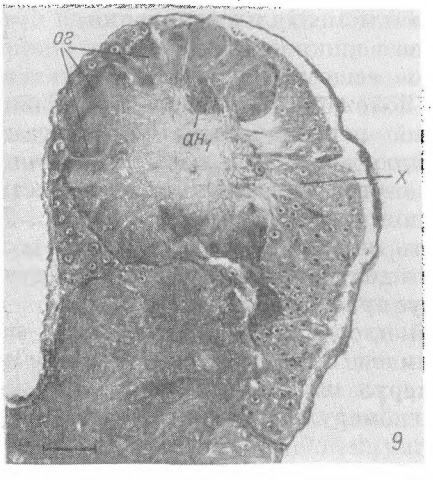
В предкуколочный период нейропиль обонятельной доли, если не считать указанных выше пучков, во всей своей массе однороден. Первое

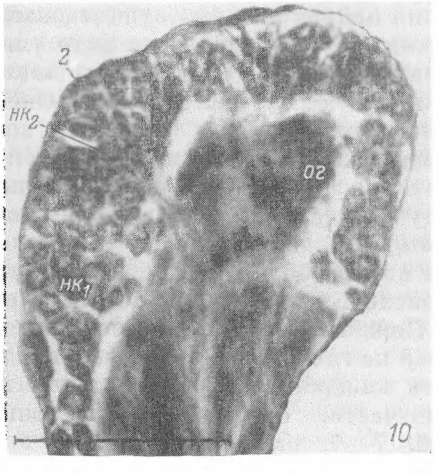
Рис. 7—12.

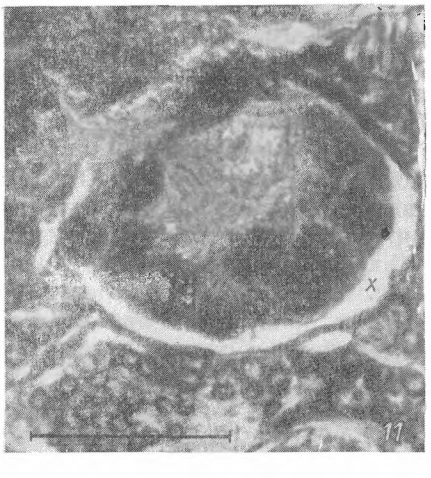
7 — горизонтальный разрез правого дейтоцеребрального отдела мозга четырехдневной куколки *Apis mellifica* L.; 8 — горизонтальный разрез правой части дейтоцеребрума семидневной куколки *A. mellifica* L.; 9 — горизонтальный разрез правого дейтоцеребрального отдела взрослой рабочей особи *A. mellifica* L.; **10** — горизонтальный разрез левого дейтоцеребрального отдела новорожденной личинки *Tenebrio molitor* L.; 11 — фронтальный разрез обонятельной доли взрослой личинки *T. molitor* L. (соответствующая доле антенна удалена за 18 суток до фиксации); 12 — то же (неоперированная сторона).

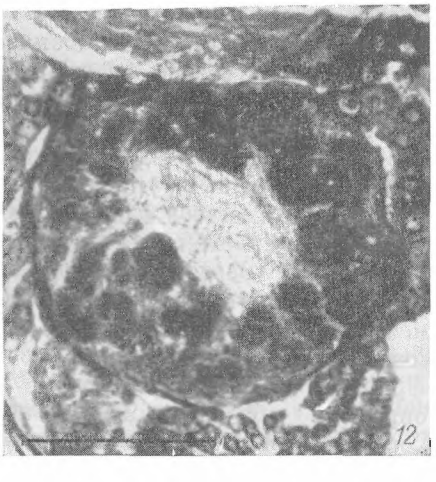

ог
$ан_1$
7


$ан_1$
ог
8


ог
$ан_1$
х
9


2
$нк_2$
ог
$нк_1$
10


х
11


12

появление обонятельных гломерул относится к второму дню куколочного периода. На срезах через дейтоцеребрум куколки этого возраста большой внутренний пучок чувствующих волокон оказывается уже несколько отстоящим от передней поверхности нейропиля обонятельной доли. Между нею и пучком располагается волокнистое вещество, красящееся значительно сильнее центральной части доли (рис. 5, $ан_1$, *ог*). Сагиттальные срезы показывают, что такая полоска уплотненного нейропиля сопровождает спереди большой пучок на всем его протяжении. Уплотненный нейропиль имеется в это время и в нижнезадней части обонятельной доли, где он оказывается связанным с вентральным пучком чувствующих волокон (рис, 6, $ан_1$, $ан_2$, *ог*).

С этого момента образование гломерул идет неослабевающими темпами. У четырехдневной куколки они рассеяны почти по всей поверхности обонятельной доли, однако более сильного развития достигают по нижнезадней поверхности доли (зона вентрального пучка) и, особенно, по ее верхнепередней поверхности (зона большого внутреннего пучка; рис. 7, $ан_1$, *ог*). Более слабо развиты гломерулы по внутренней поверхности доли в зоне малого внутреннего пучка.

Гломерулы в обонятельной доле пчелы возникают не вследствие уплотнения нейропиля, уже существовавшего к моменту их появления, а путем нарастания с поверхности доли участков волокнистого вещества, с самого начала более плотного, чем волокнистое вещество центра обонятельной доли. Убеждает нас в этом изменение положения большого внутреннего пучка чувствующих волокон, который первоначально располагается поверхностно по отношению к нейропилю доли, а в конце куколочного развития оказывается расположенным внутри ее волокнистого вещества, будучи отделенным от поверхности рядом гломерул (рис. 4—6; рис. 7—9, $ан_1$). Поскольку трудно предположить миграцию пучка нервных волокон внутри обонятельной доли, остается допустить, что спереди от пучка происходит нарастание нового гломерулярного нейропиля.

Первоначально поверхностный слой плотного нейропиля слабо разделен на гломерулы. В дальнейшем путем еще большего уплотнения нейропиля каждая из первоначальных гломерул может делиться на две или три части, образуя обонятельные гломерулы окончательного вида (рис. 7—9, *ог*).

РАЗВИТИЕ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ЦЕНТРА МУЧНОГО ХРУЩАКА

Гломерулярное строение обонятельной доли имеет место уже у новорожденной личинки (рис. 10, *ог*). Как и у взрослого насекомого, гломерулы расположены большей частью по периферии доли, но по размерам они значительно уступают гломерулам имаго. Клетки, окружающие волокнистое вещество доли, делятся на две группы. Волокна клеток, составляющих каждую из этих групп, объединяются в пучок и проникают в нейропиль доли все вместе в одном определенном пункте. Одно место вхождения отростков клеток находится на передненижней поверхности доли, другое — на ее верхнелатеральной поверхности. В силу того, что изображенный на рис. 10 срез проведен косо, на нем удается видеть одновременно оба втекания волокон (*1*, *2*). При правильной ориентировке срезов ни на одном из них, проведенном либо в горизонтальной, либо во фронтальной, либо, наконец, в сагиттальной плоскости, получить одновременно оба втекания волокон не удается.

Состав обеих групп клеток сходен. По периферии расположены более крупные клетки ($нк_1$). Их ядро шаровидно и имеет диаметр порядка 5—6 микронов. В ядре довольно много хроматина. Ядрышко среди глыбок последнего обнаружить не удается.

В центре группы — клетки меньшего размера, имеют эллипсоидальное ядро и темнее красящуюся плазму ($нк_2$). Наконец, между мелкими клетками и оболочкой мозга расположен крупный нейробласт, который, по-видимому, и дал начало всем клеткам соответствующей группы.

Кроме отростков двух упомянутых групп клеток, в обонятельную долю входят волокна антеннального нерва, обонятельного тяжа и дейтоцеребральной комиссуры.

В течение личиночного периода происходит сильное разрастание обонятельной доли, ее гломерулы становятся значительно более крупными, а число клеток возрастает (рис. 12). Однако, как и в самом начале постэмбрионального развития, нервные клетки обонятельной доли взрослой личинки остаются собранными в две уже упоминавшиеся группы. Состав групп клеток также остается прежним. Именно, в центре каждой из них расположен нейробласт, окруженный большим числом мелких, бедных плазмой клеток с шаровидным ядром, хроматин в котором расположен постенно. На периферии каждой группы находятся более крупные клетки с более обильной плазмой. Ядра периферических клеток по своим размерам превосходят ядра клеток, расположенных более центрально. В ядрах периферических клеток хроматин расположен также постенно.

В течение начальных этапов предкуколочного периода развития структура обонятельной доли остается неизменной. Первые следы разрушения личиночных обонятельных гломерул появляются у предкуколки, в сложных глазах которой уже насчитывается 2—3 ряда пигментированных омматидиев. В это время структура волокнистого вещества каждой гломерулы становится более грубой. Если у взрослой личинки нейропиль гломерулы выглядит чрезвычайно однородным, то у предкуколки с 2—3 рядами пигментированных омматидиев в гломерулах появляются сильно красящиеся точки, которые увеличиваются в числе, растут и сливаются друг с другом. На стадии четырех рядов пигментированных омматидиев можно наблюдать все переходы от только что начавшей дегенерировать гломерулы до почти исчезнувшей (рис. 13, $ог_1$, $ог_2$, $ог_3$). Гломерулы, находящиеся на поздних ступенях распада, состоят из крупных, сильно красящих шариков, которые вслед за этим постепенно уменьшаются в числе и исчезают (рис. 15, $ог_3$). Описанный процесс длится в течение первых шести дней, т. е. почти половину куколочного периода развития. Во время распада гломерул происходит общее сокращение размеров обонятельной доли.

Шестидневная куколка уже не имеет и следа личиночных гломерул в обонятельной доле. Нейропиль последней гомогенен и красится очень светло (рис. 16). Размеры доли в это время снова начинают расти. У семидневной куколки впервые происходит закладка имагинальных обонятельных гломерул, которые возникают как в краевой зоне нейропиля доли, так и в ее центральных частях, первоначально в виде слабо уплотненных участков волокнистого вещества (рис. 17, *ог*). Следовательно, у мучного хрущака образование гломерул протекает иначе, чем у пчелы: не путем нарастания новых участков нейропиля, а за счет уплотнения уже имеющегося волокнистого вещества. В дальнейшем, как и у пчелы, происходит дифференциация отдельных полей уплотненного нейропиля на дефинитивные гломерулы (рис. 18).

Одновременно с исчезновением личиночных гломерул наблюдаются значительные изменения в клеточном слое обонятельного центра. С одной стороны, мелкие клетки, находившиеся у взрослой личинки в центре каждой из двух упоминавшихся групп клеток, заметно вырастают, сравниваются по величине с клетками, расположенными на периферии групп, и значительно обогащаются плазмой. У куколки их уже нельзя отличить от остальных клеток дейтоцеребрума (рис. 16, $нк_2$).

С другой стороны, в периферическом слое обеих групп появляются клетки, плазма которых уплотнена, красится сильнее плазмы соседних клеток, а содержимое ядер слилось в одну каплю. На серии срезов можно подобрать целый ряд переходов от совершенно нормальной клетки до такой, которая целиком превратилась в очень сильно красящийся шарик (рис. 14, *дег*). Впервые дегенерирующие клетки появляются у предкуколки с 2—3 рядами пигментированных омматидиев. В наибольшем количестве они встречаются у предкуколки перед самой линькой ее на куколку и далее в первые часы куколочного периода.

Наблюдаемые одновременно распад личиночных гломерул и дегенерация тел клеток, расположенных по периферии обеих групп нейронов, являются двумя сторонами единого процесса смены личиночных нервных клеток и соответствующих им структур нейропиля имагинальными образованиями. Такая смена структур, сопровождаемая дегенерацией нервных клеток, по-видимому, всегда имеет место в тех случаях, когда происходит дифференциация обонятельных гломерул еще в мозге личинки, что наблюдается, например, у большинства жуков.

Поскольку описанные выше процессы разыгрываются в дейтоцеребруме уже после исчезновения личиночной антенны и после образования антенны имагинальной, возникает вопрос: не является ли распад части ассоциативных клеток дейтоцеребрума и соответствующих им обонятельных гломерул следствием дегенерации чувствительных клеток личиночных антенн, или же все это обусловлено более глубокими причинами?

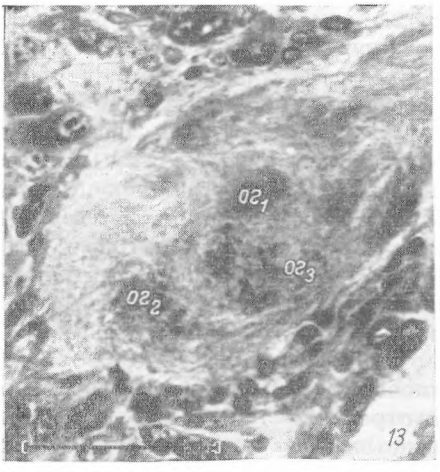
Мне казалось, что ответ на этот вопрос могут дать результаты небольшой операции удаления антенн у взрослой личинки мучного хрущака. Эта операция была проведена (удалялись целиком правые антенны) на ряде личинок, которые далее были зафиксированы на 18-е сутки после удаления антенн. Оказалось, что обонятельная доля оперированной стороны сохраняет гломерулярное строение. Размеры доли, однако, сильно сокращаются. Так, например, у семи подопытных личинок объем обонятельной доли оперированной стороны составил в среднем лишь 63% от объема соответствующей нормальной доли. Контрольные изменения у двух нормальных личинок показали превышение объема одной из долей над объемом другой всего лишь на 10%. Последнее, по-видимому, скорее объясняется не асимметрией мозга, а тем, что на фронтальных срезах, служивших для измерений, трудно провести точную границу между обонятельной долей и остальным мозгом.

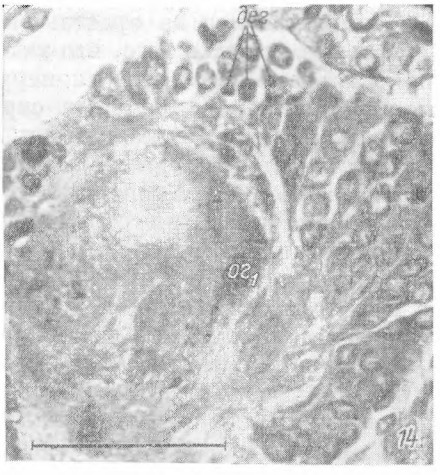
Вследствие сокращения объема нейропиля последний отстает от окружающих его клеток, и между ним и клетками образуется полость (рис. 11, ×). Изменений в клеточном слое дейтоцеребрума при этом не наблюдается.

Приведенные результаты хорошо согласуются с данными Тичака (Titschack, 1928), показавшего, что вслед за удалением антенны у постельного клопа происходит общее сокращение соответствующего дейтоцеребрального отдела мозга; они согласуются и с данными Пфлугфельдера (Pflugfelder, 1936—1937), получившего сходный результат в опытах с некоторыми другими клопами.

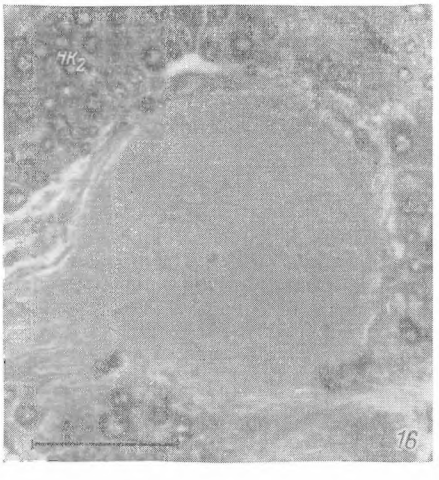
Рис. 13—18.

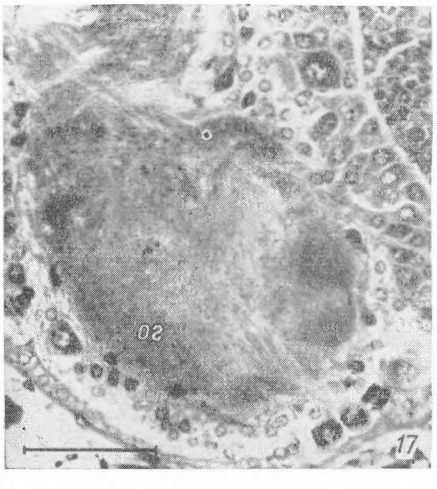
13 — фронтальный разрез обонятельной доли предкуколки *T. molitor* L. с четырьмя рядами пигментированных омматидиев; 14 — горизонтальный разрез обонятельной доли предкуколки *T. molitor* L. с четырьмя рядами пигментированных омматидиев (этап несколько более поздний, чем изображенный на рис. 13); 15 — фронтальный разрез обонятельной доли двухдневной куколки *T. molitor* L.; 16 — фронтальный разрез обонятельной доли шестидневной куколки *T. molitor* L.; 17 — обонятельная доля девятидневной куколки *T. molitor* L.; 18 — фронтальный разрез обонятельной доли имаго *T. molitor* L.

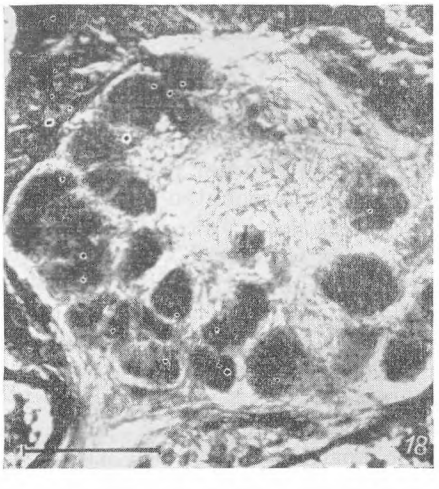

$O2_1$
$O2_3$
$O2_2$
13


$\partial O2$
$O2_1$
14

$O2_3$
15


$ЯК_2$
16


$O2$
17


18

У мучного хрущака не удается непосредвенно наблюдать образование гломерул вслед за врастаним в долю антеннального нерва имаго, не удается наблюдать того, что так отчетливо видно у медоносной пчелы. Однако и здесь появление гломерул определяется внедрением в обонятельную долю проксимальных отростков чувствующих клеток складывающихся имагинальных антенн. В этом убеждают нас результаты удаления антенн у молодых куколок, в обонятельных долях которых нейропиль еще гомогенен. У оперированных таким образом куколок происходит задержка развития структуры обонятельного центра. Выходящие из оперированных куколок взрослые жуки имеют обонятельные доли, построенные из однородного нейропиля. Плотность волокнистого вещества при этом бывает такой же, какая наблюдается в гломерулах соответствующих нормальных долей. Размеры долей, соответствующих удаленным антеннам, меньше размеров нормальных долей.

Таким образом, в процессе возникновения гломерул формообразующая роль принадлежит проксимальным отросткам чувствующих нервных клеток антенн, вокруг конечных разветвлений которых появляются гломерулы. Если тем или иным путем воспрепятствовать проникновению в мозг отростков чувствующих антеннальных клеток, то гломерулы в мозге не образуются.

Дендриты ассоциативных нейронов дейтоцеребрума способны сохранить гломерулярную структуру нейропиля обонятельной доли в случае дегенерации связанных с ними проксимальных отростков чувствующих клеток. Однако самостоятельно гломерулярной структуры они создать не могут.

ЛИТЕРАТУРА

Панов А. А. 1957. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. Энтом. обозр., XXXVI, 2 : 269—284.

Jawlowski H. 1948. Studies on the insect brain. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Lublin (c), 3 : 1—37.

Titschack E. 1928. Der Fühlernerv der Bettwanze, Cimex lectularius L., und sein zentrales Endgebiet. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool., 45 : 437—462.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР, Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

Wie bei den erwachsenen Insekten, ist der Entwicklungsgrad des Riechzentrums während der preimaginalen Zeit sehr verschieden. Die Riechlappen der von mir untersuchten neugeborenen Polyneopteren (*Blattella germanica* L., *Ameles taurica* Jak., *Metrioptera sepium* Jers., *Gryllus domesticus* L., *Calliptamus italicus* L., *Dixippus morosus* Brunn.) sind aus dem glomerulösen Neuropilem gebaut. Solche Struktur der Fasersubstanz ist wahrscheinlich damit verbunden, dass schon die neugeborenen Individuen der obengenannten Insekten gut entwickelte Antennen besitzen, deren Flagellum aus mehreren Gliedern besteht. Die Postembryonalentwicklung des Riechzentrums der untersuchten Polyneopteren führt hauptsächlich zur Wucherung der Lappen zurück.

Die postembryonale Entwicklung der Riechlappen von Ephemeropteren (*Ephemera vulgata* L., *Heptagenia fuscogrisea* Retz.) beschränkt sich auch auf die Wucherung des Neuropilems ohne Veränderung seiner Struktur.

Unter den Oligoneopteren entstehen die Riechglomerulen während der Individualentwicklung einmal oder zweimal. Im ersten Falle (*Apis mellifica* L.) haben die larvalen Riechlappen keine Glomerulen. Die letzteren entstehen im Laufe der Puppenzeit, nähmlich neben den zu dieser Zeit in die Lobe einwachsenden Fasern des imaginalen antennalen Nerv. Die Riechglomerulen entwickeln sich vollständig nur bei den Imagines.

Im zweiten Falle (*Tenebrio molitor* L.) sind die Riechglomerulen schon bei der neugeborenen Larve vorhanden und bei der erwachsenen Larve in bedeutendem Grade entwickelt. Während der Vorpuppenperiode degenerieren gleichzeitig alle Riechglomerulen und einige Neuronen des Deutocerebrums. Imaginale Glomerulen entstehen in Laufe der zweite Hälfte der Puppenzeit.

Die Entfernung der Antennen bei den erwachsenen Larven und bei den jungen Puppen von *Tenebrio molitor* L. zeigt, dass in den Entstehungsvorgängen der Riechglomerulen die formbildende Rolle den zentripetalen Fortsätzen der antennalen sensorischen Zellen gehört. Dendriten der deutocerebralen Neuronen allein sind nicht imstande die Riechglomerulen zu bilden. Sie sind doch imstande glomerulöse Struktur zu erhalten, wenn die antennalen Sinnesorgane im Experiment entfernt wurden.