

УДК 595.727: 591.481.42

СООТНОШЕНИЕ МОРФОГЕНЕЗА ЦЕНТРОВ МОЗГА С ЭМБРИОНАЛЬНЫМИ ЛИНЬКАМИ У САРАНЧИ *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

С.Ю. Чайка¹, В.Н. Широков²

Изучение эмбриогенеза саранчи перелетной (*Locusta migratoria*) позволило установить корреляции морфогенеза чувствующих и ассоциативных центров мозга с эмбриональными линьками. У эмбрионов, покрытых I эмбриональной кутикулой, в надглоточном ганглии отсутствуют оформленные нейропильные центры, за исключением комиссур, которые войдут составной частью в центральный комплекс. У эмбрионов, покрытых II эмбриональной кутикулой, имеются формирующиеся оптические доли и грибовидные тела в виде чашечек и стебельков. У эмбрионов со сформированной III эмбриональной кутикулой, помимо рассмотренных выше структур, в оптических долях имеются дифференцированные ламина, медулла и лобула. В центральном комплексе сформированы протоцеребральный мост и центральное тело, состоящее из двух структур – эллипсоидного и веерообразного тел. Сравнение хода эмбриогенеза центров мозга насекомых с неполным (Hemimetabola) и полным (Holometabola) превращением указывает на то, что у большинства изученных насекомых с полным превращением происходит смещение ограниченных II и III кутикулярными линьками этапов индивидуального развития центров мозга на разные стадии постэмбрионального развития.

Ключевые слова: саранча перелетная, *Locusta migratoria*, центры мозга, морфогенез, эмбриональные линьки.

В процессе эмбрионального развития насекомых происходит смена кутикулярного покрова зародыша. Смена эмбрионом кутикулы теоретически может свидетельствовать о прохождении им онтогенетических стадий, которые у предков вели свободное существование, но в результате эмбрионизации приобрели статус этапов эмбрионального развития (Чайка, 2013). Следовательно, о степени эмбрионизации стадий развития конкретного вида или групп насекомых можно судить не только по конечным результатам эмбриогенеза, т.е. по оценке морфологии вышедшей из яйца личинки, но и по числу формирующихся в течение эмбриогенеза кутикул.

Обычно ход эмбриогенеза изучается регистрацией формирования важнейших структур и органов с указанием времени их появления с начала эмбрионального развития без учета эмбриональных линек (Bentley et al., 1979). Однако временная шкала эмбрионального развития различается у разных видов и групп насекомых. Поэтому возникла необходимость в поиске и обосновании иного маркера этапов эмбриогенеза насекомых для его

использования при проведении сравнительных исследований.

Нервная система у представителей семейства Acrididae изучается на протяжении длительного времени. Модельными объектами для многочисленных исследований служат перелетная саранча *Locusta migratoria* и пустынная саранча *Schistocerca gregaria*. У имаго этих видов подробно изучен тритоцеребрум надглоточного ганглия (Aubele, Klemm, 1977), подглоточный ганглий (Tyter, Gregory, 1982), центральный комплекс протоцеребрума (Heinze, Homberg, 2008). У *S. gregaria* изучено постэмбриональное развитие оптических долей (Anderson, 1978a, 1978b). Имеются некоторые данные по развитию мозга во время эмбриогенеза: у *S. gregaria* изучено формирование центрального комплекса (Williams, Boyan, 2008) и особенности очагов размножения клеток в мозге (Boyan et al., 1995). Однако отсутствуют обобщающие работы, посвященные формированию в эмбриогенезе всех центров мозга.

Цель настоящей работы – изучение морфогенеза мозга саранчи *Locusta migratoria*, в осо-

¹ Чайка Станислав Юрьевич – профессор кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (biochaika@mail.ru); ² Широков Валерий Николаевич – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (shirokovvn@gmail.com).

бенности его чувствующих и ассоциативных центров, в связи с периодизацией индивидуального развития данного вида. При этом признаком-маркером этапов индивидуального развития служат линьки, сопровождающиеся процессами сбрасывания старой кутикулы и формирования новой. Таким образом, общепризнанный принцип выделения стадий и возрастов насекомых при их постэмбриональном развитии, базирующийся на линьках покрова, перенесен и на эмбриональную стадию.

Материал и методы

Исследование проведено на саранче перелетной (*Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758), Orthoptera, Acrididae) из лабораторной культуры Московского зоопарка. Пластиковые контейнеры с кубышками саранчи содержали в термостате при температуре 37 °C до вылупления личинок. Для проведения светооптического исследования насекомых фиксировали в ФСУ (формалин, этиловый спирт, уксусная кислота). Для изготовления полутонких срезов материал после обезвоживания заключали в аралдит и готовили срезы на пирамитоме толщиной 3–5 мкм. Полученные срезы окрашивали толуидиновым синим. Просмотр и фотографирование срезов осуществляли с помощью микроскопа «Микромед 3 Proffesional» и видеоокуляра «TourCam 5.1 MP». Для проведения трансмиссионной электронной микроскопии материал фиксировали в 2,5%-м растворе глутарового альдегида на какодилатном буфере в течение двух часов, а после промывки в том же буфере материал дополнительно фиксировали в 1%-м растворе оксида осмия также в течение двух часов. После обезвоживания материал, помещенный в насыщенный раствор уранилацетата в 70%-м спирте, хранили в течение 12–16 ч в холодильнике. Затем проводили окончательное обезвоживание материала в спиртах и ацетоне и заключали его в эпон. Срезы окрашивали по методу Рейнольдса и исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе «JEM-1011» с цифровой камерой «Gatan ES500W».

Результаты

Как показано в предыдущих исследованиях, в процессе эмбрионального развития саранчи формируются три кутикулы покрова собственно эмбриона (Lagueux et al., 1979; Chaika, Orlova, 2009; Чайка, 2013). Тонкую кутикулу, выделяемую приблизительно на 3-й день эмбрионального развития клетками серозной оболочки, мы при анализе

числа эмбриональных кутикул не учитывали, поскольку эта кутикула секретируется не гиподермальными клетками эмбриона, а внезародышевой эктодермой.

По истечении приблизительно 3,5 суток эмбрионального развития I эмбриональная кутикула секретируется клетками гиподермы эмбриона и сохраняется в течение 5,5 суток эмбриогенеза. Эта кутикула однослойная, представлена кутикулиновым слоем эпикуткулы и лишена кутикулярных сенсорных образований. Формирование II эмбриональной кутикулы начинается по истечении 5,5 суток эмбрионального развития, и до конца 8-х суток эмбриогенеза она является составной частью покрова эмбриона. В конце этого периода II эмбриональная кутикула отслаивается от гиподермы. В таком виде она сохраняется не только в течение всего срока формирования III эмбриональной кутикулы, но и некоторое время после выхода личинки из яйца. II эмбриональная кутикула состоит из двухслойной эпикуткулы и прокутикулы. На ней также отсутствуют кутикулярные отделы сенсилл. В процессе следующей линьки формируется III эмбриональная кутикула, являющаяся кутикулой покрова нимфы I возраста. В отличие от двух предыдущих кутикул она несет кутикулярные отделы сенсорных органов.

Как соотносится эмбриональное развитие головных ганглиев с линьками эмбриона? Нами показано, что на 3–4-е сутки эмбрионального развития саранчи *L. migratoria*, т.е. когда эмбрион покрыт I эмбриональной кутикулой, его нервная система уже состоит из отдельных ганглиев. Ширина надглоточного ганглия достигает 300 мкм. Он состоит из двух половин, имеющих грушевидную форму (рис. 1, а). Оболочка ганглия представлена тонкой нейрилеммой, под которой расположены удлиненные клетки перинейриума. Длина ядер клеток перинейриума достигает в среднем 13,1 мкм. Перинейриум формирует тонкий слой цитоплазмы клеток, поскольку ядра клеток редко расположены. Клеточный состав ганглия представлен крупными нейробластами диаметром 14,5–20,3 мкм (диаметр их ядер достигает 14,2 мкм), материнскими ганглионарными клетками диаметром в среднем 15,9 мкм (диаметр ядер составляет в среднем 10,9 мкм) и нейронами диаметром 11 мкм (диаметр ядер достигает 10 мкм). Среди нейронов есть и крупные клетки диаметром 19–20 мкм, диаметр ядер которых достигает 16–17 мкм. В надглоточном ганглии имеется формирующийся нейропиль, но какие-либо заметные нейропильные структуры отсутствуют,

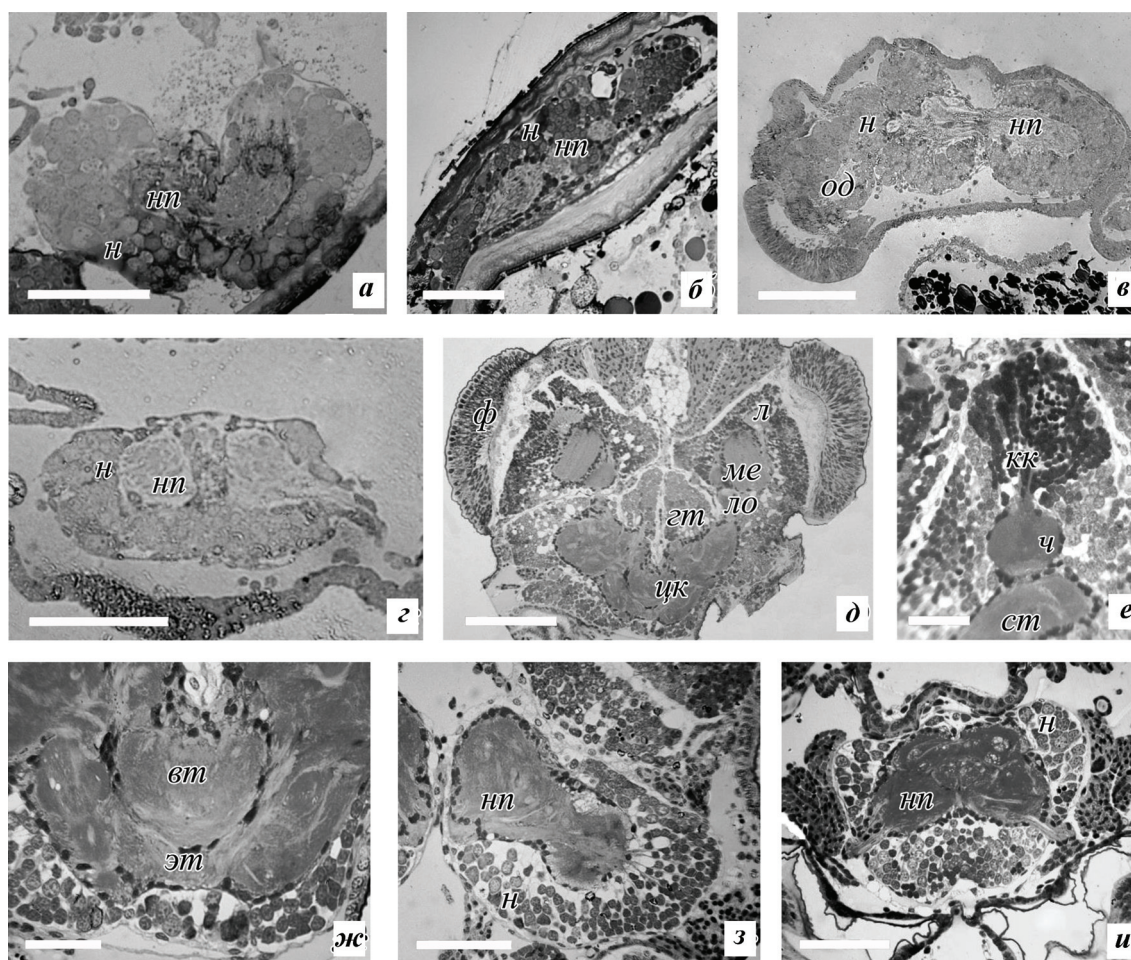


Рис. 1. Строение головных ганглиев у эмбрионов *Locusta migratoria*: а – надглоточный ганглий 3–4-дневного эмбриона, б – подглоточный ганглий 3–4-дневного эмбриона (продольный срез), в – надглоточный ганглий 5–6-дневного эмбриона, г – подглоточный ганглий 5–6-дневного эмбриона, д – надглоточный ганглий 8–9-дневного эмбриона, е – грибовидное тело 8–9-дневного эмбриона, ж – центральный комплекс 8–9-дневного эмбриона, з – дейтоцеребрум 8–9-дневного эмбриона, и – подглоточный ганглий 8–9-дневного эмбриона. Обозначения: вт – веерообразное тело, гт – грибовидное тело, кк – клетки Кеньона, л – ламина, ло – лобула, ме – медулла, н – нейроны, нп – нейропил, од – оптические доли, ст – стебелек грибовидного тела, ф – фасетки формирующегося сложного глаза, цк – центральный комплекс, ч – чашечка грибовидного тела, эт – эллипсоидное тело. Масштабная линейка, мкм: а, б, г, з, и – 100 мкм; в, д – 200 мкм; е, ж – 50 мкм

в том числе грибовидные тела и оптические доли. Центральное тело представлено простым пучком нервных волокон, которые формируют комиссуру.

Подглоточный ганглий также покрыт оболочкой, состоящей из нейрилеммы и перинейриума, под которым расположены нейроны коры ганглия. Подглоточный ганглий образован тремя слившимися нейромерами (рис. 1, б), нейропил которых представлен отдельными скоплениями нервных волокон. Вокруг нейропиля расположены глиальные клетки, отличающиеся сильнее окрашенными удлиненными ядрами. Состав нейронов не отличается от такового надглоточного ганглия. Имеются делящиеся отдельные нейробласты, материнские ганглионарные клетки и нейроны.

У эмбриона на 5–6-е сутки развития, т.е. когда он покрыт II эмбриональной кутикулой, ширина

надглоточного ганглия достигает 730 мкм. В этот период активно формируются оптические доли, расположенные по бокам от центральной части протоцеребрума (рис. 1, в). Центральный комплекс значительно увеличивается в размерах, но в нем еще нельзя различить отделы. Формируются грибовидные тела, обнаруживаемые по их чашечкам и стебелькам. В надглоточном ганглии отчетливо выражены нейробласты диаметром в среднем 22 мкм (диаметр отдельных нейробластов достигает 36 мкм). Диаметр нейронов надглоточного ганглия достигает 11,6 мкм, а диаметр их ядер – 8,0 мкм. Ширина подглоточного ганглия увеличивается до 264 мкм (рис. 1, г).

На 8–9-й день развития эмбрионов саранчи они покрыты отслоившейся II эмбриональной кутикулой и сформированной новой – III эмбриональной

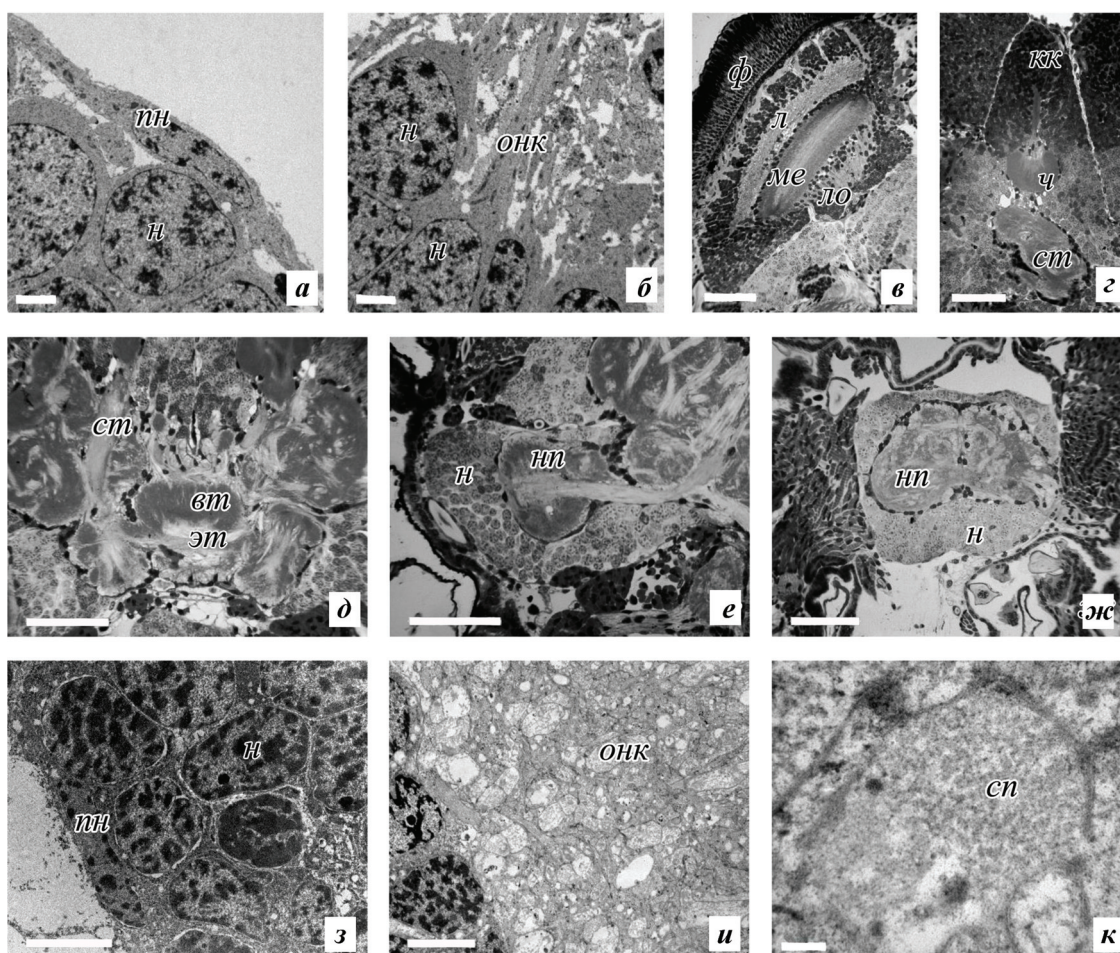


Рис. 2. Строение головных ганглиев у эмбрионов и личинки 1-го возраста *Locusta migratoria*: а – участок перинеиума надглоточного ганглия 8–9-дневного эмбриона, б – участок нейропиля оптических долей 8–9-дневного эмбриона, в – оптические доли личинки 1-го возраста, г – грибовидное тело личинки 1-го возраста, д – центральный комплекс личинки 1-го возраста, е – дейтоцеребрум личинки 1-го возраста, ж – подглоточный ганглий личинки 1-го возраста, з – участок коры надглоточного ганглия личинки 1-го возраста, и – участок нейропиля оптических долей личинки 1-го возраста. Обозначения: онк – отростки нервных клеток, nn – перинеиум, сп – синаптические пузырьки. Остальные обозначения см. на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: а, б – 2 мкм; в, г, д, е, ж – 100 мкм, з, и – 5 мкм; к – 0,2 мкм

кутикулой. Изучение мозга светооптическими и электронно-микроскопическими методами показало, что на этом этапе эмбрионального развития надглоточный ганглий имеет оболочку из полностью сформированного перинеиума (рис. 2, а). Его толщина в среднем составляет 0,7 мкм, а на уровне расположения ядер – 2,3 мкм, достигая в отдельных местах 2,9 мкм. Длина удлинённых ядер клеток перинеиума достигает 13 мкм. В отличие от предыдущих этапов эмбрионального развития ядра клеток перинеиума расположены более плотно. Однако формирование нейрилеммы еще продолжается. Она обнаруживается в виде тонкого слоя толщиной 0,10–0,15 мкм, местами едва различимого. На этом этапе эмбриогенеза ширина надглоточного ганглия составляет 740 мкм. Значительного развития достигают

основные центры головного мозга, в том числе и оптические ганглии (рис. 1, д). Различимы нейропили ламины, медуллы и лобулы. Несмотря на наличие развитых омматидиев сложных глаз, основание которых выстлано базальной мембраной, нейропиль оптических долей имеет рыхлое расположение клеточных отростков (рис. 2, б), что свидетельствует о продолжающемся активном росте этого отдела мозга. Выделяются также структуры центрального комплекса, где хорошо различимы протоцеребральный мост и центральное тело. Последнее состоит из эллипсоидного и веерообразного тел (рис. 1, ж). Чашечки и стебельки грибовидных тел еще имеют простое строение (рис. 1, е).

В протоцеребруме наряду с нейронами диаметром 6,6 мкм имеются немногочисленные нейро-

бласты диаметром в среднем 19,7 мкм и материнские ганглионарные клетки диаметром в среднем 13,2 мкм. Диаметр ядер нейронов составляет около 5,6 мкм. Для ядер нейронов характерна глыбчатая структура хроматина.

В дейтоцеребруме гломерулы явно не выражены (рис. 1, з). Это обусловлено прежде всего тем, что в антеннальных долях саранчи *L. migratoria* формируется около 1 тыс. гломерул небольшого размера, что затрудняет их индивидуальную идентификацию, следовательно и подсчет их числа даже у имаго.

Структуры нейропиля окружены глиальными клетками, лежащими более плотно, чем клетки перинейриума и выделяющимися интенсивной темной окраской при использовании толуидинового синего. В целом нейропилльные структуры уже на этом этапе характеризуются высокой степенью дифференцировки и сложности.

В подглоточном ганглии (рис. 1, и) имеются все три типа нейральных клеток: нейробласты, материнские ганглионарные клетки и дифференцированные нейроны. Ширина ганглия достигает 314 мкм. Нейропиль приобрел компактность. Помимо подглоточного ганглия выявляются парные ганглии вегетативной нервной системы, контактирующие с подглоточным ганглием.

У личинки I возраста все центры мозга сформированы. Ширина надглоточного ганглия достигает 740 мкм. Зрительные ганглии содержат собственные нейроны и отростки нейронов (рис. 2, в, з, и). Для нейронов зрительных ганглиев характерно наличие крупного ядра (до 8,7 мкм) и тонкого слоя цитоплазмы (рис. 2, з). Строение грибовидных тел остается таким же, как у эмбрионов на 8–9-е сутки (рис. 2, г). Нейропиль дейтоцеребрума по-прежнему не имеет выраженного гломерулярного строения (рис. 2, е). В центральном комплексе сформированы нейропилльные столбики протоцеребрального моста и центрального тела (рис. 2, д). Ширина подглоточного ганглия достигает 392 мкм (рис. 2, ж).

Продолжается увеличение числа клеток оптических долей в результате митотических делений нейробластов и ганглионарных материнских клеток. Нейропиль во всех его отделах представлен плотно расположенными отростками нервных клеток (рис. 2, и). Диаметр нервных волокон варьирует от 0,4 до 2,4 мкм. В нервных волокнах расположены микроволокна, микротрубочки, небольшие пузырьки. В некоторых волокнах имеются округлые электронно-плотные включения диаметром до 0,15 мкм. В нейропиле обнаруживаются сформированные синапсы (рис. 2, к).

Обсуждение результатов

Наличие у саранчи *L. migratoria* трех эмбриональных кутикул соответствует данным по числу этих кутикул у других исследованных видов насекомых с неполным превращением (Hemimetabola). В частности, три эмбриональные кутикулы выявлены у видов из отрядов поденок, стрекоз, веснянок, прямокрылых, таракановых, уховерток и клопов (Чайка, 2013).

У насекомых с прямым развитием (Ametabola) – *Ctenolepisma longicaudata* Esch. (Truman, Riddiford, 2002) и *Thermobia domestica* (Packard) (Конюрова, Zrzavý, 2005) – выявлены две эмбриональные кутикулы, а у насекомых с полным превращением (Holometabola) – одна или две (Поливанова, 1979, 1982). И только у златоглазки перламутровой *Chrysopa perla* L. (Neuroptera) обнаружены три эмбриональные кутикулы (Конюрова, Zrzavý, 2005).

По нашим данным, у эмбриона *L. migratoria*, покрытого I эмбриональной кутикулой, в надглоточном ганглии отсутствуют какие-либо оформленные нейропилльные центры, за исключением комиссур, которые войдут составной частью в центральный комплекс. У эмбрионов, покрытых II эмбриональной кутикулой, имеются формирующиеся оптические доли и грибовидные тела. У эмбрионов со сформированной III эмбриональной кутикулой, в оптических долях имеются дифференцированные ламина, медулла и лобула, а центральный комплекс сформирован из протоцеребрального моста и центрального тела.

Схожий ход морфогенеза свойствен и изученному нами ранее таракану *Nauphoeta cinerea* Oliv. (Blattodea). В первой декаде эмбрионального развития, когда эмбрион покрыт I эмбриональной кутикулой, в формирующемся мозге отсутствуют какие-либо нейропилльные центры, однако в формирующемся надглоточном ганглии имеется комиссура (Чайка, Широков, 2010). Формирование основных нервных центров происходит во вторую декаду эмбриогенеза, т.е. у эмбриона, покрытого II эмбриональной кутикулой. В этот период имеются дифференцированные нейромеры надглоточного и подглоточного ганглиев. На стадии позднего эмбриогенеза, соответствующей наличию III эмбриональной кутикулы, имеются все нейропилльные центры.

Формирование основных центров мозга на стадии эмбриогенеза показано и для насекомых других отрядов. У личинок I возраста кузнечика *Metrioptera sepium*, саранчи *Calliptamus italicus*, таракана *Blattella germanica* и богомола *Ameles taurica* грибовидные тела уже имеются (Панов,

1957а). Центральный комплекс имагинального типа, кроме перечисленных выше видов, имеется также у личинок I возраста палочника *Dixippus morosus* и клопа *Palomena* (Панов, 1959).

Как соотносится развитие центров мозга саранчи и других насекомых Hemimetabola с развитием сходных центров у насекомых с полным превращением (Holometabola)? Поскольку данных по эмбриональному развитию центров мозга насекомых Holometabola немного, целесообразно сравнить степень развития центров по завершении эмбрионального развития, т.е. у личинок I возраста. При этом мы полагаем, что отсутствие центров у новорожденных личинок свидетельствует и об их отсутствии в процессе всего периода эмбриогенеза, поскольку не установлены факты инволюции центров мозга в эмбриогенезе насекомых.

У насекомых с полным превращением процесс формирования центров мозга характеризуется большим разнообразием. Так, у новорожденных личинок пчелы медоносной *Apis mellifera* (Hymenoptera) и цветоеда малинного *Anthonomus rubi* (Coleoptera) грибовидные тела отсутствуют, у аскалафа *Ascalaphus* sp. (Neuroptera) имеются только стебельчатые тела, а у хрущака мучного *Tenebrio molitor* (Coleoptera) и китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Guér. (Lepidoptera) они состоят из всех структур, характерных для грибовидных тел (Панов, 1957а). Среди двукрылых все структуры грибовидного тела выявлены у личинок I возраста мухи падальной *Phormia regina* (Gundersen, Larsen, 1978), однако у дрозофилы обыкновенной *Drosophila melanogaster* формирование грибовидных тел имагинального типа начинается только у личинок III возраста (Noveen et al., 2000). У медоносной пчелы *Apis mellifera* образование зрительных ганглиев (Панов, 1960) и нейропильных структур грибовидных тел (Панов, 1957б) также начинается на стадии личинки III возраста.

Центральное тело у голометаболических насекомых формируется в разные сроки их индивидуального развития. У новорожденных личинок *Musca domestica*, *Anthonomus rubi* и *Apis mellifera* его еще нет, а у личинок *Tenebrio molitor*, *Chrysopa* sp. и *Ascalaphus* sp. центральное тело имеется (Панов, 1959).

Трудность сравнения нейропильных центров обусловлена неоднозначной трактовкой разными авторами степени их развития, которое продолжается и на постэмбриональных стадиях онтогенеза, а также тем фактом, что центры мозга у

Holometabola представлены двумя типами – личиночным и имагинальным. Тем не менее имеющиеся данные свидетельствуют о явной тенденции смещения формирования центров мозга у насекомых с полным превращением на постэмбриональный период развития.

На примере изученных нами видов можно заключить, что формирование основных центров головных ганглиев, происходящее у насекомых с неполным превращением (*L. migratoria*) на стадии эмбриогенеза, у насекомых с полным превращением (*Calliphora vomitoria* и *Archips podana*) осуществляется на постэмбриональных стадиях развития (Широков, Чайка, 2014, 2017). В частности, у эмбриона саранчи, покрытого III эмбриональной кутикулой, уже сформированы все основные центры надглоточного ганглия. У мухи *C. vomitoria* эти центры формируются в течение всего личиночного развития, а имагинальный вид они приобретают только на стадии куколки: грибовидные тела и центральный комплекс приобретаются на стадии трехдневной куколки, а оптические ганглии – на стадии одиннадцатидневной куколки. Сходное состояние степени развития центров надглоточного ганглия свойственно и листовертке *A. podana*. Формирование оптических долей и структур центрального комплекса имагинального типа у листовертки происходит у личинки 4-го возраста. Приобретение структуры чашечки и долей грибовидного тела, характерных для имаго, осуществляется только на стадии куколки.

Таким образом, у насекомых с полным превращением можно наблюдать смещение ограниченных кутикулярными линьками этапов индивидуального развития центров мозга на разные стадии постэмбрионального развития.

Выражаем благодарность сотруднику инсектария Московского зоопарка Т.В. Компанцевой за любезно предоставленные кубышки саранчи, профессору МГУ А.А. Полилову за консультации по изготовлению и окрашиванию полутонких срезов, а также сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Г.Н. Давидовичу, А.Г. Богданову и Н.Я. Агалаковой за техническое обеспечение проведения электронно-микроскопических исследований. Электронно-микроскопическая часть работы выполнена на оборудовании ЦКП Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-04-01464-А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития // Энтомологическое обозрение. 1957а. Т. 36. Вып. 2. С. 269–284 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya // Entomologicheskoe obozrenie. 1957a. T. 36. Vyp. 2. S. 269–284].
- Панов А.А. Развитие грибовидных тел мозга медоносной пчелы в течение личиночной и куколочной фаз // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, почвоведения, геологии, географии. 1957б. № 2. С. 47–54 [Panov A.A. Razvitie gribovidnykh tel mozga medonosnoj pchely v techenie lichinochnoj i kukolochnoj faz // Vestn. Mosk. Un-ta. Ser. biologii, pochvovedeniya, geologii, geographii. 1957b. № 2. S. 47–54].
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. 2. Центральное тело // Энтомологическое обозрение. 1959. Т. 38. Вып. 2. С. 301–311 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya. 2. Centralnoe telo // Entomologicheskoe obozrenie. 1959. T. 36. Vyp. 2. S. 301–311].
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. 3. Зрительные доли // Энтомологическое обозрение. 1960. Т. 39. Вып. 1. С. 86–105 [Panov A.A. Stroenie golovnogo mozga na posledovatelnykh etapakh postembrional'nogo razvitiya. 3. Zritelnye doli // Entomologicheskoe obozrenie. 1960. T. 39. Vyp. 1. S. 86–105].
- Поливанова Е.Н. Эмбрионизация онтогенеза, происхождение эмбриональных линек и типы развития насекомых // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. Вып. 9. С. 1269–1280 [Polivanova E.N. Embri-onizatsiya ontogeneza, proiskhozhdenie embrionalnykh linek i tipy razvitiya nasekomykh // Zoologicheskij zhurnal. 1979. T. 58. Vyp. 9. S. 1269–1280].
- Поливанова Е.Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М., 1982. 188 с. [Polivanova E.N. Funktsionalnyj aspekt embriogeneza nasekomykh. M., 1982. 188 s.].
- Чайка С.Ю. К вопросу о стадии прониимфы саранчи *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. Вып. 3. С. 264–277 [Chaika S.Yu. K voprosu o stadii pronimfy saranchi *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae) // Zoologicheskij zhurnal. 2013. T. 92. Vyp. 3. S. 264–277].
- Чайка С.Ю., Широков В.Н. Формирование надглоточного ганглия таракана *Nauphoeta cinerea* (Blattodea) // Фундаментальные науки и практика: Сб. науч. трудов 3-й Международной телеконференции [Томск, 25 октября – 6 ноября 2010]. Т. 1. № 4. Томск, 2010. С. 181–182 [Chaika S.Yu., Shirokov V.N. Formirovanie nadglotochnogo gangliya tarakana *Nauphoeta cinerea* (Blattodea) // Fundamentalnye nauki i praktika: Sbornik nauchnykh trudov 3-j Mezhdunarodnoj telekonferentsii [Tomsk, 25 oktyabrya – 6 noyabrya 2010]. T. 1. № 4. Tomsk, 2010. S. 181–182].
- Широков В.Н., Чайка С.Ю. Строение головных ганглиев у личинки и куколки листовертки всеядной *Archips podana* Scopoli (Lepidoptera, Tortricidae) // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93. Вып. 2. С. 390–402 [Shirokov V.N., Chaika S.Yu. Stroenie golovnykh ganglijev u lichinki i kukolki listovertki vsejadnoj *Archips podana* Scopoli (Lepidoptera, Tortricidae) // Entomologicheskoe obozrenie. 2014. T. 93. Vyp. 2. S. 390–402].
- Широков В.Н., Чайка С.Ю. Строение головных ганглиев и их изменение в процессе постэмбрионального развития *Calliphora vomitoria* (L.) (Diptera: Calliphoridae) // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96. Вып. 1. С. 75–85 [Shirokov V.N., Chaika S.Yu. Stroenie golovnykh ganglijev i ikh izmenenie v prozesse postembrional'nogo razvitiya // Entomologicheskoe obozrenie. 2017. T. 96. Vyp. 1. S. 75–85].
- Anderson H. Postembryonic development of the visual system of the locust, *Schistocerca gregaria*. I. Patterns of growth and developmental interactions in the retina and optic lobe // Journal of Embryology and Experimental Morphology. 1978a. Vol. 45. P. 55–83.
- Anderson H. Postembryonic development of the visual system of the locust, *Schistocerca gregaria*. II. An experimental investigation of the formation of the retina-lamina projection // Journal of Embryology and Experimental Morphology. 1978b. Vol. 46. P. 147–170.
- Aubele E., Klemm N. Origin, destination and mapping of tritocerebral neurons of locust // Cell and Tissue Research. 1977. Vol. 178. P. 199–219.
- Bentley D., Keshishian H., Shankland M., Toroian-Raymond A. Quantitative staging of embryonic development of the grasshopper, *Schistocerca nitens* // J. Embryol. Exp. Morphol. 1979. Vol. 54. P. 47–74.
- Boyan G.S., Williams L.D., Reichert H. Morphogenetic Reorganization of the brain during embryogenesis in the grasshopper // The Journal of Comparative Neurology. 1995. Vol. 361. P. 429–440.
- Chaika S.Yu., Orlova E.Yu. Embryonic molt numbers in hemimetabolous and holometabolous insects // Russian Entomol. J. 2009. Vol. 18. P. 157–164.
- Gundersen R.W., Larsen J.R. Postembryonic development of the lateral protocerebral lobes, corpora pedunculata, deutocerebrum and tritocerebrum of *Phormia regina* Meigen (Diptera: Calliphoridae) // Inter. J. Insect Morphol. and Embryol. 1978. Vol. 7. P. 467–477.
- Heinze S., Homberg U. Neuroarchitecture of the central complex of the desert locust: Intrinsic and columnar neurons // The Journal of Comparative Neurology. 2008. Vol. 511. P. 454–478.
- Konopová B., Zrzavý J., Ultrastructure, development, and homology of insect embryonic cuticles // J. Morphol. 2005. Vol. 264. P. 339–362.
- Lagueux M., Hetru H., Goltzene F., Kappler C., Hoffmann J.A. Ecdysone titre and metabolism in relation to cuticulogenesis in embryos of *Locusta migratoria* // J. Insect Physiol. 1979. Vol. 25. P. 709–723.
- Noveen F., Daniel A., Hartenstein V. Early development of the *Drosophila* mushroom body: the roles of eyeless and dachshung // Development. 2000. Vol. 127. P. 3475–3488.
- Truman J.W., Riddiford L.M. Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects // Annu. Rev. Entomol. 2002. Vol. 47. P. 467–500.

Tyrer N., Gregory G. A guide to the neuroanatomy of locust suboesophageal and thoracic ganglia // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1982. Vol. 297. P. 91–123.

Williams J., Boyan G. Building the central complex of the

grasshopper *Schistocerca gregaria*: axons pioneering the w, x, y, z tracts project onto the primary commissural fascicle of the brain // Arthropod Structure and Development. 2008. Vol. 37. P. 129–140.

Поступила в редакцию / Received 23.07.2017

Принята к публикации / Accepted 12.09.2017

THE CORRELATION OF MORPHOGENESIS OF THE BRAIN CENTERS WITH EMBRYONIC MOLTS IN THE LOCUST *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

S.Yu. Chaika¹, V.N. Shirokov²

Studying the embryogenesis of the migratory locust *Locusta migratoria* has established the correlations of morphogenesis of the sensory compartments and associative centers of the brain with embryonic molts. In embryos, covered of the I embryonic cuticle, supraoesophageal ganglion missing formed neuropile centers, with the exception of commissure which will include a part in the central complex. In the embryo, covered with of II embryonic cuticle, there is an emerging optical lobes and the mushroom bodies in the form of calyx and pedunculus. In embryos with formed the III embryonic cuticle, in addition to the above structures, in the optical lobes are differentiated lamina, medulla and lobula, and in the central complex is formed protocerebral bridge and the central body consisting of two structures – ellipsoid and fan-shaped bodies. A comparison of the course of embryogenesis of the brain centers of insects with incomplete (Hemimetabola) and complete (Holometabola) transformation indicates that the most studied insects with complete metamorphosis there is a shift of limited II and III cuticular molts stages of individual development centers of the brain at different stages of postembryonic development.

Key words: migratory locust, *Locusta migratoria*, the centers of the brain, morphogenesis, embryonic molting.

Acknowledgement. The work was financially supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation and the Russian Foundation for Basic Research (project 16-04-01464-A).

¹ Chaika Stanislav Yurievich, Department of Entomology, Lomonosov Moscow State University (bio-chaika@mail.ru); ² Shirokov Valery Nikolayevich, Department of Entomology, Lomonosov Moscow State University (shirokovvn@gmail.com).