

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ НЕЙРОАНАТОМИЯ НИСХОДЯЩИХ НЕЙРОНОВ
В НАДГЛОТОЧНЫХ ГАНГЛИЯХ ТАРАКАНОВ
ИЗ СЕМЕЙСТВА BLABERIDAE (BLATTODEA)

© 2023 г. И. Ю. Северина^{1,*}, И. Л. Исавнина¹

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: severinaira@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 08.08.2023 г.

Принята к публикации 07.10.2023 г.

Проведено сравнительное исследование морфологии нисходящих нейронов, связывающих надглоточный ганглий и торакальные ганглии у тараканов, представителей семейства Blaberidae, которые различаются защитным поведением и способностью к полету. Строение нейронов у тараканов этих семейств сравнивали с нисходящими нейронами таракана *Periplaneta americana*. Выявлено сходство в количестве, пространственном распределении, расположении аксонов и дендритов нисходящих нейронов у тараканов *Leucophaea maderae*, *Gromphadorhina portentosa*, *Blaberus craniifer*, *Nauphoeta cinerea* (Blaberidae). Обнаружены нейроны, гомологичные оцеллярным, механочувствительным, зрительным нисходящим нейронам, описанным у таракана *Periplaneta americana*. Сделано предположение, что в процессе эволюции отряда таракановых изменение адаптивного поведения при опасности произошло за счет трансформации сенсорных входов и двигательных ответов, при этом система нисходящих нейронов осталась неизменной.

Ключевые слова: насекомые, тараканы, надглоточный ганглий, нисходящие нейроны, поведение

DOI: 10.31857/S0044452923060086, **EDN:** HUTIYO

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовое сравнение организации двигательных систем способствует фундаментальному пониманию их функции и происхождения. Сравнение родственных видов позволяет исследовать в эволюционном плане, как нейронные структуры, их функции и поведение в целом изменяются в соответствии с условиями среды обитания. Насекомые в целом, и тараканы в особенности, являются удобной моделью для сравнительного анализа эволюционно приобретенных поведенческих и анатомических особенностей. За миллионы лет своего существования тараканы приспособились ко множеству ниш обитания от субтропических лесов до жилищ человека и встречаются в разных климатических поясах [1].

Поведение насекомых определяется активностью нейронов, относящихся к разным уровням сенсомоторной интеграции. Нейронные цепи, отвечающие за двигательные реакции, находятся в грудных ганглиях [2–4]. Сигналы различных сенсорных модальностей обрабатываются в надглоточном и подглоточном ганглиях и передаются в грудные отделы через популяцию нисходящих нейронов (НН) [5]. Поскольку количество НН относительно небольшое (около 200–300 пар) по сравнению с нейронами головного мозга и грудных

ганглиев, они интегрируют значительный поток сенсорной информации, обработанной в мозге при передаче к моторным сетям в грудных ганглиях [5], т.е. их суммарная активность может в значительной степени контролировать поведение животного. При этом одни и те же НН демонстрируют различную активность и выполняют разные функции при разных поведенческих условиях [6].

Реакция избегания представляется хорошей моделью для понимания поведенческой и нейрональной эволюции, поскольку она важна для выживания вида и обычно осуществляется выделенными нейронными цепями, что дает возможность оценить их вклад в поведение. Чтобы обнаружить хищника и уклониться от него, насекомое должно обладать нервными структурами, которые трансформируют сенсорную информацию о хищнике в соответствующую двигательную реакцию, используя относительно небольшое количество синапсов [7]. Нейронные цепи, обеспечивающие убежание, часто являются самыми крупными, надежными и наиболее стереотипными нервными системами [8].

Различные виды таракановых (отряд Blattodea) сформировали разные стратегии защиты от хищников. У американского таракана это реакция избегания, которая заключается в повороте от источ-

ника опасности и побеге, и вызывается обдуванием церок, прикосновением к антеннам или другим областям тела и конечностей [9, 10]. Некоторые виды тараканов реагируют на прикосновения шипением [11] или стридуляцией [12], некоторые выделяют химические вещества [13]. Таракан *Blaberus craniifer* демонстрирует несколько защитных реакций, в том числе шипение низкой амплитуды, химические выделения и специализированное поведение, такое как прижатие тела к земле или закапывание [14].

В этой работе мы даем морфологическую характеристику НН в надглоточных ганглиях нескольких видов тараканов, принадлежащих семейству Blaberidae, но отличающихся поведением, и сравниваем их с НН американского таракана *Periplaneta americana*, чтобы выяснить существуют ли гомологичные единицы. Для исследования взяты виды, характеризующиеся разным поведением и реакциями уклонения от опасности.

Мадерский таракан *Leucophaea maderae* (*Rhyparobia maderae*) обитает в лесной подстилке на плантациях сахарного тростника, на кокосовых пальмах, бананах, гуаве. Средних размеров (40–50 мм), очень подвижен. По локомоторной активности похож на американского таракана: может летать, способен к быстрой маневренной ходьбе. *L. maderae* часто издает стрекочущий звук, когда до него догаживаются.

Кубинский таракан *Blaberus craniifer* — один из видов южноамериканских тараканов также известный под названием “мертвая голова”. Длина взрослой особи составляет 60–75 мм (у крупных самок иногда до 80 мм). Активные подвижные животные, способные к короткому планирующему полету. Обитают в основном в укрытиях, пещерах, дуплах, питаются опавшими листьями. *B. craniifer* демонстрирует несколько защитных реакций, в том числе шипение низкой амплитуды, химические выделения и специализированное поведение, такое как прижатие тела к земле или закапывание при опасности [14]. Эти насекомые могут зарыться в рыхлый мягкий субстрат всего за несколько секунд, используя быстрое движение ног в сочетании со стереотипным дорсо-вентральным сгибанием головы и переднеспинки. Этот метод рытья не требует изменений тела, характерных для тараканов, специализирующихся на рытье в твердых субстратах, и поэтому совместим со способностью быстро бегать [15].

Мадагаскарский таракан *Gromphadorhina portentosa* — крупный (55–60 мм) тропический таракан. Эндемик Мадагаскара обитает на стволах и ветвях деревьев и кустов, питается травянистыми частями растений и фруктами. Особи этого вида передвигаются медленно, у них отсутствуют крылья. При опасности таракан замирает и вытягивает антенны вдоль тела. В случаях касания тела может

издавать громкое шипение. Звуковые сигналы служат для отпугивания хищников и для внутренних отношений (например, борьба самцов за самку) [11]. Извлечение звука осуществляется посредством резкого сокращения мышц брюшка, благодаря чему воздух с силой проходит через видоизмененные дыхальца [16].

Пепельный таракан *Nauphoeta cinerea* в этой группе самый мелкий (30 мм в длину), у взрослых особей есть крылья, но они не летают, передвигаются быстрыми перебежками. При малейшей опасности стараются спрятаться в ближайшей щели. И самцы, и самки могут издавать стрекотание как сигнал бедствия. *N. cinerea* социальные животные, агонистические реакции между самцами основаны на контактах антеннами и продукции феромонов [17].

В настоящее время нейронные различия, лежащие в основе поведенческого разнообразия, изучены недостаточно. Сравнение гомологичных нейронов у близких видов может обеспечить новое понимание функции нисходящих нейронов и их значение в эволюции поведения. Учитывая модульную структуру нейронных сетей, лежащую в основе конкретного поведения, можно предположить, что эволюционные изменения накапливаются в определенных частях нейронных цепей [18] и возможно проследить, как структуры нейронных сетей ограничивают или облегчают эволюцию поведения.

Некоторые данные, представленные в этой статье, были опубликованы в кратком сообщении [19].

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной работе изучены морфологические особенности НН в надглоточных ганглиях четырех различных видов тараканов (Blattaria): *Leucophaea maderae* (*Rhyparobia maderae*) (Fabricius, 1781) (Blaberidae:Oxyhaloinae), *Gromphadorhina portentosa* (Schaum, 1853) (Blaberidae:Oxyhaloinae), *Blaberus craniifer* (Burmeister, 1838) (Blaberidae:Blaberinae), *Nauphoeta cinerea* (Olivier 1789) (Blaberidae:Oxyhaloinae).

Тараканы выращивались в лабораторных условиях при температуре от 20 до 24°C, влажности 30–60% и фоторежиме 14:10 (день: ночь). Насекомых кормили яблоками, бананами, морковью, овсяными хлопьями, доступ к воде был свободным. Эксперименты были проведены на взрослых самцах.

Для выделения НН в надглоточных ганглиях использовали методику ретроградного окрашивания хлористым никелем через одну из коннектив между проторакальным ганглием и подглоточным ганглием. В некоторых случаях введение красителя было осуществлено между мезоторакальным и проторакальным ганглиями, в этом случае окра-

шивалось меньшее количество нейронов и легче выделялись их особенности. Для анестезии тараканов помещали в среду, содержащую CO_2 , на 10 мин. Кутикулу вскрывали в шейной области и одну из шейных коннектив помещали в кювету с 2.5%-ным раствором NiCl_2 . Препарат выдерживали в холодильнике в течение 2–3 сут. Окраску проявляли раствором рубановой кислоты в 70%-ном этаноле. Надглоточный ганглий фиксировали в 2%-ном растворе глутарового альдегида. Дегидратацию проводили в спиртовых растворах восходящей концентрации, просветление в метилбензоате, после чего выполняли стандартную заливку даммар-ксилолом. Было использовано по 15 особей каждого вида. На тотальных препаратах мозга отдельные нейроны, их аксоны и дендриты изучали с помощью светового микроскопа НИБ ЛОМО (Россия). Послойные изображения получали на микроскопе Leica AF7000 (Германия). Серии состояли из 10–12 оптических срезов (шаг 8–10 μm). Изображения обрабатывали с помощью графического редактора Helicon Focus 8. Морфологический анализ включал подсчет тел нейронов, определение их размеров, расположение тел и ветвление отростков. НН подсчитывали на препаратах целого мозга у 5 особей каждого вида. Данные представлены в виде медианы (Q1–Q3).

Терминология

Существует несколько вариантов применения термина мозг у насекомых [20]. Мы обозначаем термином мозг надглоточный ганглий.

Группы НН анатомически классифицируются по положению тел клеток. Эти группы обозначались согласно номенклатуре, представленной Okada [21].

Нейрон обозначали ипсилатеральным, если его сома лежит на той же стороне ганглия что и нисходящий аксон, по которому проводилось окрашивание; и контралатеральным, если сома лежит на противоположной стороне ганглия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По одинаковой методике были окрашены НН американского таракана и тараканов, представителей семейства *Blaberidae*, и произведено сравнение расположения тел и дендритов в надглоточных ганглиях тараканов (рис. 1).

У тараканов семейства *Blaberidae* окрашивание выявило сходный паттерн расположения тел нисходящих нейронов и траектории отхождения основных отростков (рис. 2).

Большая часть тел НН, располагающихся на дорсальной и вентральной поверхностях протоцеребрума, собраны в группы. Эти группы подобны тем, что описаны у американского таракана [21]. Значительно меньше НН в дейто- и тритоцеребру-

ме (табл. 1). В области латерального дорсального дейтоцеребрума на границе с протоцеребрумом обнаружена группа в составе 4–6 клеток размером 20–35 μm . По классификации Окада [21] эта группа обозначается как i9, в других публикациях эта группа обозначена как G5 [22].

На вентральной поверхности мозга нисходящих нейронов меньше, чем на дорсальной. У всех исследованных видов среди вентральных нейронов протоцеребрума выделяются две группы, одна насчитывает 6–9 клеток (включая 2–3 крупных нейрона размером около 55 μm , другая 12–15 клеток (также 2–3 крупные клетки) (рис. 3). Отростки этих клеток объединяются в общие тяжи и нисходят в ипсилатеральную коннективу. Крупные нейроны имеют дендриты в области латеральной придаточной доли (lateral assessor lobe, LAL). Эти группы соответствуют группам i5 и i5n у американского таракана.

В дорсальном протоцеребруме находятся тела ипсилатеральных и контралатеральных нейронов, которые локализованы в группах, аналогично группам i1–i4 и c1–c4 у американского таракана. Размеры клеточных тел в протоцеребруме у всех тараканов колеблются в пределах 30–55 μm . Тела крупных контралатеральных нейронов лежат в протоцеребруме, а дендриты образуют разветвления в дорсальной доле дейтоцеребрума. Мы сравнили такие нейроны с контралатеральными нейронами американского таракана (рис. 4), морфология которых

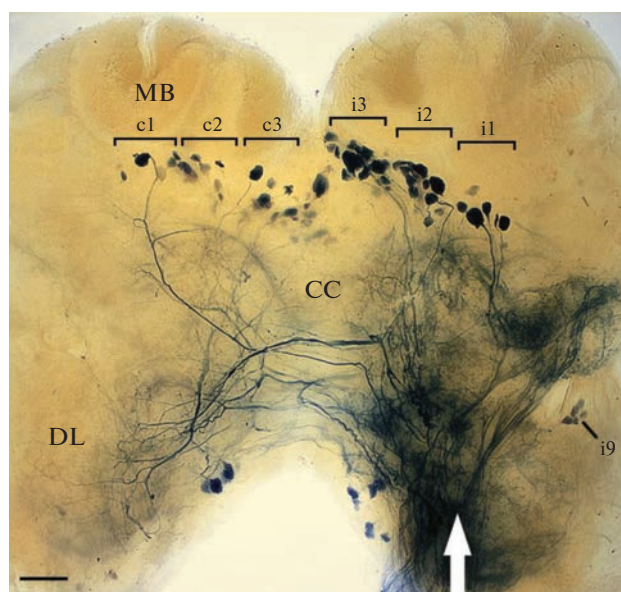


Рис. 1. Нисходящие нейроны в надглоточном ганглии таракана *Periplaneta americana*. MB – грибовидные тела (mushroom body); CC – центральный комплекс (central complex); DL – дорсальная доля дейтоцеребрума (dorsal lobe); c1, c2, c3 – контралатеральные группы НН; i1, i2, i3, i9 – ипсилатеральные группы НН. Белая стрелка – направление окрашивания по коннективе. Масштаб 100 μm .

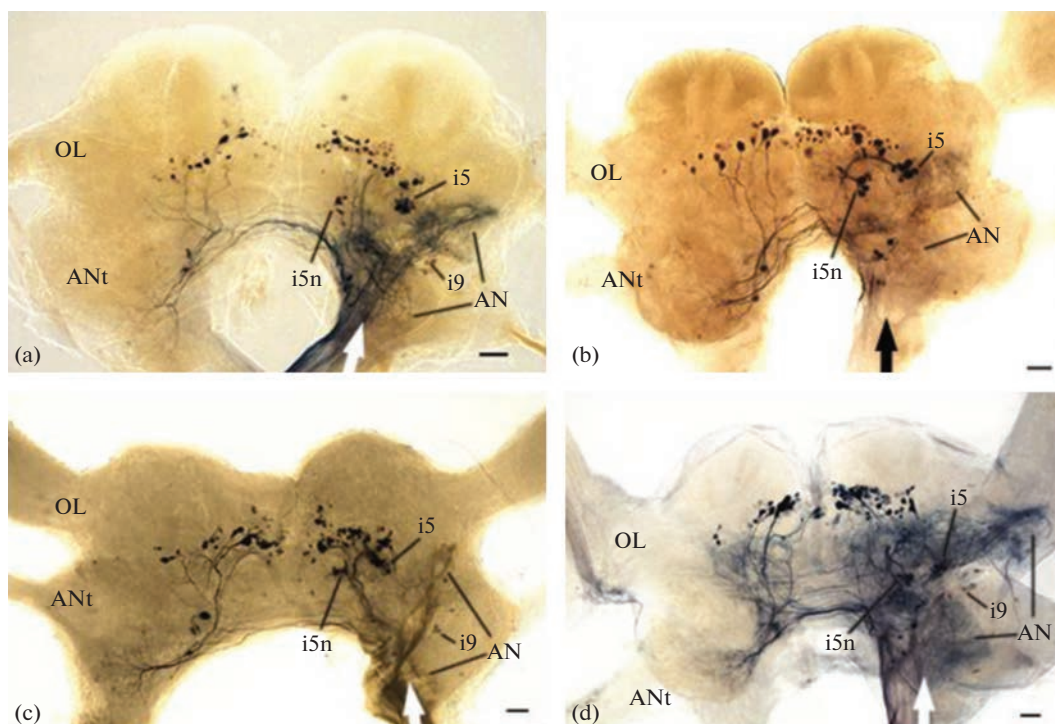


Рис. 2. Нисходящие нейроны в надглоточных ганглиях тараканов семейства Blaberidae. (a) — *Nauphoeta cinerea*; (b) — *Leucophaea maderae*; (c) — *Gromphadorhina portentosa*; (d) — *Blaberus craniifer*. OL — оптические доли (optic lobe); ANt — антеннальный нерв (antennal nerve); AN — отростки восходящих нейронов (ascending neuron); i5, i5n — вентральные группы НН; i9 — ипсилатеральная группа НН. Стрелки — направление окрашивания по коннективам. Масштаб 100 μ m.

описана, и электрофизиологические данные свидетельствуют, что они получают сенсорные входы от нескольких типов рецепторов. Эти интернейроны можно условно классифицировать как: оцеллярный нейрон (1) [23, 24], зрительный нейрон (2) [25, 26] и механочувствительный нейрон (3) [27, 28].

У тараканов семейства Blaberidae в группах i3 и c3 наблюдаются крупные соммы нейронов, у которых отростки имеют характерную форму и распо-

ложение около оцеллярного нерва в протоцеребруме. На рис. 5 представлен контралатеральный нейрон кубинского таракана *B. craniifer*.

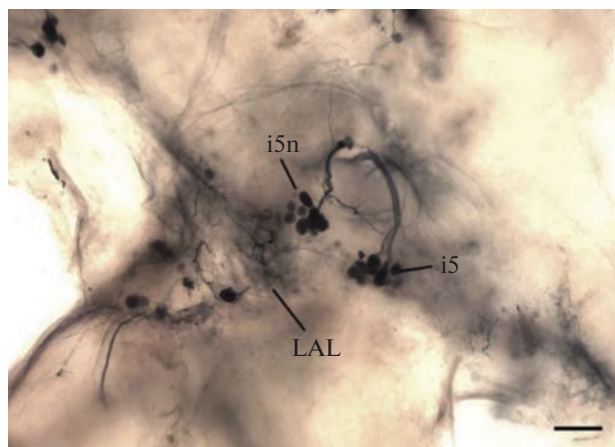


Рис. 3. Группы нейронов на вентральной поверхности надглоточного ганглия. LAL — латеральные придаточные доли; i5, i5n — вентральные группы НН. Масштаб 100 μ m.



Рис. 4. Контралатеральные НН таракана *Periplaneta americana*. О — оцеллярный отросток, DL — дорсальные доли, Cb1, Cb2, Cb3 — тела клеток, 1 — оцеллярный нейрон, 2 — зрительный нейрон, 3 — механочувствительный нейрон. Масштаб 100 μ m.

На рис. 6 и 7 этот нейрон обозначен цифрой (1). Его крупное тело (50 μm) лежит в дорсальном протоцеребруме. На этой же стороне ганглия в вентральную область отходит отросток, который дает ответвление в нейропил оцеллярного тракта в протоцеребруме. Еще один отросток делает петлю и по дорсальной поверхности ганглия идет в область ипсилатерального дейтоцеребрума. Основной аксон имеет разветвления в ипсилатеральном дейтоцеребруме и переходит через середину ганглия, а далее нисходит по контралатеральной коннективе. Такие нейроны с очень схожей морфологией есть у всех исследованных тараканов. У тараканов, способных к полету (американского таракана, кубинского таракана), оцеллярный отросток довольно крупный хорошо выраженный, а у мадагаскарского и пепельного таракана этот отросток совсем тонкий (рис. 7).

Среди контралатеральных нейронов у всех тараканов был обнаружен нейрон, который имеет характерный отросток, имеющий разветвления в латеральном протоцеребруме в районе ветвления входов из зрительных долей, а также имеет веточку в области антеннального двигательного центра, на рис. 6 и 7 он обозначен цифрой (2). По морфологии этот нейрон гомологичен нисходящему зрительно-му нейрону (DVI), обнаруженному у американского таракана [26].

Еще один крупный контралатеральных нейрон у всех видов тараканов имеет клеточное тело размером 45–60 μm , которое располагается в середине протоцеребрума около дорсальной поверхности ганглия. Основной отросток имеет небольшие ответвления в дорсомедиальном протоцеребруме и затем идет в дорсальную антеннальную долю дейтоцеребрума, где образует большое веерообразное дендритное дерево, этот нейрон обозначен цифрой (3) (рис. 6, 7). Аксон переходит на противоположную сторону ганглия, где дает небольшие отростки в области дейтоцеребрума и спускается по контралатеральной коннективе в торакальные ганглии. Этот нейрон гомологичен механочувствительному нейрону, обнаруженному у американского таракана.

Кроме описанных выше нейронов, среди ипсилатеральных и контралатеральных нейронов есть клетки, имеющие сходную анатомию у всех видов тараканов.

Дендриты НН распределены во многих отделах мозга, включая боковые и средние области протоцеребрума, но их нет в оптических и антеннальных долях, грибовидном теле, центральном комплексе.

При использовании методики окрашивания НН через коннективу, в надглоточном ганглии также прокрашиваются отростки восходящих нейронов. Восходящие аксоны заканчиваются варикозными нейритами в протоцеребральном нейропиле, в нейропиле дейтоцеребрума и тритоцеребрума у всех тараканов. Мы обнаружили варикозные отростки восхо-

Таблица 1. Сравнение количества НН у тараканов из семейства Blaberidae и у таракана *Periplaneta americana*

Вид	Размер тела, см	Общее кол-во НН						Кол-во НН в протоцеребруме				Размер крупных клеток, μm
		Области надглоточного ганглия										
		Прото		Дейто		Трито		ипси		контра		
		Median (Q1–Q3)	min–max	Median (Q1–Q3)	min–max	min–max	min–max	Median (Q1–Q3)	min–max	Median (Q1–Q3)	min–max	
<i>P. americana</i>	2.9–4.4	82.50 (78.25–86.75)	76–89	23.50 (19.25–27.25)	17–28	2–3	56.00 (54.10–57.50)	53–59	26.50 (23.75–29.25)	23–30	35–50	
<i>B. craniifer</i>	5.5–6.0	83.00 (79.5–87.25)	79–90	18.50 (18.00–19.00)	18–24	2–3	57.00 (55.00–61.00)	55–62	26.00 (24.00–28.00)	24–28	45–60	
<i>G. portentosa</i>	6.0–6.5	103.50 (99.75–104.50)	85–106	19.00 (18.75–20.25)	18–24	2–3	70.00 (67.75–70.50)	61–72	33.50 (32.00–34.00)	24–34	45–55	
<i>L. maderae</i>	4.5–5.0	84.00 (79.75–88.25)	76–93	18.50 (16.50–21.00)	12–27	2–3	57.50 (56.75–59.75)	56–65	25.50 (23.00–27.25)	20–28	40–55	
<i>N. cineria</i>	2.8–3.2	79.00 (77.25–79.75)	67–86	15.50 (14.00–19.25)	12–26	2–3	51.00 (49.25–54.50)	47–62	26.00 (23.75–27.50)	20–29	30–40	

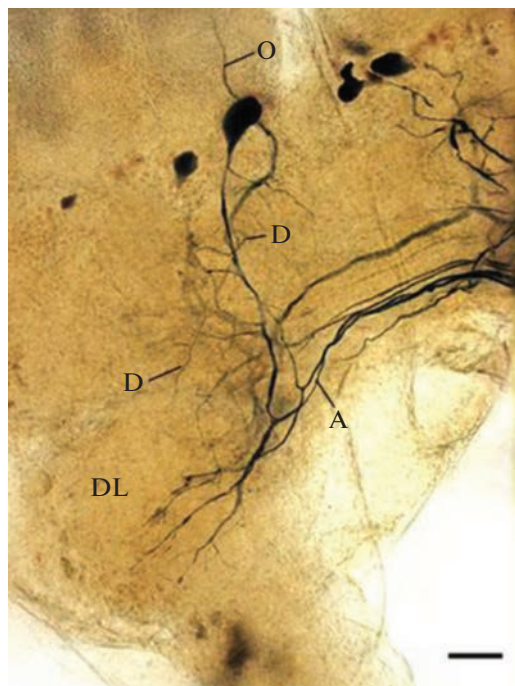


Рис. 5. Контралатеральный нейрон таракана *Blaberus craniifer*. О — оцеллярный отросток, D — дорсальный отросток, А — аксон, DL — дорсальные доли. Масштаб 100 μm .

дящих нейронов в ипсилатеральной лобуле (рис. 2). Восходящие аксоны, однако, не обнаруживаются ни в нейропиле грибовидных тел, ни в нейропиле центрального комплекса.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнивая надглоточные ганглии четырех исследованных видов тараканов с надглоточным ганглием американского таракана, можно заметить сходство в количестве и пространственном распределении НН. Многие нейроны имеют идентичные рисунки ветвления дендритов и аксонов.

Некоторые из окрашенных нами НН совпадают с описанными ранее у американского таракана. У всех тараканов на вентральной поверхности протоцеребрума обнаружены группы i5 и i5n. Нейроны этих групп были идентифицированы у американского таракана [21], сверчка [29] и стрекозы [30]. У сверчка нейроны групп i5 и i5n получают входы от зрительной и слуховой систем и участвуют в контроле угла поворота при ориентации к источнику пения [29]. Интернейроны из группы i5 могут возбуждаться резкими изменениями освещения и обдуванием церков [6]. Также было обнаружено, что по крайней мере один нейрон из группы i5 чувствителен к антеннальному контакту [6]. У стрекозы некоторые нейроны из этих групп относятся к зрительным нейронам — детекторам движения, по морфологическим особенностям они аналогичны зрительным нейронам MDT4, MDT2, DIT2 [31, 30]. Для тараканов нет данных, что нейроны группы i5 и i5n получают зрительную или механочувствительную информацию, и их функция неизвестна.

Еще одна группа нейронов, которые идентифицированы у американского таракана, также обнаруживается и у исследованных тараканов. Это группа G5 в латеральном дорсальном дейтоцеребруме. У амери-

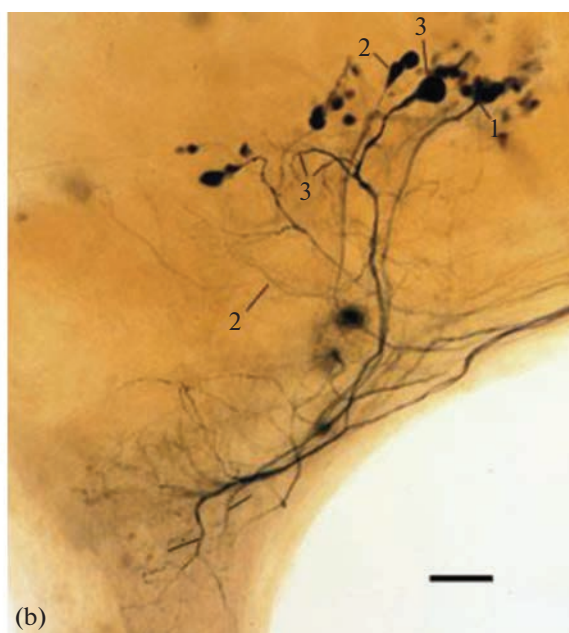
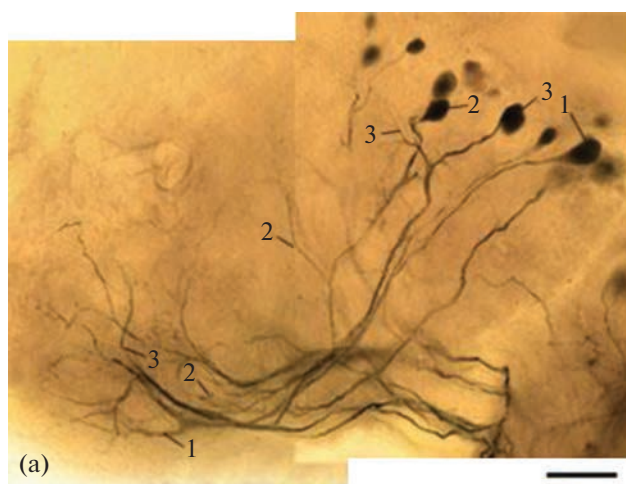


Рис. 6. Контралатеральные нейроны в надглоточном ганглии тараканов (a) *Leucophaea maderae*, (b) *Gromphadorhina portentosa*. 1 — нейрон, гомологичный оцеллярному, 2 — нейрон, гомологичный зрительному, 3 — нейрон, гомологичный механочувствительному. Масштаб 100 μm .

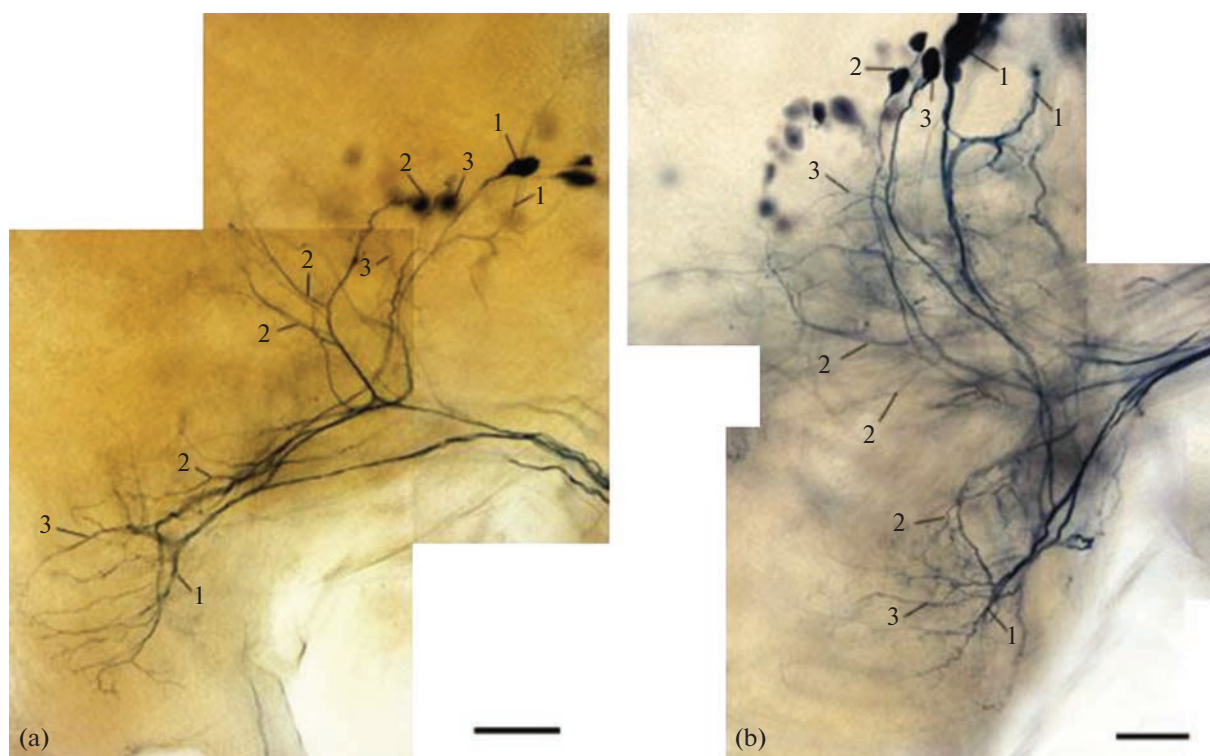


Рис. 7. Контралатеральные нейроны в надглоточном ганглии тараканов (a) *Nauphoeta cineria*, (b) *Blaberus craniifer*. 1 — нейрон, гомологичный оцеллярному, 2 — нейрон, гомологичный зрительному, 3 — нейрон, гомологичный механочувствительному. Масштаб 100 μm .

канского таракана и саранчи эти нейроны являются тирамин- и октопамин-эргическими нейронами [22]. Эти НН реагируют на сложный паттерн механочувствительных стимулов и могут быть важным компонентом реакции стресса у насекомых.

У американского таракана кластеры i3 и c3 содержат крупные сомы нисходящих ипсилатерально и контралатерально оцеллярных интернейронов OT-D1 и OT-D2 [24]. У исследованных нами тараканов обнаружены нейроны, по морфологии аналогичные этим нейронам, расположение и форма их отростков указывает на то, что они получают вход от глазков (оцеллей). И у американского таракана, и у представителей семейства *Blaberidae* эти нейроны одни из самых крупных среди нисходящих. Оцеллярный отросток лучше развит у летающих тараканов — американского, кубинского, у них и более крупные глазки. Нисходящие нейроны американского таракана с входом от глазков являются мультимодальными, кроме изменения освещенности они также отвечают на стимуляцию ветрочувствительных рецепторов на церках и на тактильные стимулы [23]. Можно предположить, что эти нейроны включены в модулирование ответов механочувствительной и других сенсорных систем с помощью глазков [32]. У сверчка подобный нисходящий контралатеральный нейрон с отростком в

оцеллярный тракт был идентифицирован как зрительный нейрон DBNc2-1 [29].

Ранее у американского таракана выявили контралатеральный интернейрон, который реагирует на движущиеся в поле зрения мелкие объекты и показывает схожие морфологические особенности с нисходящими нейронами — датчиками движения (DCMD) саранчи [25]. У этого НН таракана есть несколько общих черт с DCMD нейроном: он реагирует на движущиеся мелкие объекты в поле зрения, контралатерально к его аксону в брюшной нервной цепочке. Этот нейрон предпочтительно отвечает на уменьшение освещенности. Тело клетки расположено в среднем протоцеребруме, аксон переходит на контралатеральную сторону мозга и проецируется до метаторакального ганглия (Т3). Мы обнаружили нейроны, морфологически сходные со зрительным нейроном американского таракана у всех исследованных представителей семейства *Blaberidae*.

У всех видов тараканов мы обнаружили нейроны, морфологически гомологичные механочувствительному нейрону американского таракана. Эти нейроны обладают довольно крупным клеточным телом и основным отростком и имеют следующие сходные черты: клеточное тело находится в середине протоцеребрума ближе к его дорсальной поверхности, короткие ветви в дорсомедиальном

протоцеребруме большое веерообразное дендритное древо в дорсальной антеннальной доле дейтоцеребрума. У американского таракана описаны два нисходящих механочувствительных нейрона, один из которых — DIMa находится в надглоточном ганглии, другой DIMb — в подглоточном ганглии, и показано, что эти нейроны участвуют в поведении уклонения от опасности [27, 28]. Активность нейрона DIMa коррелирует с угловой амплитудой поворота во время движения побега, вызванного смещением антенны [27, 28]. Поведение избегания опасности американского таракана хорошо изучено, оно представляет собой поворот в сторону, противоположную нападению и побегу [33, 34]. Эта реакция вызывается обдуванием церок, прикосновением к антеннам или другим областям тела и конечностей [9, 10, 33, 34]. Идентифицированы рецепторы на церках, которые отвечают на обдувание [35], и восходящие гигантские интернейроны, передающие информацию в торакальные ганглии [10, 36].

Сверчки, которые также, как и тараканы относятся к группе ортоптероидных насекомых, демонстрируют реакцию избегания, сходную с реакцией американского таракана [37]. У сверчков выявлены несколько нисходящих нейронов, которые получают механочувствительный вход [38]. Нейрон американского таракана DIMa-1 и нейрон сверчка DBNc1-2 сходны морфологически и имеют механочувствительные входы исключительно от контралатеральной (по отношению к их аксону, проходящему в дорсомедиальной части шейной коннективы) антенны и показывают быстрый ответ (аксоны проводят потенциалы действия в грудные ганглии со скоростью 3–5 м/с). Учитывая совпадение анатомических и физиологических свойств, можно считать эти нейроны гомологичными [38]. Таким образом, у американского таракана и домового сверчка гомологичные нисходящие нейроны выполняют одну и ту же функцию — реагируют на отклонение антенны и участвуют в реакции избегания.

Основное предположение при изучении родственных видов, что гомологичные нейроны играют аналогичную роль. Учитывая то, что описанные нами нейроны имеют развитые дендриты в области дорсального антеннального механочувствительного центра в дейтоцеребруме, можно предположить, что эти нейроны участвуют в обработке механосенсорной информации от антенн. Исследовательское поведение и поведение избегания в ответ на механосенсорную антеннальную стимуляцию опосредованы нисходящими нейронами.

Все представители семейства Blaberidae используют тактильные входы от антенн для ориентации в пространстве. В настоящее время нет данных о том, что осязательное возбуждение антенн у мадагаскарских тараканов может вызвать реакцию избегания, хотя показано, что электрическая стимуляция антенн у этих тараканов вызывает поворот и

движение [39]. Наши наблюдения за поведением мадагаскарского таракана показали, что при касании антенн таракан делает несколько шагов в сторону, противоположную стимулу. Тараканы *N. cinerea* обычно живут большими группами, в которых формируется социальная иерархия. Отклонение антенны участвует не в поведении убегающего, а в большей мере во взаимодействии с сородичами. Доминирующие самцы чаще поворачиваются к стимулу, а подчиненные особи отступают [40]. Таракан *B. craniifer* при опасности замирает и пытается зарыться в почву. Такое поведение запускается тактильной стимуляцией крыльев [14]. При подаче направленного светового сигнала личинки таракана *B. craniifer* выполняют поворот и побег [41].

При наличии у исследованных видов тараканов нейронных цепей, которые у американского таракана отвечают за быстрое и эффективное убежание от хищника, поведение при касании антенн значительно различается. Подобную картину можно наблюдать при исследовании реакции избегания, вызванной обдуванием церок у двух видов летающих тараканов *P. americana* и *B. craniifer* и двух видов, не способных к полету *B. germanica* и *G. portentosa* [42]. Все эти виды имеют развитую ветрочувствительную церкальную систему, состоящую из нитевидных сенсилл на церках, сенсорных нейронов и гигантских восходящих нейронов, которые у представленных видов имеют разный диаметр аксонов [43]. При морфологическом и физиологическом сходстве церкальной системы поведенческие реакции на обдувание церок у этих видов сильно различаются. Обдувание вызывает реакцию убегающего у тараканов *P. americana* и *B. germanica*. У таракана *B. craniifer* поток воздуха вызывает только слабую реакцию, а у *G. portentosa* не вызывает такую реакцию [42]. Olsen и Tribblehorn делают вывод, что церкальная система у *G. portentosa* в ответ на обдувание запускает другие поведенческие реакции.

Тараканы *B. craniifer* в условиях повышенной температуры (28–30°C) демонстрируют реакцию избегания, вызванную обдуванием церок [14]. Церкальные ветрочувствительные нейроны участвуют также в поддержании полета, реагируя на создаваемые крыльями потоки воздуха [44]. Электрофизиологические исследования ответов гигантских нейронов на потоки воздуха разной скорости показали, что как у летающих *P. americana* и *B. craniifer*, так и нелетающих *G. portentosa* и *B. germanica*, частота спайков в ответе прямо пропорциональна скорости ветра, хотя небольшие различия между видами были обнаружены [43].

В эволюционном процессе анатомически гомологичные нейроны могут сохранять свою функцию, например, как в случае сверчка и американского таракана, у которых нисходящие механорецепторные морфологически сходные нейроны выполняют одинаковую роль в поведении убега-

ния. Стратегией выживания для американского и некоторых других видов тараканов и сверчков стала повышенная подвижность и быстрая реакция на механические стимулы. Видоспецифическое поведение может возникнуть в том случае, когда анатомически определенные схемы вовлекаются в другого вида деятельность с помощью нейромодуляции, переключения синапсов или принимая на себя дополнительные функции.

При изучении гомологичных нейронов у близких видов *Drosophila* было показано, что нейрон rPIIO, морфологически сходный у видов *D. melanogaster* и *D. yakuba*, определяет разный тип брачной песни у самцов [45]. Равнокрылые и разнокрылые стрекозы имеют анатомические различия в конфигурации глаз, кинематике полета, тактике охоты [46]. Было проведено сравнение нисходящих нейронов отслеживания цели (TSDNs) у представителя равнокрылых стрекоз *Calopteryx splendens* и представителя разнокрылых стрекоз *Erythemis simplicicollis* и выявлено, что по морфологическим и физиологическим характеристикам эти нейроны гомологичны, но есть существенные различия в организации отслеживания цели [46].

Многофункциональность нисходящих нейронов позволяет им участвовать в разных типах поведения. Поведение избегания хищника может быть сложным и разнообразным даже у филогенетически близких видов. В процессе эволюции гомологичные нисходящие нейроны в мозге тараканов вовлекаются в реализацию разных поведенческих реакций. У крупных тараканов *G. portentosa* и *B. craniifer* антенны утрачивают роль в поведении убегающего, но сохраняют функции ориентации в пространстве, выборе пищи и половом поведении. Потеря адаптивного поведения, заключающегося в реакции убегающего на обдувание и касание антенны, может замещаться использованием других способов защиты от хищников: утолщение экзоскелета, замирание, закапывание, химическая атака, использование звуков при обороне. При этом гомологичные нисходящие нейроны, сохраняя анатомическое сходство и, по-видимому, физиологические характеристики, легко перестраиваются на участие в других типах поведения.

Антенны играют важную роль в ориентации на местности, избегании врагов, взаимодействии с особями своего вида, выборе пищи, половом поведении, особенно с учетом того, что тараканы в основном активны в ночные часы [47, 48]. Однако отсутствие прямых связей НН с антеннальными долями — первой ступени обработки обонятельной информации, приходящей от ольфакторных сенсилл, а также с грибовидными телами — высшими ассоциативными центрами мозга насекомых, по-видимому, свидетельствует о необходимости глубокой многоступенчатой обработки обонятельных сигналов. Сходная ситуация наблюдается и со

сложной зрительной информацией, приходящей от глаз, которая нуждается в вычленении таких параметров, как спектральный состав, поляризация, а также движение объектов по отношению к насекомому и движение самого насекомого, и должна быть предварительно обработана оптическими долями и структурами центрального комплекса. НН получают переработанную и интегрированную информацию, которая затем поступает в моторные центры в ганглиях.

Наши данные подтверждают мнение, что большинство адаптаций мозга к изменению образа жизни связаны с первичными этапами обработки сенсорной информации, а нейронные цепи, которые связывают мозг с локомоторными центрами в торакальных ганглиях, менее подвержены изменениям в эволюционном процессе.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н., в.н.с. М.И. Жуковской за помощь в подготовке рукописи.

Исследования выполнены с использованием микроскопа Leica AF 7000 на базе ЦКП ИЭФБ РАН.

ВКЛАД АВТОРОВ

Идея работы и планирование эксперимента (И.Ю.С.), сбор и обработка данных (И.Ю.С., И.Л.И.), написание статьи (И.Ю.С.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного бюджета РФ по госзаданию № 075-00967-23-00.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анисюткин ЛН* (2006) Отряд таракановые (Dictyoptera) — эволюция и систематика. РЭТ-инфо 2 (58): 6–8. [*Anisyutkin LN* (2006) Order Blattodea (Dictyoptera) — evolution and phylogeny. RET-info 2 (58): 6–8. (In Russ)].
2. *Kien J* (1990) Neuronal activity during spontaneous walking: I. Starting and stopping. Comp Biochem Physiol A 95: 607–621. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(90\)90747-g](https://doi.org/10.1016/0300-9629(90)90747-g)

3. Holmes P, Full RJ, Koditschek D, Guckenheimer J (2006) The dynamics of legged locomotion: models, analyses and challenges. *SIAM Rev* 48 (2): 207–304. <https://doi.org/10.1137/S0036144504445133>
4. Ritzmann RE, Büschges A (2007) Adaptive motor behavior in insects. *Curr Opin Neurobiol* 17: 629–636. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2008.01.001>
5. Heinrich R (2002) Impact of descending brain neurons on the control of stridulation, walking, and flight in orthoptera. *Microsc Res Tech* 56 (4): 292–301. <https://doi.org/10.1002/jemt.10033>
6. Staudacher EM (2001) Sensory responses of descending brain neurons in the walking cricket, *Gryllus bimaculatus*. *J Comp Physiol A* 187: 1–17. <https://doi.org/10.1007/s003590000171>
7. Card GM (2012) Escape behaviors in insects. *Curr Opin Neurobiol* 22 (2): 180–186. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.12.009>
8. Herberholz J, Marquart GD (2012) Decision making and behavioral choice during predator avoidance. *Front Neurosci* 6:125. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00125>
9. Camhi JM, Tom W (1978) The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. I. Turning response to wind puffs. *J Comp Physiol* 128: 193–201. <https://doi.org/10.1007/BF00656852>
10. Ritzmann RE (1984) The cockroach escape response. In: Eaton R (ed) *Neural mechanisms of startle behavior*. Plenum Press, New York 93–131. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2286-1_4
11. Nelson MC, Fraser J (1980) Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: evidence for communication by hissing. *Behav Ecol Sociobiol* 305–314.
12. Roth LM, Hartman HB (1967) Sound production and its evolutionary significance in the Blattaria. *Ann Entomol Soc Am* 609 (4): 740–752. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.4.740>
13. Schal C, Fraser J, Bell WJ (1982) Disturbance stridulation and chemical defence in nymphs of the tropical cockroach *Megaloblatta blaberoides*. *J Insect Physiol* 28 (6): 541–552. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90035-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90035-X)
14. Simpson BS, Ritzmann RE, Pollack AJ (1986) A comparison of the escape behaviors of the cockroaches *Blaberus craniifer* and *Periplaneta americana*. *J Neurobiol* 17 (5): 405–419. <https://doi.org/10.1002/neu.480170505>
15. Bell WJ, Roth LM, Nalepa CA (2007) Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. Johns Hopkins Univ Press.
16. Nelson MC (1979) Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: the sound-producing apparatus. *J Comp Physiol* 132: 27–38. <https://doi.org/10.1007/BF00617729>
17. Chou SY, Huang ZY, Chen ShCh, Yang RL, Kou R (2007) Antenna contact and agonism in the male lobster cockroach, *Nauphoeta cinerea*. *Horm Behav* 52 (2): 252–260. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.04.013>
18. Bouchebti S, Arganda S. (2020) Insect lifestyle and evolution of brain morphology. *Curr Opin Insect Sci* 42: 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.09.012>
19. Северина ИЮ, Князев АН (2019) Нисходящие интернейроны в надглоточном ганглии мадагаскарского таракана *Gromphadorhina portentosa*. *Ж эвол биохим физиол* 55 (5): 377–380. [Severina IYu, Knyazev AN (2019) Descending Interneurons in the Supraesophageal Ganglion of the Madagascar Cockroach *Gromphadorhina portentosa*. *J Evol Biochem Phys* 55 (5): 429–432. (In Russ)]. <https://doi.org/10.1134/S0022093019050132>
20. Чайка СЮ (2017) Гистология насекомых: Учебное пособие М. Изд-во Моск. ун-та. [Chaika SYu (2017) *Gistologiya nasekomykh: Uchebnoe posobie* M. Izdat Moskovsk univer. (In Russ)].
21. Okada R, Sakura M, Mizunami M (2003) Distribution of dendrites of descending neurons and its implications for the basic organization of the cockroach brain. *J Comp Neurol* 458: 158–174. <https://doi.org/10.1002/cne.10580>
22. Kononenko NL, Hartfil S, Willer J, Ferch J, Wolfenberg H, Pflüger HJ (2019) A population of descending tyraminer-gic/octopaminergic projection neurons of the insect deutocerebrum. *J Comp Neurol* 527 (6): 1027–1038. <https://doi.org/10.1002/cne.24583>
23. Ohyama T, Toh Y (1990) Morphological and physiological characterization of descending ocellar interneurons in the American cockroach. *J Comp Neurol* 301: 511–519. <https://doi.org/10.1002/cne.903010403>
24. Mizunami M (1995) Morphology of higher order ocellar interneurons in the cockroach brain. *J Comp Neurol* 362 (2): 293–304. <https://doi.org/10.1002/cne.903620211>
25. Leung V, Comer CM (2001) Identification and characterization of a visual interneuron in the cockroach, *Periplaneta americana*, equivalent to DCMD. *Soc Neurosci Abstr* 27.
26. Comer C, Baba Y (2011) Active touch in orthopteroid insects: behaviours, multisensory substrates and evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366 (1581): 3006–3015. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0149>
27. Burdohan JA, Comer CM (1996) Cellular organization of an antennal mechanosensory pathway in the cockroach, *Periplaneta americana*. *J Neurosci* 16: 5830–5843. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-18-05830>
28. Ye S, Comer CM (1996) Correspondence of escape-turning behavior with activity of descending mechanosensory interneurons in the cockroach, *Periplaneta americana*. *J Neurosci* 16 (18): 5844–5853. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-18-05844>
29. Staudacher E, Schildberger K (1998) Gating of sensory responses of descending brain neurons during walking in crickets. *J Exp Biol* 201 (4): 559–572. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.4.559>

30. Северина ИЮ, Исавнина ИЛ, Князев АН (2016) Топография восходящих и нисходящих нейронов надглоточного, мезо- и метаторакальных ганглиев у древне- и новокрылых насекомых. Ж эвол биохим и физиол 52 (5): 362–369. [Severina IYu, Isavnina IL, Knyazev AN (2016) Topographic anatomy of ascending and descending neurons of the supraesophageal, meso- and metathoracic ganglia in paleo- and neopterous insects. J Evol Biochem Phys 52 (5): 397–406. (In Russ)]. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
31. Gonzalez-Bellido PT, Peng H, Yang J, Georgopoulos AP, Olberg RM (2013) Eight pairs of descending visual neurons in the dragonfly give wing motor centers accurate population vector of prey direction. Proc Natl Acad Sci USA 110 (2): 696–701. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210489109>
32. Mizunami M (1995) Information processing in the insect ocellar system: comparative approaches to the evolution of visual processing and neural circuits. Adv Insect Physiol 25: 151–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60065-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60065-X)
33. Camhi JM (1988) Escape behavior in the cockroach: distributed neural processing. Experientia 44: 401–408. <https://doi.org/10.1007/BF01940534>
34. Ritzmann RE (1993) The neural organization of cockroach escape and its role in context-dependent orientation. Biological neural networks in invertebrate neuroethology and robotics (Eds.) Beer RD, Ritzmann RE, McKenna T. Acad Press Professional. United States 113–137.
35. Dagan D, Camhi JM (1979) Responses to wind recorded from the cercal nerve of the cockroach *Periplaneta americana*: II. Directional selectivity of the sensory neurons innervating single columns of filiform hairs. J Comp Physiol 133: 103–110. <https://doi.org/10.1007/BF00657524>
36. Comer CM (1985) Analyzing cockroaches escape behavior with lesions of individual giant interneurons. Brain Res 335 (2): 342–346. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(85\)90490-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(85)90490-1)
37. Tauber E, Camhi JM (1995) The wind-evoked escape behavior of the cricket *Gryllus bimaculatus*: integration of behavioral elements. J Exp Biol 198 (9): 1895–1907. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.9.1895>
38. Schöneich S, Schildberger K, Stevenson PA (2011) Neuronal organization of a fast-mediating cephalothoracic pathway for antennal tactile information in the cricket (*Gryllus bimaculatus* DeGeer). J Comp Neurol 519 (9): 1677–1690. <https://doi.org/10.1002/cne.22594>
39. Erickson JC, Herrera M, Bustamante M, Shingiro A, Bowen T (2015) Effective stimulus parameters for directed locomotion in Madagascar hissing cockroach biobot. PLoS One 10: e0134348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134348>
40. Bell WJ (1978) Directional cues in tactile stimuli involved in agonistic encounters in cockroaches. Physiol Entomol 3 (1): 1–6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1978.tb00125.x>
41. Bell WJ, Tobin TR, Vogel G, Surber JL (1983) Visual course control of escape responses in the cockroach *Blaberus craniifer*: role of internal and external orientation information. Physiol Entomol 8 (2): 121–132. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1983.tb00341.x>
42. Olsen AC, Triplehorn JD (2014) Neural responses from the filiform receptor neuron afferents of the wind-sensitive cercal system in three cockroach species. J Insect Physiol 68: 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.07.002>
43. McGorry CA, Newman CN, Triplehorn JD (2014) Neural responses from the wind-sensitive interneuron population in four cockroach species. J Insect Physiol 66: 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.05.017>
44. Ganihar D, Libersat F, Wendle G, Camhi JM (1994) Wind-evoked evasive responses in flying cockroaches. J Comp Physiol A 175: 49–65. <https://doi.org/10.1007/BF00217436>
45. Ding Y, Lillvis JL, Cande J, Berman GJ, Arthur BJ, Long X, Stern DL (2019) Neural evolution of context-dependent fly song. Current Biol 29 (7): 1089–1099. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.019>
46. Supple JA, Pinto-Benito D, Khoo C, Wardill TJ, Fabian ST, Liu M, Gonzalez-Bellido PT (2020) Binocular encoding in the damselfly pre-motor target tracking system. Current Biol 30 (4): 645–656. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.12.031>
47. Baba Y, Tsukada A, Comer CM (2010). Collision avoidance by running insects: antennal guidance in cockroaches. J Exp Biol 213 (13): 2294–2302. <https://doi.org/10.1242/jeb.036996>
48. Okada J, Toh Y (2006) Active tactile sensing for localization of objects by the cockroach antenna. J Comp Physiol A 192: 715–726. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0106-9>

COMPARATIVE NEUROANATOMY OF DESCENDING NEURONS OF THE SUPRAESOPHAGEAL GANGLION OF COCKROACHES OF THE FAMILY BLABERIDAE (BLATTODEA)

I. Yu. Severina^{a, #} and I. L. Isavnina^a

^aSechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: severinaira@mail.ru

A comparative study of the morphology of descending neurons connecting the supraesophageal ganglion and thoracic ganglia in cockroaches of the family Blaberidae, which differ in protective behavior and flight ability, was carried out. The neuronal structure of these families was compared with the descending neurons of the cock-

roach *Periplaneta americana*. The number, spatial distribution, and arrangement of axons and dendrites of descending neurons of cockroach *Leucophaea maderae*, *Gromphadorhina portentosa*, *Blaberus craniifer*, *Nauphoeta cinerea* (Blaberidae) were found to be similar. Neurons homologous to the ocellar, mechanosensory, and visual descending neurons described in the cockroach *Periplaneta americana* were found. It is suggested that during the evolution of the cockroach species, the adaptive behavior at danger was changed by transforming sensory inputs and motor responses, while the system of descending neurons remains stable.

Keywords: insects, cockroaches, supraesophageal ganglion, descending neurons, behavior