

УДК 595.763 + 595.768

СТРОЕНИЕ МОЗГА МЕЛЬЧАЙШЕГО ЖЕСТКОКРЫЛОГО

© 2022 г. А. А. Макарова^{1,*}, А. А. Полилов¹

Представлено академиком РАН В.В. Рожновым

Поступило 20.04.2022 г.

После доработки 09.05.2022 г.

Принято к публикации 09.05.2022 г.

Впервые описано строение мозга мельчайшего жесткокрылого *Scydosella musawasensis* Hall, 1999. Как и у других мельчайших жесткокрылых, мозг *S. musawasensis* несет признаки миниатюризации: смещение в грудной отдел, компактизация, малое число и размер нейронов. Показано, что несмотря на близость в размерном классе к миниатюрному перепончатокрылому *Megaphragma*, обладающему практически безъядерной нервной системой, строение мозга изученного мельчайшего жука сходно с таковым у крупных представителей отряда и характеризуется высоким числом ядер в мозге и значительным объемом клеточной коры. Нейропилль *S. musawasensis* занимает 60% от объема мозга, подтверждая правило нейропилярной константы.

Ключевые слова: мозг, миниатюризация, Ptiliidae, *Scydosella*

DOI: 10.31857/S2686738922040102

Размер тела – важная характеристика, во многом определяющая морфологию, физиологию и биологию вида [1]. Наибольших успехов в миниатюризации достигли Panarthropoda [2–6]. Показано, что экстремальное уменьшение размера тела у насекомых критически отражается на анатомии: способствуя значительным изменениям или трансформации всех, или почти всех систем органов [4]. Несмотря на высокую степень консервативности [7], миниатюризация нервной системы у насекомых сопровождается олигомеризацией и концентрацией ганглиев, асимметрией, значительным уменьшением числа и размера нейронов [4, 8]. В экстремальных случаях миниатюризации наблюдаются клеточные редукции [4].

Явление энуклеации клеточных ядер – редкое явление в животном мире. Наиболее известными безъядерными клетками являются эритроциты человека [9], энуклеация также описана и для клеток крови млекопитающих [10], саламандр [11], рыб [12] и насекомых [13]. Безъядерные клетки также были обнаружены в составе большинства систем органов половозрелых карликовых самцов циклиофор [14]. Однако безъядерные нейроны впервые были описаны для трех видов рода *Megaphragma* [15, 16]. После появления данных о явлении лизиса более 97% ядер нейронов на последних стадиях кукольного развития у

представителей рода *Megaphragma* возник вопрос о наличии этого явления в других группах мельчайших насекомых.

Аллометрический анализ отношения объема нейропиля к объему мозга показал, что у большинства насекомых относительный объем нейропиля изменяется строго изометрически [17]. На основе этого анализа было сформулировано правило нейропилярной константы, согласно которому относительный объем нейропиля мозга насекомых составляет в среднем 60% и остается постоянным независимо от размера тела. Это правило подтверждается на большинстве насекомых, за исключением мельчайшей *Megaphragma*, у которой отсутствует клеточная кора, в классическом понимании. Возник вопрос, сохраняется ли нейропилярная константа у мельчайших жесткокрылых?

В данной работе впервые описано строение мозга мельчайшего жесткокрылого насекомого *Scydosella musawasensis* Hall, 1999. Размер тела этих жуков составляет всего 325 мкм и на сегодняшний день они являются мельчайшими свободно живущими насекомыми в мире [18].

Материалом для работы послужили имаго *Scydosella musawasensis* Hall, 1999 (Ptiliidae), собранные в Национальном парке Чикаке, Колумбии в 2015 г. [18]. Длина тела 325–352 мкм. Изучение строения мозга проведено как описано ранее [16]. На базе полной серии гистологических срезов были выполнены трехмерные реконструкции мозга с использованием программ Bitplane Imaris и Blender. На основе трехмерных моделей были

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: amkrva@gmail.com

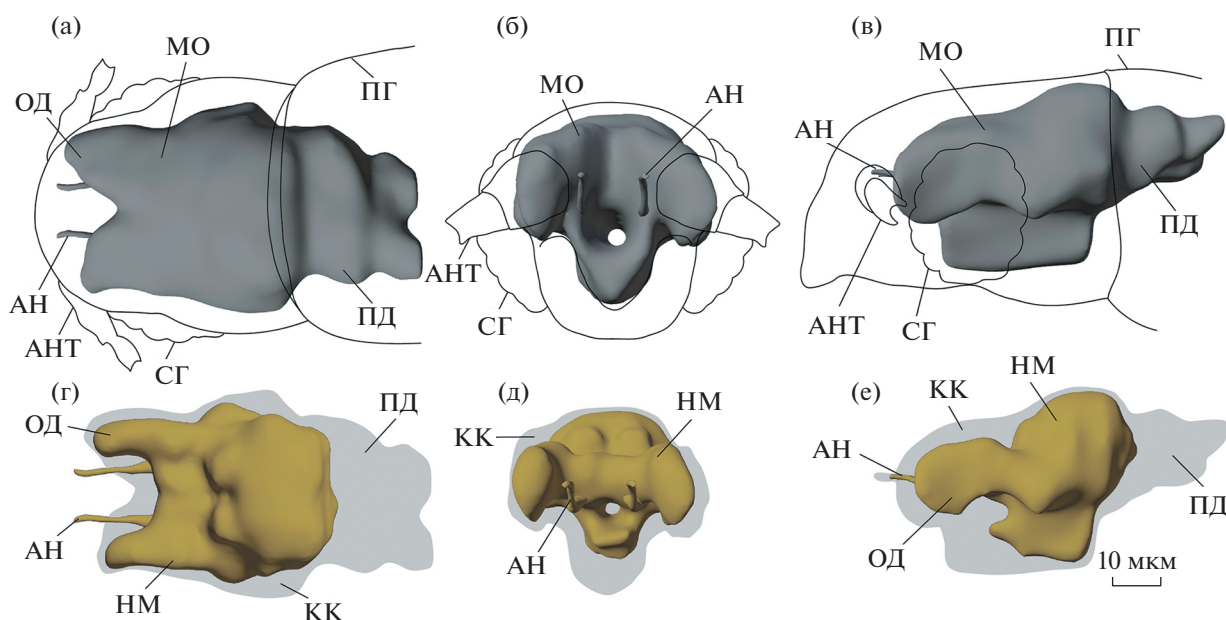


Рис. 1. Строения мозга *Scydosella musawasensis* (Ptiliidae), трехмерная реконструкция: (а), (г) – вид сверху; (б), (д) – вид спереди; (в), (е) – вид сбоку. (а) – (в) – общая топография мозга; (г) – (е) – соотношение клеточной коры и нейропилия. АН – антеннальный нерв; АНТ – антенны; КК – клеточная кора; МО – мозг; НМ – нейропилиль мозга; ОД – выступающие оптические доли мозга; ПГ – переднегрудь; ПД – задние протоцеребральные доли мозга; СГ – сложные глаза.

вычислены объемы тела, мозга, нейропилия и клеточной коры. Линейные размеры тел клеток были посчитаны исходя из площади клеточной коры и числа ядер на десяти равноудаленных срезах, равномерно охватывающих весь мозг. Число клеток вычислено на основе объема клеточной коры и среднего размера тел клеток.

Мозг *S. musawasensis* имеет вытянутую форму, в отличие от мозга родственной *Nanosella* sp., который имеет округлую и компактную форму [8], отмечается легкая асимметрия задних протоцеребральных долей. Задняя протоцеребральная часть мозга представлена исключительно клеточной корой, и, подобно строению мозга у других микрожесткокрылых, смещена в переднегрудной отдел [8] (рис. 1). Оптические доли представлены четырьмя нейропилиями: ламина (lamina ganglionaris), медулла (medulla externa), лобула (lobula) и лобулярная пластинка (lobula plate) (рис. 2). Медулла крупная, вытянутая в переднезадней плоскости, образует длинные выступы передней части мозга (рис. 1), по объему превышает все остальные оптические нейропили. Антеннальные доли крупные, вытянутые, имеют выраженную гломерулярную структуру. В области центрального комплекса идентифицируются вееровидное и эллипсоидное тела. В виду малого размера объекта идентификация протоцеребрального моста и грибовидных тел затруднена.

Абсолютный объем мозга составляет 0.045 нл, что в 2–3 раза меньше, чем у самых мелких из ра-

нее изученных жуков [17] и сходно с объемом мозга одного из мельчайших насекомых, *Megaphragma amaliphitanum* (0.041 нл). Несмотря на сходный с *M. amaliphitanum* размер тела и абсолютного объема мозга, *S. musawasensis* имеет значительный объем клеточной коры (рис. 2), составляющий около 42% от общего объема мозга. Таким образом, подтверждается правило нейропилярной константы, согласно которому у насекомых постоянное соотношение объемов нейропилия (60% от объема мозга) и клеточной коры (40% от объема мозга) [17]. При сравнимых размерах тела у *S. musawasensis* присутствует значительный объем клеточной коры, в то время как для имаго *M. amaliphitanum* характерна почти полная утрата до 97% ядер нейронов на поздних стадиях кукольного развития. Вероятно, что явление лизиса ядер нейронов, объясняющее нарушение нейропилярной константы в случае с *Megaphragma*, отсутствует у миниатюрных жесткокрылых.

Число клеток в мозге *S. musawasensis* составляет примерно 9500, при среднем диаметре около 1.25 мкм. Сходное число нейронов в мозге отмечено для мельчайшего из ранее изученных жесткокрылых *Nanosella* sp. (длина тела около 400 мкм, около 8000 клеток в мозге) [4].

Несмотря на малое число и размер нейронов, *S. musawasensis* обладают большим относительным объемом мозга, как и большинство других микронасекомых, за исключением отдельных ли-

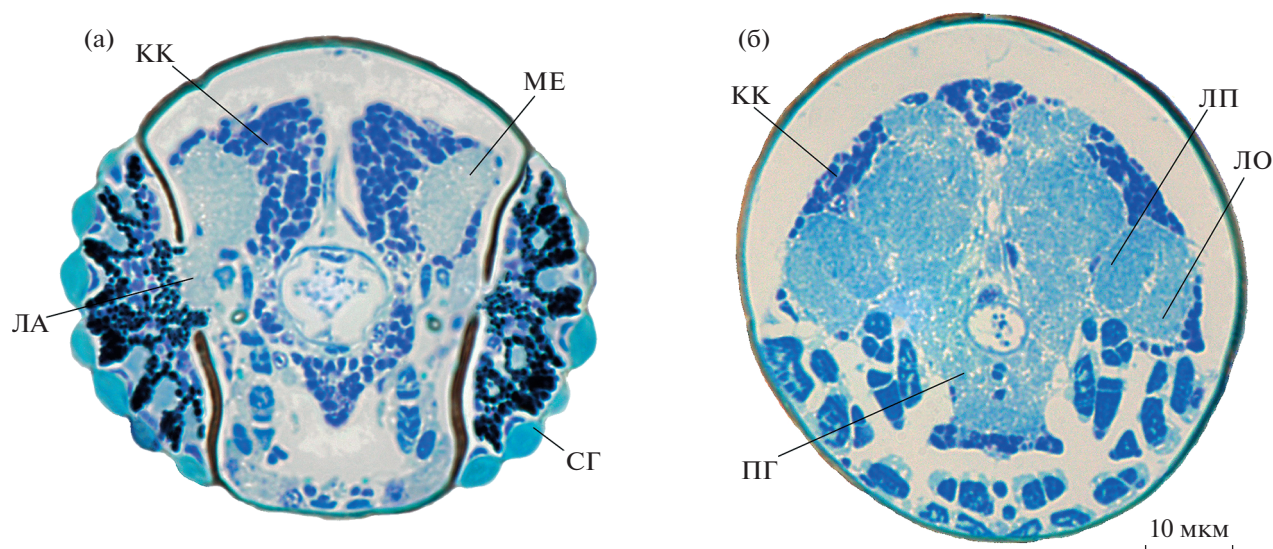


Рис. 2. Строение мозга *Scydosella musawasensis* (Ptiliidae), гистология: (а) – поперечный срез через сложные глаза; (б) – поперечный срез задней части головной капсулы. КК – клеточная кора; ЛА – ламина; МЕ – медулла; ЛО – лобула; ЛП – лобулярная пластинка; ПГ – подглоточный ганглий; СГ – сложные глаза.

ний *Trichogramma* [19] и *Nasonia* [20]. Относительный объем мозга *S. musawasensis* существенно больше, чем у крупных жесткокрылых [4], и составляет около 4%.

Таким образом, миниатюризация в разных группах насекомых по-разному влияет на строение мозга. У жесткокрылых и трипсов имеется широкая шея, что делает голову менее подвижной, а также позволяет мозгу не ограничиваться головной капсулой и частично смещаться в грудной отдел [4]. У перепончатокрылых, напротив, благодаря тонкой и узкой шее, голова более подвижная, а мозг оказывается строго ограничен головной капсулой и крайне компактизован [4]. Крайняя миниатюризация у *Megaphragma* привела к экстремальным адаптациям – редукциям ядер и тел нейронов, однако не отразилась на клеточном строении мозга у мельчайшей *Scydosella*.

Несмотря на крайнюю консервативность строения мозга, морфологические адаптации к миниатюризации могут существенно отличаться у насекомых с экстремально малым размером тела.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ, проект № 19-74-10019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Hanken J.* Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thori-us* (Amphibia, Plethodontidae): II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution // *Journal of Morphology*. 1983. V. 177. P. 255–268.
2. *Dunlop J.A.* Miniaturisation in Chelicerata // *Arthropod Structure and Development*. 2019. V. 48. P. 20–43.
3. *Gross V., Treffkorn S., Reichelt J., et al.* Miniaturization of tardigrades (water bears): Morphological and genomic perspectives // *Arthropod Structure and Development*. 2019. V. 48. P. 12–19.
4. *Polilov A.A.* At the size limit – effects of miniaturization in insects. Dordrecht: Springer; 2016.
5. *Minelli A., Fusco G.* No limits: Breaking constraints in insect miniaturization // *Structure and Development*. 2019. V. 48. P. 4–11.
6. *Eberhard W.G.* Miniaturized orb-weaving spiders: Behavioural precision is not limited by small size // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007. V. 274. P. 2203–2209.
7. *Niven J.E., Farris S.M.* Miniaturization of nervous systems and neurons // *Current Biology*. 2012. V. 22. P. R323–R329.
8. *Макарова А.А., Полилов А.А.* Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. I. Мельчайшие жесткокрылые – жуки-перокрылки (Coleoptera, Ptiliidae) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, С. 523–533.
9. *Migliaccio A.R.* Erythroblast enucleation // *Haematologica*. 2010. V. 95. P. 1985–1988.
10. *Moras M., Lefevre S.D., Ostuni M.A.* From erythroblasts to mature red blood cells: Organelle clearance in mammals // *Frontiers in Physiology*. 2017. V. 8. P. 1076.
11. *Mueller R.L., Gregory T.R., Gregory S.M., et al.* Genome size, cell size, and the evolution of enucleated erythrocytes in attenuate salamanders // *Zoology*. 2008. V. 111. P. 218–230.

12. Niimi G., Imada H. Observation of non-nucleated erythrocytes in the peripheral blood of medaka, *Oryzias latipes* // *Okajimas Folia Anatomica Japonica*. 2008. V. 85. P. 1–3.
13. Bozler J., Kacsóh B.Z., Bosco G. Nematocytes: Discovery and characterization of a novel anculeate hemocyte in *Drosophila falleni* and *Drosophila phalerata* // *PLoS One*. 2017. V. 12. P. e0188133.
14. Neves R.C., Reichert H. Microanatomy and development of the dwarf male of *Symbion pandora* (phylum Cycliophora): New insights from ultrastructural investigation based on serial section electron microscopy // *PLoS One*. 2015. V. 10. P. e0122364.
15. Polilov A.A. First record of *Megaphragma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in Columbia, and third animal species known to have anucleate neurons // *Journal of Hymenoptera Research*. 2017. V. 60. P. 181–185.
16. Polilov A.A. Anatomy of adult *Megaphragma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), one of the smallest insects, and new insight into insect miniaturization // *PLoS One*. 2017. V. 12. P. e0175566.
17. Polilov A.A., Makarova A.A. Constant neuropilar ratio in the insect brain // *Scientific Reports*. 2020. V. 10. P. 21426.
18. Polilov A.A. How small is the smallest? New record and remeasuring of *Scydosella musawasensis* Hall, 1999 (Coleoptera, Ptiliidae), the smallest known free-living insect // *Zookeys*. 2015. V. 526. P. 61–64.
19. van der Woude E., Smid H.M., Chittka L., et al. Breaking Haller's rule: Brain-body size isometry in a minute parasitic wasp // *Brain, Behavior and Evolution*. 2013. V. 81. P. 86–92.
20. Groothuis J., Smid H.M. *Nasonia* Parasitic wasps escape from Haller's rule by diphasic, partially isometric brain-body size scaling and selective neuropil adaptations // *Brain, Behavior and Evolution*. 2017. V. 90. P. 243–254.

STRUCTURE OF THE BRAIN OF THE SMALLEST COLEOPTERA

A. A. Makarova^{a,#} and A. A. Polilov^a

^a *Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

[#] *e-mail: amkrva@gmail.com*

Presented by Academician of the RAS V.V. Rozhnov

The structure of the brain of the smallest Coleoptera, *Scydosella musawasensis* Hall, 1999, is described for the first time. As in other extremely small beetles, the brain of *S. musawasensis* displays signs of miniaturization: displacement to the thorax, compactization, and a small number and size of the neurons. The body size of the studied smallest beetle is similar to that of the minute hymenopteran *Megaphragma*, which has a nearly anucleate nervous system, but the structure of the brain of the beetle is similar to those of large representatives of the order Coleoptera, and is characterized by the presence of a normal cell body rind.

Keywords: brain, miniaturization, Ptiliidae, *Scydosella*