

УДК 595.7, 591.18

ФОРМИРОВАНИЕ МОТОРНЫХ КОМАНД У НАСЕКОМЫХ: РОЛЬ СЕНСОРНОГО ОКРУЖЕНИЯ

© 2021 г. М. И. Жуковская,* И. Ю. Северина,** И. Л. Исавнина,***

А. Н. Князев

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
пр. Тореца, 44, С.-Петербург, 194223 Россия

*e-mail: mzhukovskaya@yahoo.com, **e-mail: severinaira@mail.ru,

***e-mail: inga_isavnina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.2020 г.

После доработки 4.08.2021 г.

Принята к публикации 4.08.2021 г.

Быстрое приспособление насекомых к изменениям в окружающей среде во многом обеспечивается пластичностью их реагирования на биологически значимые внешние сигналы. Формирование поведения нервной системой насекомого, как и других животных, состоит из сенсорного, интегративного и моторного компонентов. Сенсорная информация различных модальностей участвует в корректировке поведенческого ответа на всех этапах. Интегративный этап завершается формированием моторной команды, которая далее выполняется с помощью нервных цепей, координирующих работу мотонейронов. Подстройка работы моторных нервных центров к текущей обстановке происходит на двух уровнях: локальном и системном. Локальная подстройка обеспечивается обратными связями между проприоцепторами, передающими информацию о положении конечности, и моторными центрами. На системном уровне вклад экстерорецепторных сигналов о состоянии окружающей среды, обеспечивающих контроль работы командных нейронов, остается в значительной степени неисследованным, хотя именно он обеспечивает высокую пластичность поведения насекомого.

Ключевые слова: насекомые, поведение, сенсорные системы, локомоция.

DOI: 10.31857/S0367144521030047

Насекомые – класс членистоногих, представители которого освоили множество разнообразных местообитаний, в том числе благодаря поведенческим реакциям. Одна из важнейших составляющих экологической пластичности – способность насекомых активно выбирать подходящие для обитания участки и убежища, расширяя ареал (Кауфман, 1999; Abram et al., 2017; Blanckenhorn, 2018). Сложность и лабильность поведенческих реакций имеют существенное, если не определяющее, значение в эволюции насекомых разных таксономических групп, например сверчков (Orthoptera, Gryllidae) (Ghalichi et al., 2020), наездников (Hymenoptera, Ichneumonidae) (Каспарян, 1996) и общественных насекомых (Hunt, 2012). Механизмы, лежащие в основе поведения насекомого, обеспечивают тонкую подстройку его движений к сиомиутному

окружению, воспринимаемому распределенными по всему телу рецепторами. Распознавание разнообразных характеристик сигналов, поступающих из окружающей среды через сенсорные системы, необходимо для формирования сложных форм поведения насекомых, как и других высокоорганизованных животных. Компактная нервная система, состоящая из относительно небольшого по сравнению с позвоночными количества нейронов, делает насекомых удобной моделью для изучения нейронной организации и реализации поведения (Chow et al., 2011; Ayali et al., 2015). Недавно доказанная гомология нервной системы и ее некоторых отделов у позвоночных и насекомых (Strausfeld, Hirth, 2013; Barron, Klein, 2016) способствует использованию последних в качестве недорогих и удобных модельных объектов для изучения общих принципов организации двигательной активности у животных и человека. Необходимо отметить, что хотя нервная система, построенная на основе идентифицируемых нейронов, достигла наибольшего совершенства у насекомых, сходные элементы – Маунтеровские клетки и их гомологи, обеспечивающие реакцию избегания, – обнаружены также у низших позвоночных (Eaton et al., 2001).

Поведение насекомого имеет модульную иерархическую структуру, в основе которой лежат относительно жестко запрограммированные, обычно повторяющиеся элементы, как, например, при ходьбе, беге и полете. Такое поведение обеспечивается с помощью центральных генераторов паттерна (ЦГП), открытых 60 лет назад (Hughes, Wiersma, 1960) и активно исследуемых в настоящее время (Knebel et al., 2017; Bidaye et al., 2018). Эти нервные цепи организованы из относительно небольшого числа нейронов и могут работать изолированно, в отсутствие какого-либо сенсорного входа и нисходящих путей, либо испытывать воздействие афферентных или модулирующих элементов (Marder, 2005; Hustert, Mashaly, 2013; Ayali et al., 2015). ЦГП состоят из более мелких единиц, обеспечивающих элементарные акты, как, например, цикл сгибания-разгибания ноги при ходьбе. Внутреннее состояние организма насекомого, несомненно, часто определяет выбор одной из нескольких поведенческих программ. Ответ насекомого на сенсорную стимуляцию зависит от состояния голода или жажды (Wu et al., 2005; Farhan et al., 2013; Reisenman et al., 2013), уровня полового возбуждения и стадии полового цикла (Jang, 1995; Barroso et al., 2010; Rings, Goodwin, 2019). С возрастом у насекомого происходят значительные изменения в выборе моторных программ. Молодые половозрелые самки обычно более избирательны по отношению к самцам, отвечая только на сигналы молодых самцов, девственные самки старшего возраста реагируют на более широкий диапазон стимулов – триггеров копулятивного поведения (Verburgt et al., 2010; Жемчужников, Князев, 2011). По-видимому, такая подстройка обусловлена расширением сенсорного диапазона, запускающего положительный фонотаксис.

Модуляция в сенсорных системах

Проблеме пластичности работы периферических и центральных отделов сенсорных систем насекомых под действием как нервных, так и гуморальных влияний уделялось много внимания за последние 30 лет. Чувствительность клеток может меняться в результате повторной стимуляции, например, вследствие адаптации (Kaissling, 1987) или сенситизации (Guerrieri et al., 2016). В некоторых случаях реакции сенсорных клеток модулируются другими нейронами через синаптические контакты, в других – гуморально, посредством гормонов или гормоноподобных веществ (Капицкий, Жуковская,

2001; Meola, Sittertz-Bhatkar, 2002; Birmingham, Tauck, 2003; Schendzielorz et al., 2015; Zhukovskaya, Polyanovsky, 2017).

Адаптация рецепторных клеток – наиболее исследованная форма сенсорной пластичности. Она выражается в ослаблении ответа на продолжающуюся или повторную стимуляцию. Адаптация по внешним проявлениям может быть сходна с привыканием, неассоциативной формой обучения, которое не связано напрямую с сенсорными и моторными структурами (Scheiner, 2004; McDiarmide et al., 2009). Скорость адаптации определяет форму ответа рецепторной клетки на стимул: быстрая адаптация приводит к фазным ответам с выраженным пиком и последующим спадом активности, а медленная – к тоническим ответам. Традиционно адаптация рассматривается как обратная связь, приводящая к уменьшению активности рецептора или уменьшению усиления каскада трансдукции в рецепторной клетке. В обонятельных сенсорных нейронах насекомых адаптация наблюдается только в клетках, экспрессирующих обонятельные рецепторы (odorant receptors, OR), ключевую роль в этом процессе играет кальций, входящий через неселективные катионные каналы (Cao et al., 2016; Wicher, 2018). Обонятельные рецепторные клетки, несущие эволюционно более древние ионотропные рецепторы (ionotropic receptors, IR), не адаптируются к повторяющемуся стимулу (Cao et al., 2016). По-видимому, адаптация в обонятельных рецепторных клетках насекомых включает механизмы, не ограниченные взаимодействием рецепторного белка с одорантом, поскольку экспериментальная экспрессия рецепторов к двум разным одорантам в одной клетке приводила к ослаблению ответа на оба запаха после стимуляции одним из них (Nagel, Wilson, 2011). Эти данные были недавно подтверждены в работе Гуо с соавт. (Guo et al., 2017), которые показали, что состояние адаптации связано с дефосфорилированием корецептора ORCO (odorant receptor coreceptor) вследствие периода нейрональной активности, даже если она вызвана экспериментальной электрической стимуляцией.

Рецепторные клетки глаза насекомого при ответе на яркие вспышки света активируют ионные каналы TRP (transient receptor potential) и подобные им TRPL (TRP-like), через которые ионы кальция входят в клетку и уменьшают чувствительность этих каналов к их лиганду, диацилглицеролу, обеспечивая быстрое падение чувствительности клетки (Gu et al., 2005; Fain et al., 2010; Frolov, 2016). В механорецепторных клетках уменьшение ответной импульсации на повторяющуюся или продолжающуюся стимуляцию происходит вследствие изменений в области генератора нервных импульсов (French, Torkkeli, 1994; DiCaprio et al., 2002), поскольку электрическая стимуляция сенсорного нейрона приводит к сходным изменениям импульсной активности. Кроме того, механорецепторный белок, описанный у *Drosophila melanogaster* как NOMPC и принадлежащий к распространенному семейству TRP-белков (Поляновский, Алексеева, 2001), вероятно, тоже участвует в адаптации к механической стимуляции (Lee et al., 2010). Несмотря на существенные различия в физической природе, скорости распространения и механизмах рецепции сенсорных стимулов различной модальности, адаптация рецепторных клеток позволяет увеличить диапазон интенсивности воспринимаемых сигналов и выделять полезную информацию из фона (Laughlin, Hardie, 1978; Hildebrandt et al., 2015; Haney et al., 2018).

Нейрогуморальная регуляция рецепторных органов. В периоды повышенной активности в течение суток (Linn et al., 1994) и при поведенческих реакциях, связанных с возбужденным состоянием насекомого, например, при проявлении

ниях агрессии, в полете и при половом поведении (Adamo et al., 1995), нейрогормон октопамин, выделяющийся в гемолимфу, усиливает ответы обонятельных рецепторных клеток на запахи (Pophof, 2000; Капицкий, Жуковская, 2001; Zhukovskaya, Kapitsky, 2006; Жуковская, 2007; Vergoz et al., 2009; Zhukovskaya, 2012). Этот эффект связывают с механизмами адаптации, а именно, с повышением уровня циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) вследствие активации рецепторов октопамина на мембране рецепторной клетки, которое приводит к фосфорилированию корецептора ORCO, переводя его из адаптированного в неадаптированное состояние (Flecke, Stengl, 2009; Schendzielorz et al., 2012, 2015). Механорецепторы, обеспечивающие тактильную, слуховую и ветрочувствительность, также могут менять свою активность под действием нейрогуморальных влияний. Так, октопаминэргические, серотонинэргические и ГАМК-эргические интернейроны образуют слуховую эфферентную систему, регулирующую работу рецепторных клеток в Джонстоновом органе комара посредством нервной и нейрогуморальной передачи (Andres et al., 2016). Нейропептиды играют не менее существенную, чем биогенные амины, роль в подстройке такого мультисенсорного органа, как антенна, под текущие потребности насекомого (Latorre-Estivalis et al., 2020). Отдельная проблема поющего насекомого – чрезмерная стимуляция слуховой системы издаваемыми самим насекомым звуками. Она решается блокированием возбуждения при помощи нервной связи генератора песни и первого синаптического контакта слуховой системы как пресинаптически, так и постсинаптически (Ной, 2002).

Структурные изменения в рецепторных органах. Уменьшение выходного сигнала сенсорного нейрона может быть связано и со структурными изменениями рецепторной клетки. Так, обонятельные сенсорные нейроны дрозофилы не только меняют ответы на некоторые вещества при многократном предъявлении, но и уменьшают число синапсов на разветвлениях своих аксонов (Golovin et al., 2019). Прямое изменение чувствительности рецепторных клеток происходит вследствие регуляции экспрессии их рецепторных белков (Fox et al., 2001; Hill et al., 2019). Изменение уровня белков, участвующих в реакциях, протекающих в окружающих рецепторные клетки вспомогательных структурах, изменяет чувствительность к стимулу опосредованно (Zhou et al., 2009; Guerrieri et al., 2016). Другой механизм управления чувствительностью антеннальных хеморецепторных сенсилл состоит в секреции липофильной жидкости на поверхность антенны насекомого, которая затем удаляется при груминге, таким образом элиминируя молекулы запаха, адсорбированные на кутикуле, что улучшает временное разрешение сигнала (Жуковская, 2011; Böröczky et al., 2013; Wada-Katsumata, Schal, 2019). Изменения в распределении пигментных гранул в суперпозиционных глазах у большинства ночных насекомых увеличивают чувствительность к свету за счет уменьшения разрешающей способности (Грибакин, 1981; Narendra et al., 2016), иногда этот процесс сопровождается изменением геометрии омматидия (Immonen et al., 2014).

Первичные зоны обработки сенсорной информации в центральной нервной системе также подвержены модуляции сенсорными стимулами. Так, в антеннальные доли, обрабатывающие запаховые сигналы, интернейроны антеннального механорецепторного и двигательного центра (АММС) передают информацию о направлении и скорости ветра (Zeiner, Tichy, 1998; Han et al., 2005). Иннервирующий все гломерулы антеннальных долей мозга интернейрон, обнаруженный у табачной (*Heliothis virescens* Fabricius, 1777) и хлопковой (*Helicoverpa armigera* Hübner, 1808) совок, отвечает как на предъявление запаха, так и на ультразвук (Zhao et al., 2013), по-видимому, модули-

руя обонятельные ответы в присутствии ультразвукового сигнала хищника, летучей мыши. С другой стороны, Антон с соавт. (Anton et al., 2011) обнаружили, что проекционные нейроны, выходящие из антеннальных долей у египетской совки (*Spodoptera littoralis* Boisduval, 1833), сенситизируются на следующий день после стимуляции ультразвуковым сигналом летучей мыши. Первичная обработка звукового призывного сигнала сверчков *Gryllus bimaculatus* DeGeer, 1773 происходит в проторакальном ганглии с помощью омега-нейрона, который помимо призывного сигнала от тимпанального органа получает информацию от вибрационных рецепторов передней ноги (Wiese, 1981). Сходным образом нейрон (AN2), кодирующий ультразвуковые сигналы, тормозится виброрецепторами ноги (Kühne et al., 1984), но получает также информацию о движении воздуха от церкальной системы, которая суммируется с ответом на ультразвук (Someya, Ogawa, 2018). В отличие от рецепторных нейронов, способных либо быстро адаптироваться к сенсорным стимулам, на которые они настроены, либо медленно подстраиваться гуморальными влияниями, сенсорные нейроны центральной нервной системы (ЦНС) получают сигнал, в некоторой степени измененный мультисенсорной информацией, приходящей от соответствующих органов чувств. Медленные гуморальные влияния и адаптация, по-видимому, характерны для большинства нейронов, однако их крайне трудно отделить в ответах интернейронов на сенсорную стимуляцию от модуляции сенсорного нейрона (Hildebrandt et al., 2009). Таким образом, помимо передачи и обработки сенсорной информации главной модальности в сенсорных системах происходит подстройка к уровню и частоте следования сигналов с помощью механизма адаптации, а также модулирование передачи информации сигналами других органов чувств.

Мультисенсорная интеграция в ассоциативных центрах

Брюшная нервная цепочка. Сенсорная информация, приходящая в грудные и брюшные ганглии, ограничена механическими и контактными химическими сигналами, которые, взаимодействуя, создают соматотопическое представление, позволяющее выполнение точных рефлекторных движений (Laurent, 1986; Newland et al., 2000). В пределах каждого грудного ганглия сенсорные нейроны от рецепторов ноги проецируются к популяции импульсных локальных и интерганглионарных интернейронов, которые в свою очередь передают информацию моторным нейронам и безимпульсным локальным интернейронам (Burrows, Newland, 1993). Кроме этого, интернейроны грудных ганглиев получают предварительно обработанную в брюшных ганглиях информацию от рецепторов генитального аппарата самца или яйцеклада, а также от кутикулярных рецепторов брюшка. Гигантские восходящие нейроны, тело и дендриты которых располагаются в последнем брюшном ганглии, а аксоны достигают грудных ганглиев, получают сигналы от церкальных механорецепторов и обеспечивают реакцию избегания в ответ на стимуляцию церков (Westin et al., 1977). Обдувание церков у таракана при контакте конечностей с субстратом вызывает убежание, а без контакта – полет; стимуляция колоколовидных сенсилл ног при контакте с субстратом переключает поведение с одной программы на другую (Ritzmann et al., 1982; Libersat, 1991). Направление поворота таракана при реакции избегания определяется не только сигналами от церков насекомого, но и влиянием многих других сенсорных входов. Группа торакальных интернейронов, относящихся к нейронам типа А (Ritzmann et al., 1991), функционирует как интегративный центр, обрабатывая сенсорные сигналы разных модальностей (механорецепторные, звуковые, зрительные и др.)

и передавая их далее на мотонейроны, обеспечивающие движения ноги (Ritzmann et al., 1991; Северина и др., 2018). Нисходящие интернейроны, передающие обработанную информацию с ветрочувствительных и осязательных рецепторов головы, влияют на мембранный потенциал А-нейронов. Внезапное повышение освещенности может через нисходящие интернейроны влиять на реакцию избегания, изменяя направление поворота или длительность пробежки (Ritzmann et al., 1991).

Нельзя исключить и роль температурной сенсорной информации, модулирующей туловищные рефлексы, однако данные о терморепторных на теле крайне скудны и, по-видимому, ненадежны (Kerkut, Taylor, 1957; Reinouts van Haga, Mitchell, 1975; Ou, Clealand, 2019). Нагретые поверхности, излучающие электромагнитные волны в инфракрасном диапазоне, воспринимаются специальными ИК-рецепторами на теле жука *Merimna atrata* Gory et Laporte, 1837, представленными мультиполярными чувствительными нейронами (Schmitz et al., 2001; Hinz et al., 2018), или специализированными сенсиллами у клопов рода *Aradus* Fabricius, 1803 (Schmitz et al., 2010) и жуков *Melanophila acuminata* De Geer, 1774 (Gronenberg, Schmitz, 1999), для которых показаны связи с ганглионарными нейронами.

На уровне сегментарных ганглиев у насекомых возможно образование условных рефлексов (Eisenstein, Cohen, 1965; Aranda, Luco, 1969; Harris, Eisenstein, 1999), требующих ассоциации условного и безусловного сигналов.

Надглоточный ганглий. Сенсорная информация, поступающая в надглоточный ганглий (мозг), обрабатывается в оптических и антеннальных долях, оцеллярном центре, дорсальной доле дейтоцеребрума и затем поступает в ассоциативные центры. Высшие интегративные центры мозга насекомого, грибовидные тела, получают мультисенсорную информацию, при этом в их чашечки она поступает по отдельным сенсорным входам, которые передают частично модулированный на более ранних этапах сигнал, а многие интернейроны стебельков мультимодальны (Ganeshina, Menzel, 2001; Farris et al., 2013) Так, летящее насекомое использует зрительную информацию для анализа крена с помощью нейронов оптических ганглиев (Мазохин-Поршняков, 1977; Крап 1998); обонятельная информация о присутствии аттрактанта, приходящая из антеннальной доли дейтоцеребрума, улучшает оценку крена, выпрямляя и укорачивая траекторию движения у дрозophil с интактными грибовидными телами, а генетические манипуляции, нарушающие развитие или функционирование грибовидных тел, препятствуют этой связи (Chow, Frye, 2009; Chow et al., 2011). Грибовидные тела насекомых играют ключевую роль в образовании условных рефлексов, при этом информация об условном сигнале, поступающая в чашечки, должна совпасть по времени с активацией октопаминэргических, в случае положительного пищевого подкрепления, или дофаминэргических, при отрицательном подкреплении, интернейронов (Hammer, 1993; Vergoz et al., 2007; Perry, Barron, 2013; Awata et al., 2015; Haenicke et al., 2018). Следует отметить, что октопаминэргический нейрон пчелы VUMmx1, ключевой элемент системы положительного пищевого подкрепления, имеет разветвления в трех нейропилах, участвующих в обработке запаха: в гломерулах антеннальной доли, калликсах грибовидных тел и в латеральной протоцеребральной доле (Hammer, Menzel, 1998). Нейроны, выходящие из грибовидных тел (output neurons), передают информацию о подкреплении, т. е. обуславливают тип поведения – положительную или отрицательную реакцию на стимул, воспринимаемый органами чувств (Okada et al., 2007; Strube-Bloss et al., 2011; Aso et al., 2014). При изменении значения условного сигнала

ответ этих нейронов меняется в соответствии со вновь формируемым поведением (Berry et al., 2018).

Другие отделы протоцеребрума, не связанные напрямую с формированием условных рефлексов, также получают информацию от разных органов чувств. Особое место, как морфологически, так и физиологически, занимает центральное тело – протоцеребральная структура, состоящая из четырех элементов – веерообразного (веерообразного) тела, протоцеребрального мостф, эллипсоидного тела и парных нодулей (Turner-Evans, 2016). Так, веерообразное тело (fan-shaped body) интегрирует сенсорную и пространственную информацию, что обеспечивает привязку окружающих насекомых предметов с их сенсорными характеристиками, такими как форма, цвет, плоскость поляризации света и антеннальные тактильные стимулы, к определенному положению в пространстве (Strausfeld, 2013; Turner-Evans, 2017), что необходимо для формирования реакций, направленных на взаимодействие с окружающей средой. Латеральные добавочные доли (lateral accessory lobes) содержат билатеральные нейроны, обладающие импульсной активностью с разными частотами (высокой и низкой) и формирующие зигзагообразный полет или побежки при потере феромонного (Kanzaki et al., 1994; Namiki et al., 2014), а возможно, и других сигналов, к источнику которых движется насекомое. Некоторые из этих нейронов – ГАМК-эргические (Iwano et al., 2010), что указывает на участие реципрокного торможения в их работе.

Интеграция информации, поступающей от рецепторов разных модальностей, происходит и на других уровнях формирования поведения.

Приблизительно 200 пар нейронов надглоточного ганглия имеют нисходящие аксональные проекции в торакальные ганглии (Staudacher, 1998; Okada, 2003). У тараканов и сверчков дендриты нисходящих нейронов обнаружены во многих областях мозга, в том числе в латеральных и медиальных областях протоцеребрума, но их нет в оптических и антеннальных долях, грибовидном теле и в центральном комплексе. Таким образом, нисходящие нейроны связывают основные ассоциативные центры мозга (грибовидные тела и центральный комплекс) с торакальными ганглиями не напрямую, а через интернейроны премоторных областей (Staudacher, 1998; Okada, 2003). Среди нисходящих нейронов у стрекозы *Aeschna grandis* Linnaeus, 1758 есть нейроны, дендриты которых ветвятся непосредственно в нейропилях лобных глазков, обеспечивая быструю передачу информации об уровне освещенности и о положении головы к моторным центрам торакальных ганглиев для контроля полета (Северина и др., 2016).

Более 100 нейронов соединяют надглоточный и подглоточный ганглии (Kien, Altman, 1984). Нисходящие нейроны латеральных добавочных долей и, в большей степени, заднего склона (posterior slope) в основном дают проекции в подглоточном ганглии (Strausfeld et al., 1984; Namiki et al., 2018). Так, у медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 информация, передаваемая вкусовыми рецепторами ротовых органов, интегрируется с приходящими из грибовидных тел сигналами об условных стимулах, обеспечивая пластичность выученных реакций (Menzel, 2012). В значительной мере подглоточный ганглий и нижележащие структуры модулируют уже сформированные высшими интегративными центрами протоцеребрума программы поведения, меняя вероятность их запуска. Аксоны нисходящих интернейронов мозга нейрогуморально регулируются нейронами подглоточного ганглия, обеспечивая подстройку формирующихся моторных программ: их блокировка с помощью анестетиков или яда паразитической осы *Ampulex compressa* Fabricius, 1781 повышает порог запуска моторных про-

грамм, в особенности ходьбы, у таракана *Periplaneta americana* Linnaeus, 1758 (Gal, Libersat, 2010).

Сенсорная подстройка моторных программ

Формирование моторных команд на уровне грудных ганглиев, которые управляют конечностями и крыльями насекомого, непосредственно предшествует поведенческому акту и представляет собой последний этап интеграции мультисенсорной информации. По аксональным разветвлениям нейронов, приходящих из надплоточного и подплоточного ганглиев, в грудные ганглии поступает сигнал о поведенческой программе, выбранной на основе обработанной в высших ассоциативных центрах информации. Хотя двигательная активность насекомых обеспечивается центральными программами, контролируется она периферическими обратными связями.

Математическое моделирование ЦГП позволило определить минимальное число компонентов, позволяющее конечности не только преодолевать неровности субстрата, но и менять направление движения (Kukillaya et al., 2009). Изучению моторной программы ходьбы на шести ногах посвящено большое количество работ, в том числе в связи с прикладным значением этих исследований для конструирования шагающих роботов и управления ими. Физиологические механизмы сходны для всех ритмически организованных форм активности. Пейсмейкерные нейроны периодически генерируют нервные импульсы; с ними связаны другие, отвечающие на их сигналы клетки, модифицирующие ритм этих импульсов (Taylor, Lukowiak, 2000). В свою очередь, генераторы паттерна иннервируют мотонейроны. Однако нельзя исключить, что некоторые нейронные цепи лишены пейсмейкеров, а ритм создается за счет взаимодействия входящих в них нейронов (Calabrese, 1995). Отдельные ЦГП служат в качестве модулей при организации более сложных движений, при этом включение различных элементов в систему в значительной степени определяется нейрогуморальными влияниями (Pflüger, 2017). Ритм работы центрального генератора моторных единиц может изменяться, обеспечивая повороты при ходьбе, изменение скорости движения, приспособление к неровностям поверхности, по которой насекомое двигается (Горелкин и др., 2004, 2008, 2012; Büschges, Gruhn, 2007; Szczecinski et al., 2014; Ayali et al., 2015). Такая координация работы включает сенсорный вход от проприоцепторов конечностей, экспериментальное исключение которого ведет к нарушениям походки (Горелкин и др., 2012; Akaу et al., 2014). Изменение нагрузки на конечности, воспринимаемое сенсиллами лапки, подстраивает работу ЦГП, изменяя соотношение между фазой опоры конечности на субстрат и фазой движения конечности в воздухе (Zill et al., 2011, 2015). Хордотональные органы бедра также модулируют работу ЦГП, их влияние распространяется и на соседние ганглии, участвуя в координации движения конечностей (Ludwar et al., 2005). Морфологические особенности интернейронов в торакальных ганглиях американского таракана свидетельствуют о том, что корректировка ЦГП с помощью сенсорной информации от рецепторов соседних конечностей осуществляется в основном с помощью ипсилатеральных интерсегментарных нейронов, в то время как сигналы из головных ганглиев действуют через нисходящие контралатеральные интернейроны (Северина и др., 2018). Электрофизиологические данные, полученные в опытах на саранче, подтверждают эти представления (Knebel et al., 2017).

Сенсорная регуляция двигательной активности насекомых с помощью обратных связей с механорецепторами обеспечивает быструю координацию основных способов передвижения насекомых – ходьбы и полета (Tuthill, Wilson, 2016). Помимо ходьбы грудные ганглии насекомых участвуют в организации и других стереотипных форм поведения: переворачивание со спины на ноги и груминг (Zill, 1986). Переворачивание запускается только из положения «на спине» и заканчивается сразу после возвращения в нормальное положение, при этом координация движений ног значительно отличается от таковой при ходьбе. Груминг характеризуется меньшей скоординированностью движений, причем не все конечности участвуют в поведенческом акте. При груминге только простые движения в ответ на раздражение обеспечиваются локальными нервными цепями, тогда как более сложные скоординированные последовательности движений нуждаются в стимуляции командными интернейронами подглоточного ганглия (Zhukovskaya et al., 2013).

Полет, также управляемый грудными ганглиями, программируется отдельным ЦГП, однако может сопрягаться с ритмом ходьбы (Rillich et al., 2013). Интересно отметить, что при стимуляции пилокарпином, агонистом мускариновых рецепторов к ацетилхолину, деафферентированные препараты таракана *Periplaneta americana* показывают «фиктивную ходьбу» – паттерн активности, сходный с обычной ходьбой (Fuchs et al., 2011; Ayali et al., 2015). Деафферентированный препарат саранчи демонстрирует сопряженные ритмы ходьбы и полета под воздействием пилокарпина, тогда как тирамин хоть и инициирует активность обоих ЦГП, но их активность оказывается нескоординированной. Другой нейрого르몬, октопамин, запускает только полетную активность (Rillich et al., 2015). Тараканы, саранча и палочники относятся к группе ортоптероидных насекомых со сходным устройством грудных ганглиев, состоящих из гомологичных нейронов, следовательно, можно предположить, что межвидовые различия в процессах управления движениями связаны с нейрохимическими механизмами сопряжения отдельных сходных ЦГП и их подстройки к экологической нише вида. Таким образом, нервные цепи с общими элементами могут быть использованы для организации разных поведенческих программ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные позволяют заключить, что мультисенсорная информация по-разному участвует в формировании моторных программ у насекомых на разных уровнях: модулирующее влияние наиболее характерно для сенсорных областей и моторных цепей, в то время как в ассоциативных центрах происходит истинная межсенсорная интеграция, определяющая выбор ответа из поведенческого репертуара вида (рис. 1). Существует много данных и хорошее понимание того, какие механизмы участвуют в подстройке моторных программ к определенному типу локомоторной активности, информация о которой приходит от проприоцепторов и рецепторов конечностей. С другой стороны, понятно, что внешние условия существенно влияют как на поведение в целом, так и на отдельные моторные акты, однако нервные пути и механизмы этих влияний изучены недостаточно. Например, детальная информация о нейронных связях, обеспечивающих зрительный анализ при оптомоторных ответах у такого хорошо изученного объекта, как дрозофила, сочетается с недостаточным пониманием того, как обработанный зрительный сигнал изменяет двигательную активность мухи в оптомоторном барабане (Borgmann, Büschges, 2015; Borst,

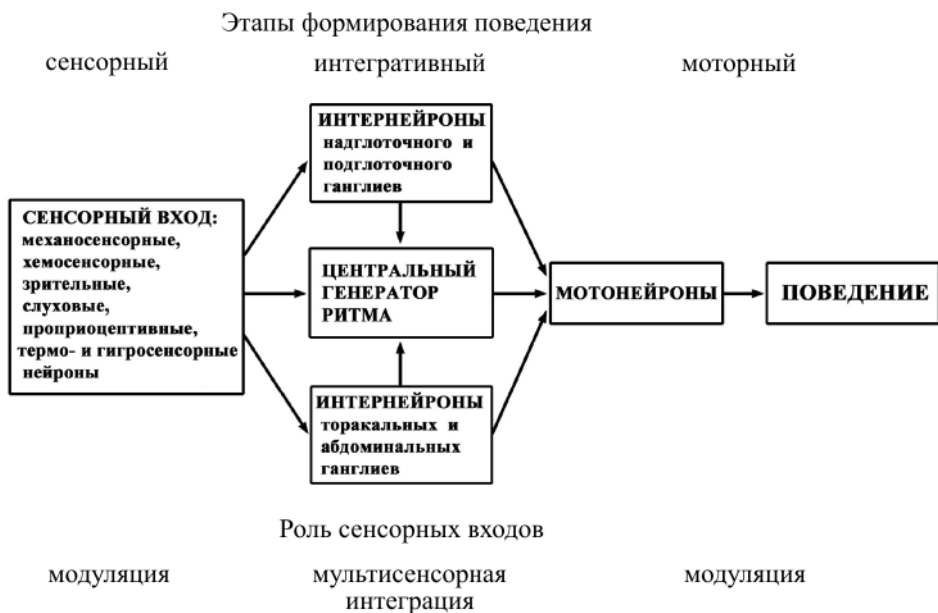


Рис. 1. Роль сенсорных стимулов на разных этапах формирования поведения насекомого (схема).

Helmstaedter, 2015). Известно, что контроль грудных ганглиев со стороны вышележащих отделов необходим для запуска или остановки ходьбы, однако какая именно сенсорная информация участвует в формировании этих сигналов – остается неясным (Bidaye et al., 2018). Нейроны, отвечающие на механическую стимуляцию антенны, предположительно определяют выбор направления движения у палочника (Ache et al., 2015) и таракана (Burdohan, Comer, 1996), однако их конкретные функции при взаимодействии с моторными центрами неизвестны. Приближающиеся темные объекты через нисходящий MDN-нейрон (нейрон лунной походки) нейрон, получающий информацию от зрительной системы, модулируют ЦПП конечностей во всех трех торакальных ганглиях, вызывая попячивание у дрозофилы (Sen et al., 2017). О важности зрительной информации для контроля движения свидетельствует также реакция замирания у таракана в ответ на ультрафиолетовую стимуляцию (Новикова и др., 2017).

У насекомых, близких таксономически, но занимающих разные экологические ниши, обычно можно идентифицировать нейроны в ЦНС, которые принято считать гомологичными – они занимают сходное положение и имеют почти идентичные рисунки ветвления дендритов и аксонов. Так, например, американский таракан *P. americana* и мадагаскарский таракан *Gromphadorhina portentosa* Schaum, 1853 обладают развитым церкальным аппаратом, механорецепторы которого переключаются в терминальном ганглии на интернейроны (называемые гигантскими нейронами), передающими информацию о стимуляции в головной мозг, давая коллатерали в грудных ганглиях. Считается, что такая нервная организация обеспечивает очень быструю реакцию, позволяя насекомому спастись от хищников. Все это кажется верным для американского таракана и полностью синантропного прусака *Blattella germanica* (Linnaeus, 1767),

но не подходит для мадагаскарского таракана, лишённого реакции избегания (Simpson et al., 1986). Электрофизиологические исследования ответов гигантских нейронов на потоки воздуха разной скорости показали, что как у летающих *P. americana* и *Blaberus craniifer* Burmeister, 1838, так и у нелетающих *G. portentosa* и *Blattella germanica* ответы демонстрируют увеличивающуюся с возрастанием скорости ветра частоту нервных импульсов, хотя небольшие различия между видами были обнаружены (McGory et al., 2014). По-видимому, различия в поведении этих видов обусловлены перенаправлением возбуждения, вызванного сенсорной стимуляцией церков, с реакции избегания на реакцию шипения, которое животное издает, резко выбрасывая воздух через дыхальца. Вероятно, в ходе эволюционной дивергенции таракановых наращивание массы оказалось выгодным для живущего в разлагающейся древесине *G. portentosa*, что привело к точечным перестройкам в ЦНС. Мадагаскарские тараканы стали популярным объектом для создания биороботов (Latif, Vozkurt, 2012), поскольку они могут нести достаточно большую нагрузку и их медленные движения легко отслеживаются, однако особенности их нейронной организации остаются практически неизученными.

Несмотря на большой интерес к проблеме организации поведения, сведений о нейробиологической организации двигательных реакций как основы поведения от клеточного до поведенческого уровня пока недостаточно. Для прогресса в понимании механизмов выбора поведенческой программы при определенных характеристиках окружающей среды, кодируемых органами чувств насекомого необходимы комплексные морфологические, поведенческие и физиологические исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках гостемы АААА-А18-118013090245-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горелкин В. С., Северина И. Ю. 2004. Роль центральных и периферических механизмов в контроле возбудимости сегментарных моторных центров у насекомых. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **40** (6): 508–513. <https://doi.org/10.1007/s10893-005-0019-1>
- Горелкин В. С., Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Свидерский В. Л. 2008. Влияние статической нагрузки на двигательное поведение таракана *Periplaneta americana* L. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **44** (3): 245–249. <https://doi.org/10.1134/S0022093008030046>
- Горелкин В. С., Северина И. Ю., Исавнина И. Л. 2012. О функциональной роли рецепторов конечностей таракана *Periplaneta americana* в системе управления ходьбой. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **48** (6): 577–581. <https://doi.org/10.1134/S0022093013030092>
- Грибакин Ф. Г. 1981. Механизмы фоторецепции насекомых. Л.: Наука, 213 с.
- Жемчужников М. К., Князев А. Н. 2011. Развитие полового и оборонительного поведения самок сверчков *Gryllus argentinus* Sauss. в предрепродуктивный и репродуктивный периоды имагинального онтогенеза. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 480–484. doi: 10.1134/S0022093011060093
- Жуковская М. И. 2007. Аминергическая регуляция феромонных сенсилл у таракана *Periplaneta americana* L. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **43** (3): 265–271. doi: 10.1134/S0022093007030064
- Жуковская М. И. 2011. Одорантзависимые изменения поверхностных кутикулярных выделений на антенне таракана *Periplaneta americana*. Сенсорные системы **25** (1): 78–86.
- Капицкий С. В., Жуковская М. И. 2001. Модуляция чувствительности к половому феромону у самца американского таракана *Periplaneta americana* L.: октопамин изменяет ответ сенсиллы. Сенсорные системы **15** (2): 147–154.
- Каспарян Д. Р. 1996. Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera). Энтомологическое обозрение **75** (4): 756–789.
- Кауфман Б. З. 1999. Фото-и термотреперентное поведение сверчков *Acheta domestica* L. и *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) в связи с некоторыми особенностями их эволюции. Энтомологическое обозрение **78** (1): 15–21.

- Мазохин-Поршняков Г. А. 1977. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Издательство Московского университета, 224 с.
- Новикова Е. С., Жуковская М. И. 2017. Реакция замирания под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*. Сенсорные системы **31** (1): 42–48.
- Поляновский А. Д., Алексеева Т. М. 2001. Механотрансдукция у беспозвоночных: молекулярные механизмы и ультраструктурные корреляты. Сенсорные системы **15** (2): 155–166.
- Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Князев А. Н. 2016. Топография восходящих и нисходящих нейронов над-глоточного, мезо- и метатаракальных ганглиев у древне- и новокрылых насекомых. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **52** (5): 362–370. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Князев А. Н. 2018. Межганглионарные таракальные нисходящие интернейроны таракана *Periplaneta americana*. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **54** (6): 421–427. doi: 10.1134/S0044452918060074
- Abram P. K., Boivin G., Moiroux J., Brodeur J. 2017. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews* **92** (4): 1859–1876. doi: 10.1111/brv.12312
- Ache J. M., Haupt S. S., Dürr V. 2015. A direct descending pathway informing locomotor networks about tactile sensor movement. *Journal of Neuroscience* **35** (9): 4081–4091. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3350-14.2015>
- Adamo S. A., Linn C. E., Hoy R. R. 1995. The role of neurohormonal octopamine during “fight or flight” behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Experimental Biology* **198**: 1691–1700. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.8.1691>
- Akay T., Tourtellotte W. G., Arber S., Jessell T. M. 2014. Degradation of mouse locomotor pattern in the absence of proprioceptive sensory feedback. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **111** (47): 16877–16882. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419045111>
- Anton S., Evengard K., Barrozo R. B., Anderson P., Skals N. 2011. Brief predator sound exposure elicits behavioral and neuronal long-term sensitization in the olfactory system of an insect. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **108**: 3401–3405. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008840108>
- Aranda L. C., Luco J. V. 1969. Further studies on an electric correlate to learning. Experiments in an isolated insect ganglion. *Physiology & Behaviour* **4**: 133–136. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(69\)90068-7](https://doi.org/10.1016/0031-9384(69)90068-7)
- Aso Y., Sitaraman D., Ichinose T., Kaun K. R., Vogt K., Belliart-Guérin G., Plaçais P. Y., Robie A. A., Yamagata N., Schnaitmann C., Rowell W. J., Johnston R. M., Ngo T. B., Chen N., Korff W., Nitabach M. N., Heberlein U., Preat T., Branson R. M., Tanimoto H., Rubin G. M. 2014. The neuronal architecture of the mushroom body provides a logic for associative learning. *eLife* **3**: e04577. doi: 10.7554/eLife.04580
- Awata H., Watanabe T., Hamanaka Y., Mito T., Noji S., Mizunami M. 2015. Knockout crickets for the study of learning and memory: Dopamine receptor Dop1 mediates aversive but not appetitive reinforcement in crickets. *Scientific Reports* **5**: 15885. doi: 10.1038/srep15885 (2015).
- Ayali A., Borgmann A., Buschges A., Couzin-Fuchs E., Gruhn S. D., Holmes P. 2015. The comparative investigation of the stick insect and cockroach models in the study of insect locomotion. *Current Opinion in Insect Science* **12**: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.07.004>
- Barron A. B., Klein C. 2016. What insects can tell us about the origins of consciousness. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **113** (18): 4900–4908. <https://doi.org/10.1073/pnas.1520084113>
- Barroso J. G., Pedro L. M., Gonçalves M. A., Figueiredo A. C., Miguel M. G., Almeida M. L. 2010. Toxic effects of three essential oils on *Ceratitis capitata*. *Journal of Essential Oil Bearing Plants* **13**: 191–199. <https://doi.org/10.1080/0972060X.2010.10643811>
- Berry J. A., Phan A., Davis R. L. 2018. Dopamine neurons mediate learning and forgetting through bidirectional modulation of a memory trace. *Cell Reports* **25** (3): 651–662. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.09.051>
- Bidaye S. S., Bockemühl T., Büschges A. 2018. Six-legged walking in insects: how CPGs, peripheral feedback, and descending signals generate coordinated and adaptive motor rhythms. *Journal of Neurophysiology* **119** (2): 459–475. <https://doi.org/10.1152/jn.00658.2017>
- Birmingham J. T., Tauck D. L. 2003. Neuromodulation in invertebrate sensory systems: from biophysics to behavior. *Journal of Experimental Biology* **206**: 3541–3546. <https://doi.org/10.1242/jeb.00601>
- Blanckenhorn W. U. 2018. Behavioral, plastic, and evolutionary responses to a changing world. In: A. Córdoba-Aguilar, D. González-Tokman, I. González-Santoyo (eds). *Insect Behavior: From Mechanisms to Ecological and Evolutionary Consequences*. Oxford University Press, p. 292–308. doi: 10.1093/oso/9780198797500.003.0019
- Borgmann A., Büschges A. 2015. Insect motor control: methodological advances, descending control and inter-leg coordination on the move. *Current Opinion in Neurobiology* **33**: 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.12.010>

- Böröczky K., Wada-Katsumata A., Batchelor D., Zhukovskaya M., Schal C. 2013. Insects groom their antennae to enhance olfactory acuity. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **110** (9): 3615–3620. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212466110>
- Borst A., Helmstaedter M. 2015. Common circuit design in fly and mammalian motion vision. *Nature Neuroscience* **18**: 1067–1076. <https://doi.org/10.1038/nn.4050>
- Burdohan J. A., Comer C. M. 1996. Cellular organization of an antennal mechanosensory pathway in the cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Neuroscience* **16**: 5830–5843. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-18-05830>
- Burrows M., Newland P. L. 1993. Correlation between the receptive fields of locust interneurons, their dendritic morphology, and the central projections of mechanosensory neurons. *Journal of Comparative Neurology* **329** (3): 412–426. <https://doi.org/10.1002/cne.903290311>
- Büsches A., Gruhn M. 2007. Mechanosensory feedback in walking: from joint control to locomotor patterns. *Advances in Insect Physiology* **27** (12): 3285–3294. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34004-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34004-6)
- Calabrese R. L. 1995. Oscillation in motor pattern-generating networks. *Current Opinion in Neurobiology* **5** (6): 816–823. [https://doi.org/10.1016/0959-4388\(95\)80111-1](https://doi.org/10.1016/0959-4388(95)80111-1)
- Cao L. H., Jing B. Y., Yang D., Zeng X., Shen Y., Tu Y., Luo D.G. 2016. Distinct signaling of *Drosophila* chemoreceptors in olfactory sensory neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113** (7): E902–E911. <https://doi.org/10.1073/pnas.1518329113>
- Chow D. M., Frye M. A. 2009. The neuro-ecology of resource localization in *Drosophila*: behavioral components of perception and search. *Fly (Austin)* **3**: 50–61. <https://doi.org/10.4161/fly.3.1.7775>
- Chow D. M., Theobald J. C., Frye M. A. 2011. An olfactory circuit increases the fidelity of visual behavior. *Journal of Neuroscience* **31** (42): 15035–15047. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1736-11.2011>
- DiCaprio R. A., Wolf H., Büsches A. 2002. Activity-dependent sensitivity of proprioceptive sensory neurons in the stick insect femoral chordotonal organ. *Journal of Neurophysiology* **88** (5): 2387–2398. <https://doi.org/10.1152/jn.00339.2002>
- Eaton R. C., Lee R. K. K., Foreman M. B. 2001. The Mauthner cell and other identified neurons of the brainstem escape network of fish. *Progress in Neurobiology* **63** (4): 467–485. [https://doi.org/10.1016/S0301-0082\(00\)00047-2](https://doi.org/10.1016/S0301-0082(00)00047-2)
- Eisenstein E. M., Cohen M. J. 1965. Learning in an isolated prothoracic insect ganglion. *Animal Behaviour* **13**: 104–108. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(65\)90079-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(65)90079-5)
- Fain G. L., Hardie R., Laughlin S. B. 2010. Phototransduction and the evolution of photoreceptors. *Current Biology* **20** (3): R114–R124. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.12.006>
- Farhan A., Gulati J., Große-Wilde E., Vogel H., Hansson B. S., Knaden M. 2013. The CCHamide 1 receptor modulates sensory perception and olfactory behavior in starved *Drosophila*. *Scientific Reports* **3** (1): 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep02765>
- Farris S. M. 2013. Evolution of complex higher brain centers and behaviors: behavioral correlates of mushroom body elaboration in insects. *Brain, Behavior and Evolution* **82** (1): 9–18. <https://doi.org/10.1159/000352057>
- Flecke C., Stengl M. 2009. Octopamine and tyramine modulate pheromone-sensitive olfactory sensilla of the hawkmoth *Manduca sexta* in a time-dependent manner. *Journal of Comparative Physiology A* **195**: 529–545. doi: 10.1007/s00359-009-0429-4
- Fox A. N., Pitts R. J., Robertson H. M., Carlson J., Zwiebel L. J. 2001. Candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* and evidence of down-regulation in response to blood feeding. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **98**: 14693–14697. <https://doi.org/10.1073/pnas.261432998>
- French A. S., Torkkeli P. H. 1994. The basis of rapid adaptation in mechanoreceptors. *Physiology* **9** (4): 158–161. <https://doi.org/10.1152/physiologyonline.1994.9.4.158>
- Frolov R. V. 2016. Current advances in invertebrate vision: insights from patch-clamp studies of photoreceptors in apposition eyes. *Journal of Neurophysiology* **116**: 709–723. <https://doi.org/10.1152/jn.00288.2016>
- Frye M. A. 2010. Multisensory systems integration for high-performance motor control in flies. *Current Opinion in Neurobiology* **20** (3): 347–352. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.002>
- Fuchs E., Holmes P., Kiemel T., Ayali A. 2011. Inter-segmental coordination of cockroach locomotion: adaptive control of centrally coupled pattern generator circuits. *Frontiers in Neural Circuits* **4**: 125. <https://doi.org/10.3389/fncir.2010.00125>
- Gal R., Libersat F. 2010. On predatory wasps and zombie cockroaches: Investigations of free will and spontaneous behavior in insects. *Communicative and Integrative Biology* **3** (5): 458–461. <https://doi.org/10.4161/cib.3.5.12472>
- Ganeshina O., Menzel R. 2001. GABA immunoreactive neurons in the mushroom bodies of the honeybee: An electron microscopic study. *Journal of Comparative Neurology* **437**: 335–349. <https://doi.org/10.1002/cne.1287>

- Ghalichi N. S., Heinen-Kay J. L., Zuk M. 2020. Acoustic experience interacts with perceived risk of predation in shaping female response in crickets. *Journal of Insect Behavior* **33**: 38–47. <https://doi.org/10.1007/s10905-020-09744-y>
- Golovin R. M., Vest J., Vita D. J., Broadie K. 2019. Activity-dependent remodeling of *Drosophila* olfactory sensory neuron brain innervation during an early-life critical period. *Journal of Neuroscience* **39** (16): 2995–3012. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2223-18.2019>
- Gronenberg W., Schmitz H. 1999. Afferent projections of infrared-sensitive sensilla in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae). *Cell and Tissue Research* **297** (2): 311–318.
- Gu Y., Oberwinkler J., Postma M., Hardie R. C. 2005. Mechanisms of light adaptation in *Drosophila* photoreceptors. *Current Biology* **15**: 1228–1234. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.05.058>
- Guerrieri E., Giorgini M., Cascone P., Carpenito S., van Achterberg C. 2016. Species diversity in the parasitoid genus *Asobara* (Hymenoptera: Braconidae) from the native area of the fruit fly pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *PLoS ONE* **11** (2): e0147382. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147382>
- Guo H., Kunwar K., Smith D. 2017. Odorant receptor sensitivity modulation in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience* **37** (39): 9465–9473. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1573-17.2017>
- Haenicke J., Yamagata N., Zwaka H., Nawrot M., Menzel R. 2018. Neural correlates of odor learning in the presynaptic microglomerular circuitry in the honeybee mushroom body calyx. *eNeuro* **5** (3): 1–13. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0128-18.2018>
- Hammer M. 1993. An identified neuron mediates the unconditioned stimulus in associative olfactory learning in honeybees. *Nature* **366**: 59–63. <https://doi.org/10.1038/366059a0>
- Hammer M., Menzel R. 1998. Multiple sites of associative odor learning as revealed by local brain microinjections of octopamine in honeybees. *Learning and Memory* **5** (1): 146–156.
- Han Q., Hansson B. S., Anton S. 2005. Interactions of mechanical stimuli and sex pheromone information in antennal lobe neurons of a male moth, *Spodoptera littoralis*. *Journal of Comparative Physiology A* **191** (6): 521–528. doi: 10.1007/s00359-005-0618-8
- Haney S., Saha D., Raman B., Bazhenov M. 2018. Differential effects of adaptation on odor discrimination. *Journal of Neurophysiology* **120**: 171–185. <https://doi.org/10.1152/jn.00389.2017>
- Harris J. T., Eisenstein E. M. 1999. Transfer of learned information between ganglia in the insect ventral nerve cord. *Behavioural Brain Research* **103** (2): 211–217. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00039-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00039-X)
- Hildebrandt K. J., Benda J., Hennig R. M. 2009. The origin of adaptation in the auditory pathway of locusts is specific to cell type and function. *Journal of Neuroscience* **29** (8): 2626–2636. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4800-08.2009>
- Hildebrandt K. J., Benda J., Hennig R. M. 2015. Computational themes of peripheral processing in the auditory pathway of insects. *Journal of Comparative Physiology A* **201** (1): 39–50. doi: 10.1007/s00359-014-0956-5
- Hill S. R., Ghaninia M., Ignell R. 2019. Blood meal induced regulation of gene expression in the maxillary palps, a chemosensory organ of the mosquito *Aedes aegypti*. *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**: 336. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00336>
- Hinz M., Klein A., Schmitz A., Schmitz H. 2018. The impact of infrared radiation in flight control in the Australian “firebeetle” *Merimna atrata*. *PLoS ONE* **13** (2): e0192865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192865>
- Hoy R. 2002. Neurobiology: tuning in by turning off. *Nature* **418** (6900): 831–832. <https://doi.org/10.1038/418831a>
- Hughes G. M., Wiersma C. A. G. 1960. The co-ordination of swimmeret movements in the crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). *Journal of Experimental Biology* **37**: 657–670. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.4.657>
- Hunt J. H. 2012. A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality. *Journal of Evolutionary Biology* **25** (1): 1–19. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02421.x>
- Hustert R., Mashaly A. M. 2013. Spontaneous behavioral rhythms in the isolated CNS of insects – Presenting new model systems. *Journal of Physiology – Paris* **107** (1–2): 147–151. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.05.001>
- Immonen E. V., Ignatova I., Gislén A., Warrant E., Vähäsöyrinki M., Weckström M., Frolov R. 2014. Large variation among photoreceptors as the basis of visual flexibility in the common backswimmer. *Proceeding of the Royal Society B* **281**: 20141177. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1177>
- Iwano M., Hill E. S., Mori A., Mishima T., Mishima T., Ito K., Kanzaki R. 2010. Neurons associated with the flip-flop activity in the lateral accessory lobe and ventral protocerebrum of the silkworm moth brain. *Journal of Comparative Neurology* **518**: 366–388. <https://doi.org/10.1002/cne.22224>
- Jang E. B. 1995. Effects of mating and accessory gland injections on olfactory-mediated behavior in the female Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Journal of Insect Physiology* **41** (8): 705–710. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(95\)00015-M](https://doi.org/10.1016/0022-1910(95)00015-M)
- Kaissling K. E., Zack Strausfeld C., Rumbo E. R. 1987. Adaptation processes in insect olfactory receptors. Mechanisms and behavioral significance. *Annals of the New York Academy of Sciences* **510**: 104–112. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb43475.x>

- Kanzaki R., Ikeda A., Shibuya T. 1994. Morphological and physiological properties of pheromone-triggered flipflopping descending interneurons of the male silkworm moth, *Bombyx mori*. *Journal of Comparative Physiology A* **175**: 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb43475.x>
- Kerkut G. A., Taylor B. 1957 A temperature receptor in the tarsus of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Experimental Biology* **34**: 486–493.
- Kien J., Altman J. S. 1984. Descending interneurons from the brain and subesophageal ganglia and their roles in the control of locust behaviour. *Journal of Insect Physiology* **30**: 59–72. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90108-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90108-2)
- Knebel D., Ayali A., Pflüger H. J., Rillich J. 2017. Rigidity and flexibility: the central basis of inter-leg coordination in the locust. *Frontiers in Neural Circuits* **10**: 112. <https://doi.org/10.3389/fncir.2016.00112>
- Krapp H. G., Hengstenberg B., Hengstenberg R. 1998. Dendritic structure and receptive-field organization of optic flow processing interneurons in the fly. *Journal of Neurophysiology* **79** (4): 1902–1917.
- Kühne R., Silver S., Lewis B. 1984. Processing of vibratory and acoustic signals by ventral cord neurons in the cricket *Gryllus campestris*. *Journal of Insect Physiology* **30**: 575–585. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90086-6](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90086-6)
- Kukillaya R., Proctor J., Holmes P. 2009. Neuromechanical models for insect locomotion: Stability, maneuverability, and proprioceptive feedback. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* **19** (2): 026107. <https://doi.org/10.1063/1.3141306>
- Latif T., Bozkurt A. 2012. Line following terrestrial insect biobots. Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. doi: 10.1109/embc.2012.6346095.
- Latorre-Estivalis J. M., Sterkel M., Ons S., Lorenzo M. G. 2020. Transcriptomics supports local sensory regulation in the antenna of the kissing-bug *Rhodnius prolixus*. *BMC Genomics* **21** (1): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6514-3>
- Laughlin S. B., Hardie R. C. 1978. Common strategies for light adaptation in the peripheral visual systems of fly and dragonfly. *Journal of Comparative Physiology* **128** (4): 319–340.
- Laurent G. 1986. Thoracic intersegmental interneurons in the locust with mechanoreceptive inputs from a leg. *Journal of Comparative Physiology A* **159**: 171–186. <https://doi.org/10.1007/BF00612300>
- Lee J., Moon S., Cha Y., Chung Y. D. 2010. *Drosophila* TRPN (= NOMPC) channel localizes to the distal end of mechanosensory cilia. *PLoS ONE* **5** (6): e11012. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011012>
- Libersat F., Hoy R. R. 1991. Ultrasonic startle behavior in bushcrickets (Orthoptera; Tettigoniidae). *Journal of Comparative Physiology A* **169** (4): 507–514. doi: 10.1007/BF00197663
- Linn C. E. Jr., Poole K. R., Roelofs W. L. 1994. Studies on biogenic amines and their metabolites in nervous tissue and hemolymph of adult male cabbage looper moths. I. Quantitation of photoperiod changes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology* **108** (1): 73–85. [https://doi.org/10.1016/1367-8280\(94\)90092-2](https://doi.org/10.1016/1367-8280(94)90092-2)
- Ludwar B. C., Göritz M. L., Schmidt J. 2005. Intersegmental coordination of walking movements in stick insects. *Journal of Neurophysiology* **93** (3): 1255–1265. <https://doi.org/10.1152/jn.00727.2004>
- Marder E., Bucher D., Schulz D. J., Taylor A. L. 2005. Invertebrate central pattern generation moves along. *Current Biology* **15** (17): R685–R699. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.08.022>
- McDiarmid T. A., Yu A. J., Rankin C. H. 2019. Habituation is more than learning to ignore: multiple mechanisms serve to facilitate shifts in behavioral strategy. *BioEssays* **41** (9): 1900077. <https://doi.org/10.1002/bies.201900077>
- McGorry C. A., Newman C. N., Triplehorn J. D. 2014. Neural responses from the wind-sensitive interneuron population in four cockroach species. *Journal of Insect Physiology* **66**: 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.05.017>
- Menzel R. 2012. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Reviews Neuroscience* **13** (11): 758. <https://doi.org/10.1038/nrn3357>
- Menzel R., Knaut R. 1973. Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Comparative Physiology A* **86**: 125–138. <https://doi.org/10.1007/BF00702533>
- Meola S. M., Sittertz-Bhatkar H. 2002. Neuroendocrine modulation of olfactory sensory neuron signal reception via axo-dendritic synapses in the antennae of the mosquito, *Aedes aegypti*. *Journal of Molecular Neuroscience* **18**: 239–245. <https://doi.org/10.1385/JMN:18:3:239>
- Nagel K. I., Wilson R. I. 2011. Biophysical mechanisms underlying olfactory receptor neuron dynamics. *Nature Neuroscience* **14** (2): 208–216. <https://doi.org/10.1038/nn.2725>
- Namiki S., Iwabuchi S., Pansopha Kono P., Kanzaki R. 2014. Information flow through neural circuits for pheromone orientation. *Nature Communications* **5**: 5919. <https://doi.org/10.1038/ncomms6919>
- Namiki S., Wada S., Kanzaki R. 2018. Descending neurons from the lateral accessory lobe and posterior slope in the brain of the silkworm *Bombyx mori*. *Scientific Reports* **8** (1): 9663. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27954-5>

- Narendra A., Greiner B., Ribí W. A., Zeil J. 2016. Light and dark adaptation mechanisms in the compound eyes of *Myrmecia* ants that occupy discrete temporal niches. *Journal of Experimental Biology* **219** (16): 2435–2442. <https://doi.org/10.1242/jeb.142018>
- Newland P. L., Rogers S. M., Gaaboub I., Matheson T. 2000. Parallel somatotopic maps of gustatory and mechanosensory neurons in the central nervous system of an insect. *Journal of Comparative Neurology* **425** (1): 82–96. [https://doi.org/10.1002/1096-9861\(20000911\)425:1<82::AID-CNE8>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/1096-9861(20000911)425:1<82::AID-CNE8>3.0.CO;2-5)
- Okada R., Sakura M., Mizunami M. 2003. Distribution of dendrites of descending neurons and its implications for the basic organization of the cockroach brain. *Journal of Comparative Neurology* **458**: 158–174. <https://doi.org/10.1002/cne.10580>
- Okada R., Rybak J., Manz G., Menzel R. 2007. Learning-related plasticity in PE1 and other mushroom body-extrinsic neurons in the honeybee brain. *Journal of Neuroscience* **27** (43): 11736–11747. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2216-07.2007>
- Ou J., Cleland C. L. 2019. Escape strategies of the Madagascar hissing cockroach (*Gromphadorhina portentosa*) in response to looming and localized heat stimuli. *Journal of Insect Behavior* **32** (4–6): 315–323. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09737-6>
- Perry C. J., Barron A. B. 2013. Neural mechanisms of reward in insects. *Annual Review of Entomology* **58**: 543–562. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153631>
- Pflüger H. J. 2017. Motor pattern selection and initiation in invertebrates with an emphasis on insects. In: S. L. Hooper, A. Büschges (eds). *Neurobiology of Motor Control: Fundamental Concepts and New Directions*. Hoboken: John Wiley and Sons, p. 195–223.
- Pophof B. 2000. Octopamine modulates the sensitivity of silkworm pheromone receptor neurons. *Journal of Comparative Physiology A* **186**: 307–313. <https://doi.org/10.1007/s003590050431>
- Reinouts Van Haga H., Mitchell B. 1975. Temperature receptors on tarsi of the tsetse fly *Glossina morsitans* West. *Nature* **255**: 225–226. <https://doi.org/10.1038/255225a0>
- Reisenman C. E., Riffell J. A., Duffy K., Pesque A. 2013. Species-specific effects of herbivory on the oviposition behavior of the moth *Manduca sexta*. *Journal of Chemical Ecology* **39** (1): 76–89. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0228-1>
- Rillich J., Stevenson P. A. 2015. Releasing stimuli and aggression in crickets: octopamine promotes escalation and maintenance but not initiation. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **9**: 95. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00095>
- Rillich J., Stevenson P. A., Pflueger H. J. 2013. Flight and walking in locusts – cholinergic co-activation, temporal coupling and its modulation by biogenic amines. *PLoS One* **8** (5): e62899. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062899>
- Rind F. C., Bramwell D. I. 1996. Neural network based on the input organization of an identified neuron signaling impending collision. *Journal of Neurophysiology* **75** (3): 967–985. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.75.3.967>
- Rings A., Goodwin S. F. 2019. To court or not to court – a multimodal sensory decision in *Drosophila* males. *Current Opinion in Insect Science* **35**: 48–53. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.06.009>
- Ritzmann R. E., Pollack A. J., Tobias M. L. 1982. Flight activity mediated by intracellular stimulation of dorsal giant interneurons of the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Physiology* **147** (3): 313–322. <https://doi.org/10.1007/BF00609665>
- Ritzmann R. E., Pollack A. J., Hudson S. E., Hyvonen A. 1991. Convergence of multi-modal sensory signals at thoracic interneurons of the escape system of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Brain Research* **563**: 175–183. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(91\)91531-5](https://doi.org/10.1016/0006-8993(91)91531-5)
- Scheiner R. 2004. Responsiveness to sucrose and habituation of the proboscis extension response in honey bees. *Journal of Comparative Physiology A* **190** (9): 727–733. doi: 10.1007/s00359-004-0531-6
- Schendzielorz T., Peters W., Boekhoff I., Stengl M. 2012. Time of day changes in cyclic nucleotides are modified via octopamine and pheromone in antennae of the Madeira cockroach. *Journal of Biological Rhythms* **27**: 388–397. <https://doi.org/10.1177/0748730412456265>
- Schendzielorz T., Schirmer K., Stolte P., Stengl M. 2015. Octopamine regulates antennal sensory neurons via daytime-dependent changes in cAMP and IP3 levels in the hawkmoth *Manduca sexta*. *PLoS One* **10** (3): e0121230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121230>
- Schmitz H., Schmitz A., Bleckmann H. 2001. Morphology of a thermosensitive multipolar neuron in the infrared organ of *Merimna atrata* (Coleoptera, Buprestidae). *Arthropod Structure and Development* **30** (2): 99–111. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(01\)00028-7](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(01)00028-7)
- Schmitz A., Schätzel H., Schmitz H. 2010. Distribution and functional morphology of photomechanic infrared sensilla in flat bugs of the genus *Aradus* (Heteroptera, Aradidae). *Arthropod Structure and Development* **39** (1): 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.10.007>
- Sen R., Wu M., Branson K., Robie A., Rubin G. M., Dickson B. J. 2017. Moonwalker descending neurons mediate visually evoked retreat in *Drosophila*. *Current Biology* **27** (5): 766–771. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.008>

- Simpson B. S., Ritzmann R. E., Pollack A. J. 1986. A comparison of the escape behaviors of the cockroaches *Blaberus craniifer* and *Periplaneta americana*. *Journal of Neurobiology* **17** (5): 405–419. <https://doi.org/10.1002/neu.480170505>
- Someya M., Ogawa H. 2018. Multisensory enhancement of burst activity in an insect auditory neuron. *Journal of Neurophysiology* **120** (1): 139–148. <https://doi.org/10.1152/jn.00798.2017>
- Staudacher E. 1998. Distribution and morphology of descending brain neurons in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Cell and Tissue Research* **294**: 187–202. <https://doi.org/10.1007/s004410051169>
- Strausfeld N. J., Bassemir U., Singh R. N., Bacon J. P. 1984. Organizational principles of outputs from dipteran brains. *Journal of Insect Physiology* **30**: 73–93. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90109-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90109-4)
- Strausfeld N. J., Hirth F. 2013. Deep homology of arthropod central complex and vertebrate basal ganglia. *Science* **340** (6129): 157–161. doi: 10.1126/science.1231828
- Strube-Bloss M. F., Nawrot M. P., Menzel R. 2011. Mushroom body output neurons encode odor–reward associations. *Journal of Neuroscience* **31** (8): 3129–3140. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2583-10.2011>
- Szczecinski N. S., Brown A. E., Bender J. A., Quinn R. D. 2014. A neuromechanical simulation of insect walking and transition to turning of the cockroach *Blaberus discoidalis*. *Biological Cybernetics* **108** (1): 1–21. <https://doi.org/10.1007/s00422-013-0573-3>
- Taylor B. E., Lukowiak K. 2000. The respiratory central pattern generator of *Lymnaea*: a model, measured and malleable. *Respiration Physiology* **122** (2–3): 197–207. [https://doi.org/10.1016/S0034-5687\(00\)00159-6](https://doi.org/10.1016/S0034-5687(00)00159-6)
- Turner-Evans D. B., Jayaraman V. 2016. The insect central complex. *Current Biology* **26** (11): R453–R457. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.006>
- Tuthill J. C., Wilson R. I. 2016. Mechanosensation and adaptive motor control in insects. *Current Biology* **26** (20): R1022–R1038. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.070>
- Verburt L., Ferreira M., Ferguson J. W. H. 2011. Male field cricket song reflects age, allowing females to prefer young males. *Animal Behaviour* **81** (1): 19–29. doi:10.1016/j.anbehav.2010.09.010
- Vergoz V., Roussel E., Sandoz J. C., Giurfa M. 2007. Aversive learning in honeybees revealed by the olfactory conditioning of the sting extension reflex. *PLoS One* **2**, e288. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000288>
- Vergoz V. H., McQuillan J., Geddes L. H., Pullar K., Nicholson B. J., Paulin M. G., Mercer A. R. 2009. Peripheral modulation of worker bee responses to queen mandibular pheromone. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 20930–20935. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907563106>
- Wada-Katsumata A., Schal C. 2019. Antennal grooming facilitates courtship performance in a group-living insect, the German cockroach *Blattella germanica*. *Scientific Reports* **9** (1): 2942. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39868-x>
- Westin J., Langberg J. J., Camhi J. M. 1977. Responses of giant interneurons of the cockroach *Periplaneta americana* to wind puffs of different directions and velocities. *Journal of Comparative Physiology* **121**: 307–324. <https://doi.org/10.1007/BF00613011>
- Wicher D. 2018. Tuning insect odorant receptors. *Frontiers in Cellular Neuroscience* **12**: 94. <https://doi.org/10.3389/fncel.2018.00094>
- Wiese K. 1981. Influence of vibration on cricket hearing: interaction of low frequency vibration and acoustic stimuli in the omega neuron. *Journal of Comparative Physiology* **143** (1): 135–142. <https://doi.org/10.1007/BF006606077>
- Wu Q., Zhao Z., Shen P. 2005. Regulation of aversion to noxious food by *Drosophila* neuropeptide Y- and insulin-like systems. *Nature Neuroscience* **8** (10): 1350–1355. <https://doi.org/10.1038/nn1540>
- Zeiner R., Tichy H. 1998. Combined effects of olfactory and mechanical inputs in antennal lobe neurons of the cockroach. *Journal of Comparative Physiology A* **182**: 467–473.
- Zhao X., Pfuhl G., Surlykke A., Tro J., Berg B. G. 2013. A multisensory centrifugal neuron in the olfactory pathway of heliothine moths. *Journal of Comparative Neurology* **521** (1): 152–168. <https://doi.org/10.1007/s003590050194>
- Zhou S., Stone E. A., Mackay T. F., Anholt R. R. 2009. Plasticity of the chemoreceptor repertoire in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genetics* **5** (10): p.e1000681. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000681>
- Zhukovskaya M. I. 2012. Modulation by octopamine of olfactory responses to nonpheromone odorants in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Chemical Senses* **37** (5): 421–429. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjr121>
- Zhukovskaya M. I., Kapitsky S. V. 2006. Activity modulation in cockroach sensillum: The role of octopamine. *Journal of Insect Physiology* **52**: 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.005>
- Zhukovskaya M. I., Polyakovskiy A. D. 2017. Biogenic amines in insect antennae. *Frontiers in Systems Neuroscience* **11**: 45. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2017.00045>
- Zhukovskaya M. I., Yanagawa A., Forschler B. T. 2013. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects* **4** (4): 609–630. <https://doi.org/10.3390/insects4040609>
- Zill S. N. 1986. A model of pattern generation of cockroach walking reconsidered. *Journal of Neurobiology* **17** (4): 317–328. <https://doi.org/10.1002/neu.480170406>

- Zill S. N., Büschges A., Schmitz J. 2011. Encoding of force increases and decreases by tibial campaniform sensilla in the stick insect, *Carausius morosus*. *Journal of Comparative Physiology A*. **197** (8): 851–867. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0647-4>
- Zill S. N., Chaudhry S., Büschges A., Schmitz J. 2015. Force feedback reinforces muscle synergies in insect legs. *Arthropod Structure and Development* **44** (6 A): 541–553. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.001>
- Zorović M., Hedwig B. 2013. Descending brain neurons in the cricket *Gryllus bimaculatus* (de Geer): auditory responses and impact on walking. *Journal of Comparative Physiology A* **199** (1): 25–34. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0765-7>

THE CONTRIBUTION OF SENSORY STIMULATION TO MOTOR PERFORMANCE IN INSECTS

M. I. Zhukovskaya, I. Ju. Severina, I. L. Isavnina, A. N. Knyazev

Key words: insect, behaviour, sensory systems, receptors, locomotion.

SUMMARY

Rapid adaptation of insects to changes in the environment is largely due to the plasticity of their response to biologically significant external signals. The generation of behaviour by the nervous system of an insect, like that in other animals, consists of the sensory, integrative and motor components, but sensory inputs of different modalities adjust the behavioural response at all levels of neural processing. The integrative component ends with the formation of a motor command, which is then carried out by circuits that coordinate motor neurons. The adjustment of motor nerve centres to the current situation is performed at two levels: local and central. Sensory feedback from proprioceptors that carry information about the position of the limb adapts insect movements to the local situation. Contribution of exteroceptor signals of different modalities at the organism level, which integrates current sensory signals to control command neurons, remains largely unexplored, although it provides high adaptability of insect behavior.