

Работа посвящается памяти Д.В. Лычакова

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ АСИММЕТРИЯ АНТЕНН И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСИММЕТРИИ ПРИ ГРУМИНГЕ У ТАРАКАНА *PERIPLANETA AMERICANA* L.

© 2023 г. М. И. Жуковская¹, Е. С. Новикова^{1,*}

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

*e-mail: os_sacrum@list.ru

Поступила в редакцию 30.10.2022 г.

После доработки 20.12.2022 г.

Принята к публикации 23.12.2022 г.

Для многих форм поведения животных характерна функциональная асимметрия, или латерализация поведенческих реакций, которая может быть обусловлена наличием морфологической асимметрии тела и/или мозга. Чтобы проверить гипотезу о связи функциональной асимметрии груминга с морфологической асимметрией антенн, измеряли длину антенн американского таракана *Periplaneta americana*, диаметр скапуса, диаметр и длину педицеллума и сегментов флагеллума и анализировали изменения в поведении тараканов при предъявлении компонента полового феромона, перипланона Б. Полученные данные свидетельствуют о статистически значимых различиях в морфологии антенн: длина сегментов больше на левой антенне, а ширина – на правой, за исключением короткого участка вблизи основания. Корреляционный анализ позволил выявить следующие закономерности: более длинная правая антенна соответствует большему времени, затраченному на ее чистку; диаметр скапуса, больший на правой антенне, коррелирует с частотой чисток антенн, асимметрия сегментов флагеллума не влияет на асимметрию чисток. Предъявление полового феромона в надпороговой дозе увеличивало асимметрию груминга антенн, при этом асимметрия для чисток ног в целом не менялась. Таким образом, асимметрия груминга антенн, возникающая, по крайней мере, отчасти, вследствие морфологической асимметрии, существенно изменяется в присутствии биологически важного обонятельного стимула – полового феромона.

Ключевые слова: асимметрия, насекомые, *Periplaneta americana*, груминг, обоняние, перипланон Б

DOI: 10.31857/S0044452923020079, **EDN:** BITHCD

ВВЕДЕНИЕ

Поведенческие асимметрии или латерализация не являются чем-то необычным для животных, включая насекомых. Одни из них являются производными лево-правых асимметрий частей тела, возникших как видоспецифические признаки (крабы, птицы, улитки) [1–5], другие возникают у внешне симметричных животных [6–8], однако, при более тщательном изучении, в некоторых случаях обнаруживаются корреляции поведения с асимметрией мозга, сенсорных или моторных органов [9]. В некоторых случаях достоверные корреляции между морфологической и поведенческой асимметриями отсутствуют [10]. Асимметрии тела и мозга могут быть взаимосвязаны, например, сенсиллы антенн медоносной пчелы по-разному распределены на левой и правой антенне, что приводит к соответствующим различиям в структурах антеннальных долей [11, 12]. У самок таракана

Nauphoeta cinerea больше обонятельных гломерул (первичных образований обонятельного нейропиля, каждая из которых связана с обонятельными нейронами, несущими одинаковые рецепторы) в нейропиле правого дейтоцеребрума, а ампутация правой антенны приводит к нарушению ответов на половой феромон, выделяемый самцами [13]. Считается, что эти асимметрии имеют эволюционные преимущества и поддерживаются естественным отбором [14–18]. Другой вид асимметрии тела известен как флуктуирующая асимметрия и рассматривается как следствие несовершенного контроля билатеральной симметрии в процессе развития [19–21]. Флуктуирующая асимметрия характеризуется распределением коэффициента асимметрии по нормальному закону, отличаясь от направленной асимметрии и антисимметрии [22].

Антенны тараканов представляют собой сложные сенсорные придатки, несущие механочувстви-

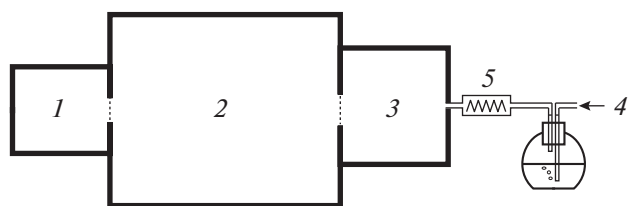


Рис. 1. Экспериментальная установка. 1 – затененное укрытие, 2 – основной вольер с водой, пищей и инвертированным режимом освещения 12:12 (свет : темнота), 3 – экспериментальная камера, 4 – подача искусственной воздушной смеси, 5 – диспенсер с перипланом Б (гексаном в контроле). Пунктиром обозначены дверцы.

тельные, вкусовые и обонятельные сенсиллы, более того, примерно половина всех антеннальных сенсилл у взрослых самцов американского таракана чувствительны к половым феромонам самок. Антенны развиваются постепенно, добавляя новые сегменты при каждой линьке путем деления меристона, первого флагеллярного сегмента и нескольких соседних [23]. В имагинальных антеннах личиночный меристон становится частью педицеллума [24]. Таракан чистит флагеллум антенны, захватывая его лапкой контралатеральной передней ноги. Поскольку только первые два сегмента антенны, скапус и педицеллум, приводятся в движение мышцами [25], а длина и диаметр подвижных сегментов влияют на гибкость антенны, морфологические характеристики этих сегментов, наряду с другими параметрами, представляются функционально важными. Наши предыдущие данные доказывают, что уход за антеннами является очень важным механизмом, обеспечивающим высокую чувствительность и временное разрешение запаховых сигналов у таракана [26–28]. Показано, что тараканы достоверно чаще чистят флагеллум правой антенны, чем левой, а асимметрия чисток ног и оснований антенн была недостоверной [29].

Настоящая работа была спланирована с целью проверки предположения о том, что латерализация груминга антенн может быть следствием морфологической асимметрии этих парных сенсорных органов, а также выяснить, какие из морфологических признаков вносят наибольший вклад в поведенческие асимметрии.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Личинки самцов последнего возраста *Periplaneta americana* L. были взяты из колонии инсектария ИЭФБ РАН и далее содержались в лаборатории при инвертированном фоторежиме 12 : 12 (свет : темнота) и температуре $28 \pm 1^\circ\text{C}$. После имагинальной линьки тараканов переносили в экспериментальную установку (рис. 1), где они находились не менее

двух недель до начала экспериментов в тех же условиях. Эксперименты начинались в первой половине темновой фазы. Вода и пища присутствовали постоянно.

Установка состояла из 3 компонентов: прозрачного пластикового вольера ($35 \times 25 \times 11$ см) с пищей и водой, укрытия ($15 \times 15 \times 7$ см), внутри которого было постоянно темно, и сменной тестовой камеры ($15 \times 15 \times 10$ см); последние 2 были отделены от вольера пластиковыми дверцами [29, 30]. В начале эксперимента дверь между укрытием и вольером закрывали, а дверь в тестовую камеру открывали на короткое время, пропуская в нее только одно насекомое. Искусственная воздушная смесь (21% O_2 и 79% N_2), увлажненная барботированием через дистиллированную воду, подавалась в тестовую камеру со скоростью потока 3.5 мл/мин для поддержания постоянной концентрации газов и влажности на протяжении всего исследования, необходимых для воспроизводимости поведенческих реакций [31]. Видеокамера VSC-756 USB (ЭВС, Россия с разрешением 740×576 пикселей и частотой 25 кадров/с) располагалась на высоте 30 см от пола тестовой камеры. Темно-красный светодиодный фотофонарь Рубин-3 создавал освещенность 0.13 мкВт/см².

Две последовательных сессии видеозаписи продолжительностью 30 мин начинались после 10-минутного периода адаптации и следовали друг за другом с 10-минутным перерывом. Перед началом второй сессии увлажненную воздушную смесь начинали подавать через шприц с диспенсером, на который наносили растворенный в 10 мкл гексана главный компонент полового феромона, перипланон Б (ПБ), в подпороговой дозе 10^{-13} г (PB-13, $n = 13$) или в дозе, вызывающей поведенческий ответ у большинства самцов 10^{-11} г (PB-11, $n = 7$), как было определено ранее [32]. В контрольных экспериментах на диспенсер наносили 10 мкл гексана ($n = 5$). После эксперимента тестовую камеру убрали и тараканов в установку не возвращали. Эта схема была выбрана, чтобы избежать мечения тараканов, поскольку ранее было показано, что оно влияет на груминг [33]. После поведенческого тестирования насекомое помещали в специальный пенал [34], антенны закрепляли на столике (рис. 2) и измеряли штангенциркулем, а затем исследовали под бинокулярным микроскопом Micromed Stereo Zoom, соединенным с 3-мегапиксельной цифровой камерой DCM 300 (ScopeTek, Китай). Программное обеспечение ScopePhoto, прилагаемое к камере, использовалось для проведения следующих измерений: диаметр скапуса, диаметр и длина педицеллума, диаметр и длина флагелломеров № 1, 2, 10, 50, 90, 130. Для каждой антенны подсчитыва-



Рис. 2. Морфометрия члеников антенны. Показаны линии и их длина в пикселях. 1 – скапус, 2 – педицеллум, 3 – первый членик флагеллума.

ли количество флагелломеров. Поведенческие эксперименты с последующей морфометрией провели для 25 самцов.

Видеофайлы с поведенческими данными обрабатывались вручную с покадровым просмотром для точного определения начала и конца поведенческих актов. Определяли частоты и тайминг груминга антенн и других органов. Полученные значения переносили в MS Excel для дальнейшей обработки данных. Коэффициент асимметрии (K_{ac}) рассчитывали следующим образом $K_{ac} = (R - L)/(R + L)$, где R и L – измерения для правой и левой стороны тела соответственно.

Статистическую обработку проводили с помощью статистического пакета IBM SPSS statistics 22 и онлайн-калькулятора (<http://vassarstats.net>). Выборки проверяли на нормальность их распределения с помощью теста Колмогорова–Смирнова. Поскольку распределение не отличалось от нормального, применяли параметрическую статистику – критерий Стьюдента и ANOVA. С помощью корреляционного анализа Спирмена оценивали

связь морфологических параметров между собой и с поведенческими данными.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Измерения морфологических параметров антенн были проведены для 25 взрослых самцов. Длина правой антенны составляла 42.3 ± 1.2 мм, левой 40.1 ± 1.9 мм, разница статистически не достоверна ($p > 0.05$, критерий Стьюдента для парных данных). Длина левой и правой антенн одного и того же насекомого значительно коррелировала (коэффициент корреляции рангов Спирмена $r = 0.6$, $p < 0.001$), хотя у нескольких животных была отмечена большая разница между антеннами (табл. 1).

K_{ac} , рассчитанные для длины антенны, и количества сегментов на антеннах достоверно коррелировали (табл. 2). Предполагаемой связи между коэффициентами асимметрии для базального сегмента и длины антенны обнаружено не было. Однако асимметрия флагеллярных сегментов антенн и педицеллума положительно коррелировала, а именно, K_{ac} для диаметров флагелломеров достоверно положительно коррелировал с K_{ac} для диаметров педицеллума, а K_{ac} для длины флагелломеров – соответственно с этим параметром, рассчитанным для педицеллумов. Асимметрию скапуса удалось рассчитать только для диаметра этого сегмента ($K_{ac} = 0.014 \pm 0.008$) из-за его неправильной формы. Усредненные по выборке K_{ac} для длин антеннальных сегментов были отрицательными для базальной половины антенны до 50-го сегмента, начиная с педицеллума, что означает большие значения для левой антенны по сравнению с правой. Диаметр сегмента был в среднем одинаковым для правой и левой антенн, что давало значения K_{ac} , близкие к нулю. Небольшой подъем K_{ac} на конце антенны, флагелломеры № 50 и № 90, не был статистически значимым (рис. 3а). Нам не удалось обнаружить достоверные отличия K_{ac} от нуля ни для одного из морфологических параметров – длины или ширины антеннальных сегментов.

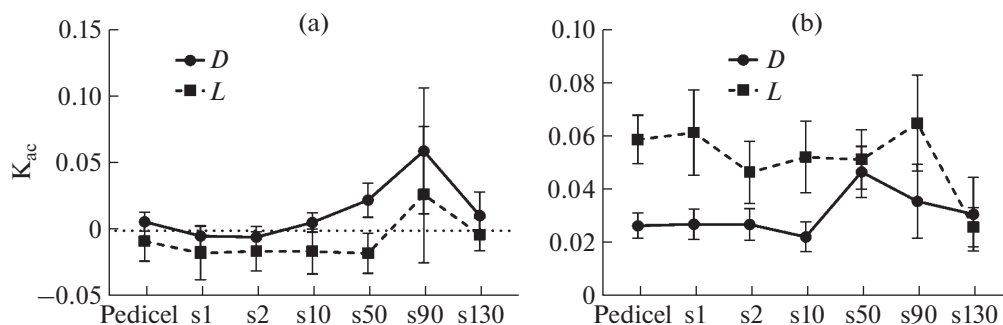


Рис. 3. Асимметрия сегментов антенны. (а) K_{ac} с учетом знака. (б) Абсолютные величины K_{ac} . D – диаметр сегмента, L – длина сегмента. S1-130 – порядковый номер сегмента флагеллума от основания.

Таблица 1. Морфологические параметры антенны

№ таракана	Длина антенны, мм		Число сегментов	
	R	L	R	L
1	44.7	50.8	116	139
2	48.4	49.8	138	148
3	48	10.8	126	46
4	35	34	113	112
5	41	42	136	131
6	41.2	40.6	137	123
7	37.3	30.3	112	85
8	49.5	40	126	121
9	42.1	45.2	129	146
10	44	43.4	138	126
11	43.5	45.2	144	146
12	46.4	42.2	133	142
13	51	51.5	143	146
14	48.3	43.6	144	107
15	40.3	39.5	144	132
16	47.9	46.3	142	144
17	33	43.7	102	136
18	34.1	28	115	74
19	39.4	39.1	126	128
20	33.5	23.2	93	52
21	28.1	34.9	99	117
22	47.3	51.5	131	128
23	42.5	36.3	143	122
24	39.1	39.8	132	129
25	51	50.7	145	144
Среднее ± ошибка	42.3 ± 1.2	40.1 ± 1.9	128 ± 3	121 ± 6

Однако несложно заметить, что K_{ac} ширины и длины антеннальных сегментов в целом по антенне различалась. Парный t-критерий, рассчитанный для средних значений K_{ac} между длиной и диаметром одноименного сегмента, выявил значительную разницу ($p < 0.01$), т.е. левая антенна была чуть тоньше правой, но с немного более длинными сегментами. Полученные измерения показывают небольшую направленную морфологическую асимметрию антенн у тараканов. Наиболее симметричной оказалась толщина антенны вблизи основания – K_{ac} диаметра скапуса, педицеллума и первых флагелломеров был близок к нулю.

Абсолютные значения K_{ac} , рассчитанные для оценки флуктуирующей асимметрии, были выше для длины сегмента, чем для его диаметра ($p < 0.05$, рис. 3b).

Поведенческая асимметрия, рассчитанная для числа чисток антенн, показала незначительное преобладание числа чисток правой антенны в течение получасового наблюдения ($K_{ac} = 0.08 \pm 0.04$; $n = 22$), сходно с обнаруженной ранее [29], однако в настоящем исследовании различия оказались недостоверными ($p = 0.15$, t-критерий Стьюдента). Достоверная правосторонняя асимметрия показана для частоты и времени чисток средних ног ($p < 0.05$). В целом, частота ($K_{ac} = 0.16 \pm 0.06$; t-критерий Стьюдента, $p < 0.01$) и суммарное время ($K_{ac} = 0.11 \pm 0.04$; t-критерий Стьюдента, $p < 0.05$) чисток придатков правой стороны тела имели достоверную правостороннюю асимметрию.

Далее, K_{ac} менялся в зависимости от стимуляции во второй сессии (рис. 4). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), рассчитанный для трех групп (контроль, РВ-13 и РВ-11) показал достоверные различия ($p < 0.05$) для вторых сессий экспериментов, в то время как предшествующих по K_{ac} различий для первых сессий не наблюдалось ($p > 0.05$). Последующий апостериорный анализ по Геймс-Хоуэлу выявил, что асимметрия при предъявлении надпороговой дозы ПБ была достоверно больше, чем для подпороговой дозы ПБ ($p < 0.05$), тогда как значения для контроля и подпороговой дозы ПБ не различались.

Несмотря на то что при груминге антенн используется контралатеральная передняя нога, K_{ac} для частот и длительности груминга передних ног и антенн достоверно не коррелировал ($r = -0.13$ для частоты и $r = -0.07$ для длительности). Поскольку основание антенны таракан чистит лапкой ипсилатеральной передней ноги, мы ожидали корреляцию для K_{ac} передних ног и основания антенн, которая, однако, составила лишь -0.14 ($p = 0.55$).

Корреляционный анализ свидетельствует о том, что морфологическая асимметрия антенны связана с некоторыми поведенческими асимметриями (рис. 5). Так, K_{ac} длительности чисток антенн положительно коррелирует с асимметрией длины антенн ($r = 0.75$, $p < 0.001$) и числа сегментов ($r = 0.73$, $p < 0.001$). Никаких достоверных корреляций поведенческих асимметрий во вторых сессиях экспериментов с морфологическими асимметриями не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Морфометрия антенн американского таракана показала, что длина сегментов в целом имеет большую асимметрию, чем их диаметр. При этом сегменты, расположенные вблизи основания антенны, наиболее симметричны. Поскольку сегменты в

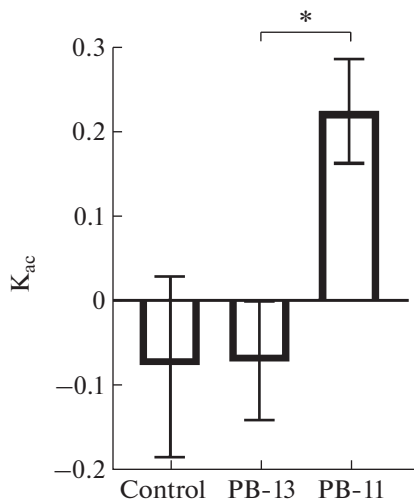


Рис. 4. K_{ac} частот груминга антенн во вторых сессиях экспериментов. Показаны средние и стандартные ошибки. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0.05$).

основании антенны наиболее молодые [23], можно заключить, что чем старше насекомое, тем более эффективно оно контролирует наиболее важные для функций антенны параметры. Поскольку количество линек, через которое проходят сегменты, увеличивается от основания к кончику, случайные процессы при каждой линьке могут вносить дополнительный вклад в величину асимметрии. В некоторых случаях антенна обрывается при извлечении из экзувия, что приводит к резкой асимметрии

длины антенн. С другой стороны, известно, что уровень флуктуирующей асимметрии может контролироваться генетически, а значит, подвергаться отбору [35, 36], т.е. симметрия оснований антенн, вероятно, важна для выполнения сенсорных функций антенны, особенно механорецепторной, поскольку в педицеллуме находятся сложноустроенные механосенсорный Джонстонов и педицеллярный хордотональный орган, измеряющие отклонения флагеллума и реагирующий на вибрацию [24]. Вероятно, флуктуирующая асимметрия может рассматриваться как примитивный признак, который при благоприятных обстоятельствах может эволюционировать в сторону популяционной (видовой) асимметрии, проявляющейся у большинства особей, или антисимметрию, когда преимущество получают наиболее латерализованные индивидуумы, как, например, при переступании пропасти у саранчи [37].

Несколько больший диаметр сегментов антенн у самцов с правой стороны может быть связан с большим количеством сенсилл, в первую очередь, реагирующих на половой феромон, выделяемый самками американского таракана, на правой антенне, сходно с отмеченным ранее для самок мраморного таракана, антенны которых отвечают на половой феромон, выделяемый самцами этого вида [13].

Морфологическая асимметрия, хотя и не столь выраженная, как у внешне асимметричных животных, таких как манящие крабы или раковинные улитки, имеет некоторые последствия в поведении. Например, красный болотный рак *Procambar-*

Таблица 2. Коэффициенты корреляции морфологических параметров антенны

Коэффициент корреляции, r	Длина антенны	Диаметр скапуса	Диаметр педицеллума	Длина педицеллума
Длина антенны	1			
Диаметр скапуса	0.06	1		
Диаметр педицеллума	-0.09	0.2	1	
Длина педицеллума	-0.4	-0.2	-0.03	1
Число сегментов	0.9***	0.1	-0.1	-0.4
Ds1	0.02	-0.01	0.7***	0.01
Ls1	-0.1	-0.3	-0.2	0.7***
Ds2	0.02	0.04	0.8***	-0.1
Ls2	-0.01	-0.3	0.01	0.6***
Ds 10	0.1	0.03	0.7***	-0.3
Ls10	-0.01	-0.4	0.01	0.5**
Ds50	0.1	0.1	0.8***	-0.1
Ls50	-0.3	-0.3	-0.2	0.5*

Примечание: Ds – диаметр сегмента; Ls – длина сегмента, числом обозначен порядковый номер сегмента флагеллума. В таблице представлены только достоверные корреляции при: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

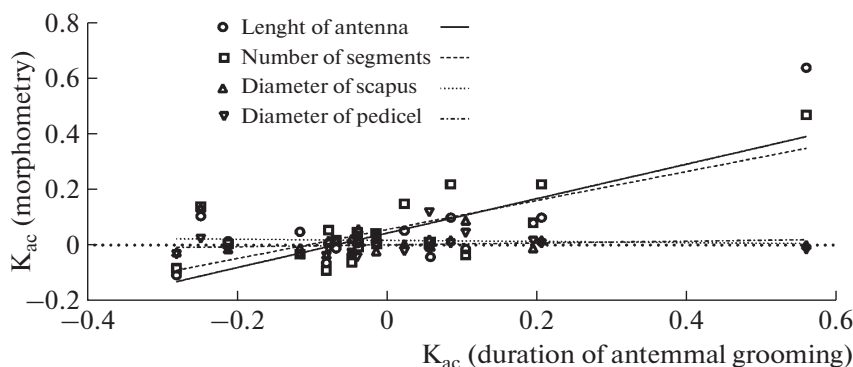


Рис. 5. K_{ac} длительности чисток антенн. Корреляция с морфологическими параметрами.

rus clarkii демонстрирует сильную корреляцию между асимметрией тела (антисимметрией) и направлением прыжка избегания [3]. Склонность американских тараканов выбирать правый рукав в лабиринте зависела в некоторой степени от сохранности антенн: при интактных антеннах насекомое чаще сворачивало вправо, при ампутации правой антенны 30% насекомых сохранило правостороннее предпочтение, в то время как ампутация левой антенны привела к тому, что только 7% особей сворачивали налево [38]. Наши данные подтверждают влияние морфологической асимметрии антенн на некоторые параметры асимметрии груминга, в особенности длительность чистки антенн, достоверно коррелировавшие с длиной антенны и количеством ее сегментов.

Поведенческие асимметрии у насекомых часто оказываются связаны с асимметрией сенсорных органов [39, 40] или функциональной, реже морфологической, асимметрией мозга [8, 41]. В целом мозг насекомых – симметричная структура, однако описанное у дрозофилы *Drosophila melanogaster* асимметричное тело в составе центрального комплекса [42, 43], затем было обнаружено и у двух других видов мух – *Neobellieria bullata* и *Calliphora erythrocephala* [44], однако для насекомых других таксономических групп подобные структуры не были описаны. Направленная правосторонняя асимметрия, обнаруженная в настоящем исследовании, для чисток придатков тела у американского таракана, может быть связана с функциональной асимметрией мозга этих насекомых. Асимметрия нервной системы позволяет увеличить эффективность решения задач, в некоторой степени за счет уменьшения общей надежности; явная морфологическая асимметрия отмечается при миниатюризации насекомых со сложным поведением [45, 46]. Функциональная асимметрия может проявляться и в морфологически симметричных структурах, как, например, в симметричных нейронах грибовидных тел у пчелы *Apis mellifera* в ходе обучения обнаруживается неоди-

наковый уровень метилирования гистона H3 по лизину 4 [47]. Нельзя исключить, что латерализованное поведение в отдельных случаях может быть связано с асимметричным распределением внутриклеточного симбионта *Wolbachia*, как показано у мухи *Drosophila paulistorum* [48].

Изменения латерализации у контрольных животных, такие как ее уменьшение или изменение знака с течением времени, могут быть связаны с изменением функционального состояния организма: ориентировочно-исследовательской реакцией, стрессом новизны [49]. Увеличение K_{ac} груминга антенн, отмеченное в наших экспериментах, при предъявлении полового феромона логично было бы связать с выбросом нейрогормона октопамина в гемолимфу, которое происходит у самцов при половом возбуждении [50], для проверки этой гипотезы планируется отдельное исследование.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 075-0152-22-00.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

ВКЛАД АВТОРОВ

Идея работы и планирование эксперимента М.И.Ж., сбор данных (М.И.Ж., Е.С.Н.), обработка данных (М.И.Ж., Е.С.Н.), написание и редактирование манускрипта (М.И.Ж., Е.С.Н.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Weissburg M (1991) Morphological correlates of male claw asymmetry in the fiddler crab *Uca pugnax* (Smith) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 61 (1): 11–20.
<https://doi.org/10.1163/156854091X00461>
2. Hart NS, Partridge JC, Cuthill IC (2000) Retinal asymmetry in birds. *Curr Biol* 10 (2): 115–117.
[https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)00297-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00297-9)
3. Tobo S, Takeuchi Y, Hori M (2012) Morphological asymmetry and behavioral laterality in the crayfish, *Procambarus clarkii*. *Ecol Res* 27 (1): 53–59.
<https://doi.org/10.1007/s11284-011-0867-7>
4. Malashichev YB (2006) One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians. *J Comp Psychol* 120 (4): 401.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.120.4.401>
5. Palmer AR (2009) Animal asymmetry. *Curr Biol* 19 (12): R473–R477.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.04.006>
6. Удалова ГП, Карась АЯ, Жуковская МИ (1990) Асимметрия направления движения у гаммарусов (*Gammarus oceanicus*) в тесте открытого поля. Журн высш нервн деят 40 (1): 93–101. [Udalova GP, Karas' AY, Zhukovskaya MI (1990) Asymmetry of the direction of movement in gammarus (*Gammarus oceanicus*) in the open field test. *Zhurn Vyssh Nervn Deyat Im IP Pavlova* 40 (1): 93–101. (In Russ)].
7. Удалова ГП, Жуковская МИ, Карась АЯ (1992) Пространственно-моторная асимметрия у муравьев при множественных переделках лабиринтного навыка. Вестник СПбГУ 3 (1): 67–75. [Udalova GP, Zhukovskaya MI, Karas AY (1992) Spatial-motor asymmetry in ants with multiple modifications of the labyrinth skill. *Vestnik SPbGU* 3 (1): 67–75. (In Russ)].
8. Мороз КО (2010) Функціональна асиметрія нервової системи безхребетних на прикладі просторової орієнтації твердокрилих триби тентуриїни. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія Екологія Вип 18 (2): 39–45. [Moroz KO (2010) Functional asymmetry of invertebrates' nervous system on the example of spatial orientation of the Tentyriini tribe beetles. *Biosystems Diversity* 18 (2): 39–45. (In Ukr)].
9. Niven JE, Frasnelli E (2018) Insights into the evolution of lateralization from the insects. *Progress Brain Res* 238: 3–31.
<https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2018.06.001>
10. Kostylev MA, Malashichev YB (2007) Correlation of the shoulder girdle asymmetry with the limb skeleton asymmetry in *Xenopus laevis*. *Dokl Biol Sci Springer Nature* BV 416 (1): 374.
<https://doi.org/10.1134/S0012496607050146>
11. Frasnelli E, Anfora G, Trona F, Tessarolo F, Vallortigara G (2010) Morphofunctional asymmetry of the olfactory receptors of the honeybee (*Apis mellifera*). *Behav Brain Res* 209: 221–225.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.01.046>
12. Frasnelli E, Vallortigara G, Rogers LJ (2010) Response competition associated with right-left antennal asymmetries of new and old olfactory memory traces in honeybees. *Behav Brain Res* 209: 36–41.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.01.014>
13. Sreng L (2003) Sensory asymmetries in the olfactory system underlie sexual pheromone communication in the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Neurosci Lett* 351: 141–144.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(03\)00909-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(03)00909-1)
14. Møller AP, Swaddle JP (1997) Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford Univ Press. UK.
15. Vallortigara G (2000) Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds. *Brain and Language* 73: 189–219.
<https://doi.org/10.1006/brln.2000.2303>
16. Güntürkün O, Diekamp B, Manns M, Nottelmann F, Prior H, Schwarz A, Skiba M (2000) Asymmetry pays: visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Curr Biol* 10 (17): 1079–1081.
[https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)00671-0](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00671-0)
17. Toki W, Togashi K (2011) Exaggerated asymmetric head morphology of female *Doubledaya bucculenta* (Coleoptera: Erotylidae: Languriinae) and ovipositional preference for bamboo internodes. *Zool Sci* 28 (5): 348–354.
<https://doi.org/10.2108/zsj.28.348>
18. Frasnelli E (2017) Lateralization in Invertebrates. In *Lateralized Brain Functions*. Humana Press, New York.
https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6725-4_6
19. Zakharov VM (2001) Ontogeny and population: Developmental stability and population variation. *Russ J Ecol* 32 (3): 146–150.
<https://doi.org/10.1023/A:1011397725175>
20. Zakharov VM, Trofimov IE (2014) Homeostatic mechanisms of biological systems: Development homeostasis. *Russ J Dev Biol* 45 (3): 105–116.
<https://doi.org/10.1134/S1062360414030096>
21. Lychakov DV (2013) Behavioral lateralization and otolith asymmetry. *J Evol Biochem Physiol* 49: 441–456.
<https://doi.org/10.1134/S0022093013040099>
22. Trubyanov AB, Glotov NV (2010) Fluctuating asymmetry: Trait variation and the left-right correlation. *Dokl Biol Sci Springer Nature* BV 431 (1): 103.
<https://doi.org/10.1134/S0012496610020092>
23. Schafer R, Sanchez TV (1973) Antennal sensory system of the cockroach, *Periplaneta americana*: Postembryonic development and morphology of the sense organs. *J Comp Neurol* 149: 335–353.
<https://doi.org/10.1002/cne.901490304>
24. Toh Y (1981) Fine structure of sense organs on the antennal pedicel and scape of the male cockroach, *Periplaneta americana*. *J Ultrastruct Res* 77 (2): 119–132.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5320\(81\)80036-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5320(81)80036-6)
25. Baba Y, Comer CM (2008) Antennal motor system of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res* 331: 751–762.
<https://doi.org/10.1007/s00441-007-0545-9>
26. Böröczky K, Wada-Katsumata A, Batchelor D, Zhukovskaya M, Schal C (2013). Insects groom their antennae to enhance olfactory acuity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110 (9): 3615–3620.
<https://doi.org/10.1073/pnas.121246611>

27. Жуковская МИ (2011) Одорантзависимые изменения поверхностных кутикулярных выделений на антенне таракана *Periplaneta americana*. Сенс сист 25 (1): 78–86. [Zhukovskaya MI (2011) Odorant-dependent changes in surface cuticular secretions on the antennae of the cockroach *Periplaneta americana*. Sens syst 25 (1): 78–86. (In Russ)].
28. Zhukovskaya MI (2014) Grooming behavior in American cockroach is affected by novelty and odor. Scientific World J 2014: 329514. <https://doi.org/10.1155/2014/329514>
29. Жуковская МИ, Лычаков ДВ (2014) Асимметрия груминга антенн тараканов *Periplaneta americana*. Рос физиол журнал им ИМ Сеченова 100 (7): 829–840. [Zhukovskaya MI, Lychakov DV (2014) Asymmetry of antennal grooming in the cockroach (*Periplaneta americana*). Russ J Physiol 100 (7): 829–840. (in Russ)].
30. Novikova ES, Zhukovskaya MI (2015) Octopamine, the insect stress hormone, alters grooming pattern in the cockroach *Periplaneta americana*. J Evol Biochem Physiol 51 (2): 160. <https://doi.org/10.1134/S0022093015020118>
31. Martinez AS, Hardie J (2009) Hygroreception in olfactometer studies. Physiol Entomol 34 (3): 211–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2009.00675.x>
32. Капицкий СВ, Жуковская МИ (1994) Поведенческие ответы самцов таракана *Periplaneta americana* на структурные аналоги полового феромона. Журн эволюц биохим физиол 30 (4): 558–566. [Kapitsky SV, Zhukovskaya MI (1994) Behaviour of male *American cockroaches* as a response to structural analogs of the sex pheromone. J Evol Biochem Physiol 30: 558–566. (In Russ)].
33. De Souza AR, Ribeiro B, José N, Prezoto F (2012) Paint marking social wasps: an evaluation of behavioural effects and toxicity. Entomol Exp Appl 144: 244–247. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01285.x>
34. Zhukovskaya MI, Kapitsky SV (2006) Activity modulation in cockroach sensillum: the role of octopamine. J Insect Physiol 52 (1): 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.005>
35. Гавриков ДЕ (2012) Анализ асимметрии в природной популяции *Drosophila melanogaster*. Изд-во Вост-сиб гос академии образ, Иркутск. [Gavrikov DE (2012) Analysis of asymmetry in the natural population of *Drosophila melanogaster*. Izd-vo Vost-sib gos akademii obraz, Irkutsk. (In Russ)].
36. Zakharov VM, Shadrina EG, Trofimov IE (2020) Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach. Symmetry 12: 1376. <https://doi.org/10.3390/sym1208137>
37. Bell ATA, Niven JE (2016) Strength of forelimb lateralization predicts motor errors in an insect. Biol Lett 12: 20160547. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0547>
38. Cooper R, Nudo N, Gonzales JM, Vinson SB, Liang H (2011) Side-dominance of *Periplaneta americana* persists through antenna amputation. J Insect Behav 24 (3): 175–185. <https://doi.org/10.1007/s10905-010-9246-4>
39. Letzkus P, Ribi WA, Wood JT, Zhu H, Zhang SW, Srinivasan MV (2006) Lateralization of olfaction in the honeybee *Apis mellifera*. Curr Biol 16 (14): 1471–1476. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.05.060>
40. Hunt ER, Dornan C, Sendova-Franks AB, Franks NR (2018) Asymmetric ommatidia count and behavioural lateralization in the ant *Temnothorax albipennis*. Sci Rep 8 (1): 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23652-4>
41. Knebel D, Rigosi E (2021) Temporal and structural neural asymmetries in insects. Cur Opin Insect Sci 48: 72–78. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.10.002>
42. Pascual A, Huang K-L, Neveu J, Preat T (2004) Brain asymmetry and long-term memory. Nature 427: 605–606. <https://doi.org/10.1038/427605a>
43. Wolff T, Rubin GM (2018) Neuroarchitecture of the *Drosophila* central complex: A catalog of nodulus and asymmetrical body neurons and a revision of the protocerebral bridge catalog. J Comp Neurol 526 (16): 2585–2611. <https://doi.org/10.1002/cne.24512>
44. Phillips-Portillo J, Strausfeld NJ (2012) Representation of the brain's superior protocerebrum of the flesh fly, *Neobellieria bullata*, in the central body. J Comp Neurol 520 (14): 3070–3087. <https://doi.org/10.1002/cne.23094>
45. Polilov AA (2015) Small is beautiful: features of the smallest insects and limits to miniaturization. Annu Rev Entomol 60: 103–121. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020924>
46. Polilov AA (2016) Features of the structure of Hymenoptera associated with miniaturization: 1. Anatomy of the fairyfly *Anaphes flavipes* (Hymenoptera, Mymaridae). Entomol Rev 96 (4): 407–418. <https://doi.org/10.1134/S0013873816040035>
47. Швецов АВ, Лопатина НГ (2015) Молекулярно-генетическая основа латерализации долговременной памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. Асимметрия 9 (4): 18–25. [Shvetsov AV, Lopatina NG. (2015) Molecular genetic basis of long-term memory lateralization in the honeybee *Apis mellifera* L. J Asymmetry 9 (4): 18–25. (In Russ)]. <https://doi.org/10.18454/ASY.2015.34.733>
48. Strunov A, Schneider DI, Albertson R, Miller WJ (2017) Restricted distribution and lateralization of mutualistic Wolbachia in the *Drosophila* brain. Cell Microbiol 19 (1): e12639. <https://doi.org/10.1111/cmi.12639>
49. Фокин ВФ, Пономарева НВ (2004) Динамические характеристики функциональной межполушарной асимметрии. Функц межполуш асимм 17: 349. [Fokin VF, Ponomareva NV (2004) Dynamic characteristics of functional interhemispheric asymmetry. Funkc Mezhpolutsh Asimm 17: 349. (In Russ)].
50. Zhukovskaya MI (2008) Selective regulation of sensitivity to odours of different behavioural significance in the American cockroach, *Periplaneta americana*. Physiol Entomol 33 (2): 162–166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00615.x>

**MORPHOLOGICAL ASYMMETRY OF ANTENNAE
AND BEHAVIORAL ASYMMETRIES DURING GROOMING
IN THE COCKROACH *PERIPLANETA AMERICANA* L.**

M. I. Zhukovskaya^a, and E. S. Novikova^{a,#}

^a *Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

[#] *e-mail: os_sacrum@list.ru*

Animal behaviors are often characterized by behavioral asymmetry, or lateralization, which is caused in part by the morphological asymmetry of the body and/or brain. To test the hypothesis that functional asymmetry of grooming is connected with morphological asymmetry of the antennae in American cockroach *Periplaneta americana*, we measured the length of the antennae, scapus diameter, pedicel diameter and length, and segment's diameter and length. The data obtained indicate statistically significant differences: segment length is greater on the left antennae, and segment width is greater on the right antennae, except for a short region near the base. Correlation analysis revealed the following relationships: longer right antenna corresponds to more time spent cleaning it; scapus diameter larger on the right antenna correlates with antenna cleaning frequency; asymmetry of flagellum segments has no effect on cleaning asymmetry. Presenting sex pheromone at a suprathreshold dose increased asymmetry of antennal grooming, while asymmetry for leg grooming was generally unchanged. Thus, the asymmetry of antennal grooming, resulting at least in part from morphological asymmetry, significantly changes in the presence of a biologically important olfactory stimulus, the sex pheromone.

Keywords: asymmetry, insect, *Periplaneta americana*, grooming, olfaction, periplanone