

Т. С. Иванова

ОБ ИННЕРВАЦИИ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ СИСТЕМОЙ
НЕПАРНОГО НЕРВА У АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ
(*LOCUSTA MIGRATORIA* L.) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

[T. S. I V A N O V A. INNERVATION OF SKELETON MUSCLES BY SYSTEM
OF IMPARED VENTRAL NERVE IN *LOCUSTA MIGRATORIA* L. (ORTHOPTERA,
ACRIDIDAE)]

Описание анатомии центральной и периферической нервной системы у отдельных представителей класса насекомых встречаются в зоологической литературе начиная с половины XVIII столетия, и уже с тех времен ряд авторов отдельно описывает вегетативную нервную систему у насекомых, обычно суммарно называемую «симпатической». Однако современное и наиболее полное анатомо-гистологическое исследование нервной системы насекомых в 20-х годах нашего столетия было предпринято А. А. Заварзиным, для которого, как известно, класс насекомых представлял особый интерес с точки зрения эволюционного понимания гистологических структур.

Заварзин (1941) считал, что вегетативная нервная система у насекомых состоит из трех отделов — краниального, туловищного и каудального, которые могут рассматриваться как аналоги трех отделов вегетативной нервной системы позвоночных животных. В настоящей статье нас будет интересовать лишь туловищный отдел автономной нервной системы насекомых, представленный системой непарного вентрального нерва.

Единственное полное гистологическое описание этого отдела нервной системы принадлежит Заварзину (1952), причем исследование непарного нерва выполнено им на личинке стрекозы рода *Aeschna*.

Согласно Заварзину (1941, 1952), непарный нерв имеет сегментарное строение. Начиная от подглоточного ганглия, в каждом сегментарном ганглии брюшной цепочки, в задней медиальной его части, расположено обособленное ядро непарного нерва, состоящее из чувствительного нейрона и двух крупных клеток, образующих моторный аппарат непарного нерва и дающих начало двум аксонам, выходящим в виде непарного тоненького нерва на спинной стороне каждого ганглия. После выхода из ганглия ствол непарного нерва вскоре делится на две ветви, правую и левую, уходящие на периферию. Кроме того, между коннективами имеются продольные связи, соединяющие сегменты непарного нерва в единую систему. Что касается распределения периферических путей непарного нерва, то, по мнению Заварзина, единственной иннервируемой им областью является трахейная система и аппарат дыхалец. Исходя из области иннервации, а также из гистологического строения системы непарного нерва, Заварзин считал, что эта система является аналогом симпатической нервной системы позвоночных животных.

В последние годы насекомые привлекают большой интерес с точки зрения эволюции функций нервно-мышечного прибора (Орбели, 1945; Воскресенская, 1945, 1946, 1947). В этих работах было показано, что система так называемого непарного нерва имеет прямое отношение к функциям скелетных мышц у насекомых, в частности к мышцам крыльев, и что влияния со стороны непарного нерва по своему характеру сходны с влияниями симпатических нервов на скелетные мышцы позвоночных животных.

Настоящая работа имела целью морфологическое (анатомическое) исследование иннервации локомоторных приборов, крыльев и ног, расположенных в третьем грудном сегменте, с точки зрения возможного участия ветвей непарного нерва в этой иннервации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования была азиатская саранча — *Locusta migratoria* L. Анатомическое взаимоотношение и расположение нервов в мышцах изучалось на свежих тотальных препаратах, покрашенных метиленовой синью. В кончик брюшка шприцем вводился раствор метиленовой сини $1/8\%$. Через 20—30 минут насекомое вскрывалось и еще дополнительно подкрашивалось раствором метиленовой сини, а затем фиксировалось насыщенным раствором молибденово-кислого аммония. После этого препарировались нервы, которые были окрашены интенсивнее, чем мышцы. Отпрепарированные нервы зарисовывались посредством рисовального аппарата типа РА-I. Номенклатура нервов определялась названием той мышцы, которую они иннервируют, а в названии мускулатуры я руководствовалась работами Шванвича (1949) и Снодграсса (Snodgrass, 1929).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

3-й грудной сегмент несет 2-ю пару крыльев и пару прыгательных ног. В связи с этим мускулатура 3-го грудного сегмента сильно развита, а соответственно мускулатуре развита и периферическая нервная система. В 3-м грудном сегменте располагается 3-й грудной ганглий (рис. 1, А), который спереди соединен посредством коннектив со 2-м грудным ганглием (рис. 1, Б), а позади слился с первыми брюшными ганглиями (рис. 1, В). 3-й грудной ганглий несет три пары нервов (N_1 , N_2 , N_3), которые дают сильно ветвящуюся периферическую нервную систему. С дорзальной стороны из середины ганглия выходит непарный нерв (n).

Нерв 1-й пары (N_1) (рис. 2) выходит из ганглия одним массивным стволом, направляется вверх и вблизи спинной мускулатуры делится на три нерва: крыловой нерв (рис. 2, 1), нерв спинной мускулатуры (рис. 2, 2) и эпимеральный нерв (рис. 2, 3). Крыловой и эпимеральный нервы представляют собой чувствительные нервы, так как первый из них всеми своими тонкими веточками (а, б, в, г, д) оканчивается в гиподерме у основания заднего крыла, а второй иннервирует гиподерму эпимера 3-го грудного сегмента.

Нервы спинной мускулатуры (рис. 2, 2) иннервируют мышечные волокна прямой спинной мускулатуры, принимающие участие в акте полета, так как при их сокращении изменяется объем и конфигурация грудной полости.

Нерв 2-й пары (N_2 , рис. 3 и 4) выходит из ганглия двумя раздельными стволами. Первый тонкий ствол (рис. 3, N_2) выходит из вентральной поверхности ганглия (через чувствительный корешок) и представляет собой

чувствительный нерв, который своими веточками охватывает всю гиподерму груди 3-го грудного сегмента, за исключением веточки *a*, которая

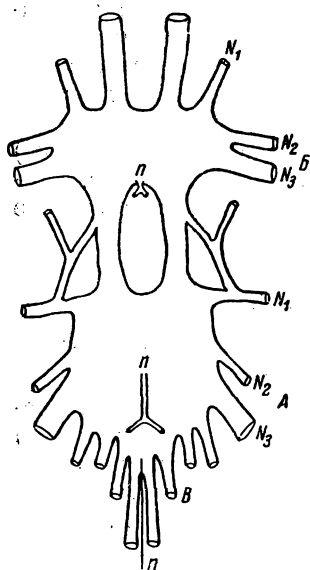


Рис. 1. А — 3-й грудной ганглий; Б — 2-й грудной ганглий; В — 1-й и 2-й брюшные ганглии, слившиеся с 3-м грудным ганглием; *n* — непарный нерв; N_1 — 1-я пара нервов; N_2 — 2-я пара нервов; N_3 — 3-я пара нервов.

подходит к грудному стволу трахеи. Другой нерв 2-й пары (рис. 4, N_2) выходит из дорзальной поверхности ганглия, иннервируя всю грудную мускулатуру 3-го сегмента. Спинно-грудной нерв (рис. 4, 2) и спинно-крыловой нерв (рис. 4, 3) иннервирует косые спинно-грудные мышцы, по своей функции называемые также непрямыми крыловыми мышцами; кроме того, они несут в своем стволе небольшое количество чувствительных нервов, отходящих от гиподермы сочленения спинки с основанием крыла.

Нервы 1-го и 2-го пронатора крыла (рис. 4, 4 и 5) иннервируют соответственно две прямые крыловые мышцы — 1-й и 2-й пронатор-экстензор заднего крыла. Нервы, помещенные на рис. 4 под цифрами 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, делятся на большое количество мелких веточек и снабжают ими область сочленения бедра прыгательной ноги с грудью, иннервируя различные мышцы коксы и трохантера. Исключение составляет нерв 11 (рис. 4), который является чувствительным нервом, собирающим нервные веточки из гиподермы эпистернума 3-го грудного сегмента.

3-я пара нервов (рис. 5, N_3) выходит из задней части ганглия сначала одним толстым стволом, который почти сразу делится на два ствола — верхний, более тонкий ствол (рис. 5, *B*) и нижний, более толстый ствол (*B*).

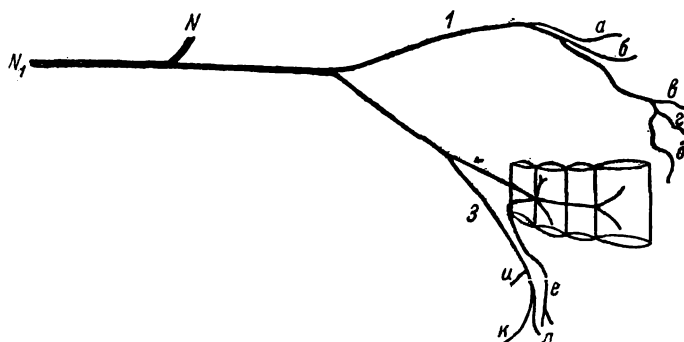


Рис. 2. N_1 — нерв 1-й пары; *N* — анастомоз от непарного нерва 2-го грудного ганглия; 1 — крыловой нерв; *a*, *б* — нервы, оканчиваются в сочленении прескутума с субкостой; *в* — нерв, оканчивается в субкосте; *г* — нерв, оканчивается во 2-м аксилляре; *д* — нерв, оканчивается в 3-м аксилляре; 2 — нерв спинной мускулатуры; *е* — нерв, иннервирует трахею; *ж* — эпимеральный нерв; *и*, *л* — нервы, оканчиваются в гиподерме вдоль эпимерума 3-го грудного сегмента.

Ствол *B* в дальнейшем делится на три нерва (рис. 5, 1—3). Нервы 1 и 2 (рис. 5) направляются также к мышцам коксы и трохантера.

Нерв 3 (рис. 5) разбивается на пучок нервных ветвей, из которых ветви 5 и 8 иннервируют также мускулатуру, коксы, а ветви 6 и 7 (рис. 5) оканчиваются в прямых крыловых мышцах заднего крыла: в депрессоре-экстензоре заднего крыла, а также в короткой мышце — флексоре крыла, которая осуществляет складывание крыльев на спинке в горизонтальном положении после прекращения полета. Нерв 4 является ветвью непарного нерва, которая вступает в соматический нерв 3, иннервирующий крыловую мускулатуру.

Нижний ствол *B*, самый толстый нерв во всем 3-м сегменте груди, разделяется на большое количество толстых и тонких нервных веточек, иннервирующих всю мускулатуру задней прыгательной ноги, от бедра и до лапки. В своем составе этот нервный ствол несет также и чувствительные нервы, веточки которых распределяются в гиподерме по всей длине прыгательной ноги.

Таким образом, спинная мускулатура 3-го грудного сегмента саранчи иннервируется 1-й парой нервов, 2-я пара нервов иннервирует всю

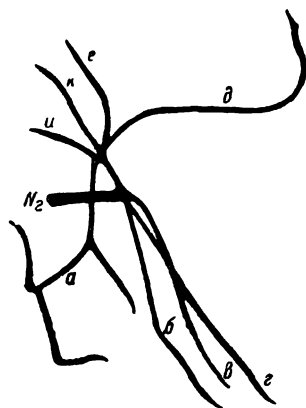


Рис. 3. N_2 — 2-я пара нервов; *a* — нерв, иннервирует грудной ствол трахеи; *b*, *c*, *g* — нервы, оканчиваются в гиподерме апофиза; *d*, *e*, *k*, *u* — нервы, оканчиваются в гиподерме груди.

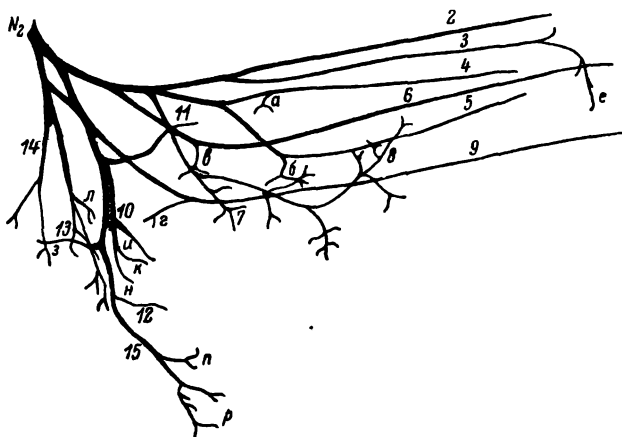


Рис. 4. N_2 — нерв 2-й пары; 2 — спинно-грудной нерв; 3 — спинно-крыловой нерв; *e* — нерв, оканчивается в гиподерме сочленения спинки с основанием крыла; 4 — нерв 1-го пронатора крыла; *a* — нерв, иннервирует нижнюю часть мышцы; 5 — нерв 2-го пронатора крыла; 6 — нерв, иннервирует нижнюю часть мышцы; 6 — нерв промотора коксы; *g* — нерв, иннервирует нижнюю часть мышцы; 7 — нерв 1-го абдуктора коксы; 8 — нерв 2-го абдуктора коксы; 9 — нерв 1-го депрессора; *g* — нерв, иннервирует нижнюю часть мышцы; 10 — коксальный нерв; *u*, *k* — нервы, оканчиваются в гиподерме, в месте сочленения коксы с грудью; *n* — нерв, оканчивается в нижней части эпистернума; 11 — эпистернальный нерв; 12 — нерв аддуктора коксы; 13 — нерв 2-го депрессора трохантера; *л* — нерв, иннервирует верхнюю часть этой мышцы; 14 — нерв переднего ротатора коксы; 15 — нерв 3-го депрессора трохантера; *g* — нерв, оканчивается в гиподерме сочленения коксы с грудью; *n* — нерв, оканчивается в гиподерме сочленения коксы с трохантером и бедром.

мускулатуру эпистернума, куда относится часть крыловых мышц и мышцы, обслуживающие бедренный сустав, 3-я пара нервов снабжает волокнами всю мускулатуру эпимернума, следовательно, другую часть крыловых мышц и некоторые мышцы коксы и трохантера, а также иннервирует всю мускулатуру прыгательных ног.

Наряду с соматической нервной системой нами прослежено распределение на периферии нервных волокон, выходящих из 3-го грудного ганглия в стволе непарного нерва.

Непарный нерв (рис. 1, *n*; рис. 6, *n*), выйдя из середины ганглия на дорзальной его поверхности непарным стволом, вскоре делится на две ветви — правую и левую (рис. 6, *nn*), которые симметрично располагаются соответственно в правой и левой половине 3-го грудного сегмента. Левая ветка непарного нерва (*nn*), после отделения от основного ствола, направляется косо назад и вбок и вскоре отделяет нервную веточку *e*, которая иннервирует диафрагму. Далее, вблизи ганглия, непарный нерв сильно ветвится, образуя «1-е сплетение» (рис. 6, *Б*). В области 1-го сплетения непарный нерв отделяет следующие нервные веточки. Веточка *a* иннервирует непосредственно «6-й вентральный продольный мускул», принимающий участие в ритмических дыхательных движениях. Эта мышца одним своим концом прикреплена к боковому выросту внутреннего скелета (апофизу), другим концом — к грудному эндоскелетному выступу (фурке), и таким образом при своих ритмических сокращениях она то уменьшает, то увеличивает объем грудной полости насекомого. Веточка *в* оканчивается в гиподерме грудного апофиза и, очевидно, несет чувствительные волокна. Веточка *б* образует связь непарного нерва с со-

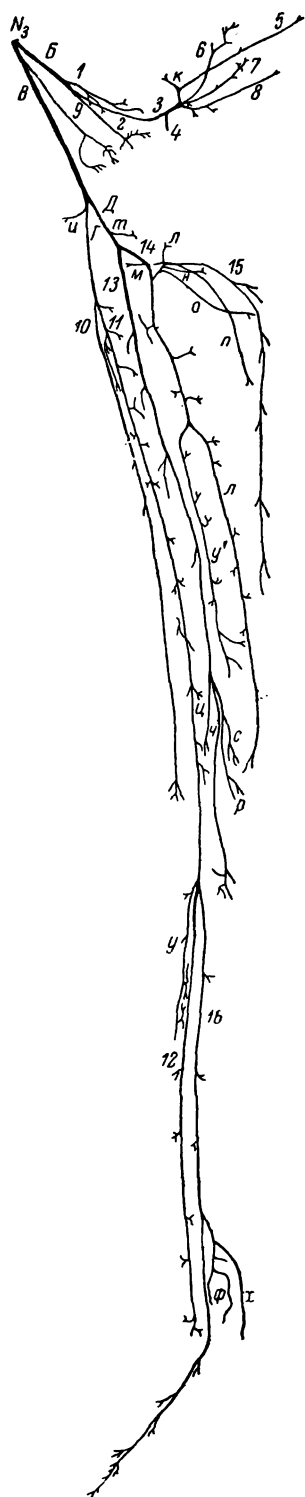
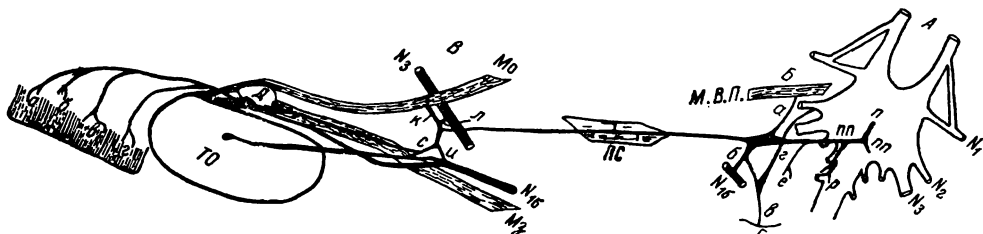


Рис. 5. *Б* — верхний ствол нерва; *В* — нижний ствол нерва; 1 — нерв заднего вращателя коксы; 2 — нерв заднего леватора трохантера; 3 — нерв крыловой мускулатуры; 4 — анастомоз непарного нерва; 5 — нерв 1-го ремотора коксы; 6 — нерв флексора крыла; 7 — нерв депрессора крыла; 8 — нерв 2-го ремотора коксы; 9 — нерв переднего леватора трохантера; 10 — задний гиподермальный нерв бедра; 11 — нерв флексора голени; *y* — нерв 2-го претарзового флексора; 12 — гиподермальный нерв голени; 13 — трахейный нерв бедра; *ч*, *с* — нервы, оканчиваются в гиподерме дистальной части бедра; *ч* — нерв, оканчивается в гиподерме верхней части голени; *р* — нерв, оканчивается в коленном сочленении; 14 — нерв экстензора голени; *y*¹ — нерв гиподермы бедра; *n* — нерв 1-го флексора претарзового; 15 — передний гиподермальный нерв бедра; *л*, *о*, *п* — нервы, иннервируют верхнюю часть мышцы «экстензор голени», 16 — нерв голени, оканчивается в гиподерме и сухожилии голени; *ф* — нерв экстензора лапки; *х* — нерв флексора лапки.

матическим нервом 1-й пары 1-го брюшного ганглия, а веточка *г* вступает в соединение с соматическим нервом N_2 2-й пары нервов 3-го грудного ганглия.

По выходе из 1-го сплетения непарный нерв направляется дальше вбок и назад, располагаясь на «плейро-стернальной» мышце (*с*) и иннервируя ее тонкими веточками.

Плейро-стернальная мышца также относится к числу мышц, осуществляющих ритмические дыхательные движения; она прикрепляется концами к выростам эндоскелетных образований плейрита и апофиза и при своих ритмических сокращениях сжимает и расширяет грудную полость в дорзовентральном направлении. Наконец, подойдя к боковой стенке грудного сегмента, непарный нерв образует «2-е сплетение» (рис. 6, *В*), откуда посылает следующие нервные веточки: веточку *и*,



Соматический нерв 2-й пары (N_2) вступает в связь с непарным нервом в непосредственной близости от ганглия, в области 1-го сплетения непарного нерва. Другой ствол нерва 3-й пары (N_3), иннервирующий некоторые крыловые мышцы, соединяется с непарным нервом вблизи мышц, в области 2-го сплетения. Непарный нерв, выходящий из 3-го грудного ганглия, вступает в связь с 1-й парой нервов следующего, 1-го, брюшного ганглия, а 1-я пара нервов 3-го грудного ганглия получает ветви от непарного нерва, идущего от впереди лежащего 2-го, грудного, ганглия (рис. 2, N). Эти наблюдения расширяют представления Заварзина об иннервационной области непарного нерва, якобы ограниченной дыхательной системой.

Данные о наличии в скелетных мышцах насекомых дополнительной иннервации «симпатической» системой непарного нерва дают новый конкретный материал для развития представлений об эволюции иннервационных отношений в мышцах.

ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенская А. К. 1945. Исследование функциональных свойств локомоторных мышц насекомых. Тр. Физиолог. инст. им. акад. И. П. Павлова, I : 29.
 Воскресенская А. К. 1946. Исследование реакции мышц насекомых в процессе метаморфоза. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, I : 163.
 Воскресенская А. К. 1947. Функциональные особенности нервно-мышечного прибора крыльев у насекомых. Физиолог. журн. СССР, 33, 3 : 381.
 Заварзин А. А. 1941. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы: 64.
 Заварзин А. А. 1952. Избр. труды, I : 201.
 Орбели Л. А. 1945. Эволюция нервно-мышечного прибора. Тр. Физиолог. инст. им. акад. И. П. Павлова, I : 3.
 Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии : 166.
 Snodgrass R. E. 1929. The thoracic mechanism of a grasshopper. Smiths. Misc. Coll., 82 : 15.

SUMMARY

The work represents an anatomical investigation of the locomotory mechanism of wings and legs belonging to the third thoracic segment as concerns the possible participation of the unpaired ventral nerve partitions in the innervation. The position of nerves in the muscles has been studied on fresh total preparations stained by methylene blue.

The anatomical structure and position in the muscles and hypoderm of the sensory and motor fibres belonging to the first, second and third nervous cords. They issue from the third thoracic ganglion.

When studying the unpaired nerve of the third thoracic segment it was established that the unpaired nerve undergoes twice the division into numerous branches on the periphery constituting two large plexuses (fig. 6, B and B).

The branches of the first plexus (fig. 6, B) of the unpaired nerve end immediately on the skeletal muscles and anastomose with the first and second pairs of somatic nerves. A single sensory branch is the only exception.

The nerve branches of the second plexus (fig. 6, B) end on the muscles opening and closing the spiracle and enter the stem B (fig. 5) of the third pair of somatic nerves that innervate the alary muscles of the third thoracic segment.

The described structure of the peripheral ways of unpaired ventral nerve in the third thoracic segment of *Locusta migratoria* L. is showing that the unpaired nerve besides innervating tracheal system and spiracular apparatus also innerves immediately a number of skeletal muscles that take part in the rhythmic respiratory movements.

The unpaired nerve also anastomoses with all the somatic nerve stems that occur in its way.