

МЕТАМОРФОЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ *HABROBRACON HEBETOR* (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

© 2024 г. Е. Н. Веко*, А. А. Макарова, А. А. Полилов

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

*e-mail: vekogor@gmail.com

Поступила в редакцию 21.06.2023 г.

После доработки 26.07.2024 г.

Принята к публикации 03.08.2024 г.

С помощью гистологических методов и трехмерного компьютерного моделирования изучено строение центральной нервной системы в период развития от предкуколки к имаго *Habrobracon hebetor* Say 1836 (Hymenoptera, Braconidae). Метаморфоз ЦНС *H. hebetor* во многом совпадает с ранее описанными изменениями у родственных групп перепончатокрылых. В процессе развития происходит сближение грудных и брюшных ганглиев нервной цепочки, концентрация которых достигает максимума к началу взрослой стадии. Наиболее заметные изменения в ЦНС происходят на стадии куколки I, когда наблюдаются резкое увеличение объемов клеточной коры и нейропиля в ганглиях ЦНС, увеличение относительного объема ганглиев и увеличение размера нервных клеток. За увеличением клеточной коры ганглиев следует ее уменьшение к стадии имаго, в то время как объем нейропиля значительно возрастает к моменту появления взрослой особи. Увеличение объемов ключевых нейропилярных центров происходит на протяжении всего развития от предкуколки до имаго. После стремительного увеличения размера нервных клеток в начале кукольного развития следует его уменьшение, при этом у имаго средний размер нервных клеток такой же, как и на предкуколической стадии. Число нервных клеток в ходе кукольного развития сначала увеличивается, а к имагинальной стадии снижается, но не столь сильно, как у миниатюрных перепончатокрылых.

Ключевые слова: микронасекомые, бракониды, анатомия, развитие

DOI: 10.31857/S0044513424090044, **EDN:** truloq

Нервная система насекомых с полным превращением претерпевает значительные изменения во время метаморфоза: нейрогенез, интеграцию новых нейронов в состав ганглиев, ремоделирование или элиминирование уже существующих нейронов, удлинение и разветвление нервных волокон, образования новых синапсов (Booker, Truman, 1987, 1987a; Levine et al., 1995; Technau, Heisenberg, 1982). Нервную систему перепончатокрылых изучали в связи с паразитическим образом жизни (Brun, 1952), эусоциальностью (Couzin-Fuchs, Ayali, 2021; Farris, 2016), сложным поведением (Gronenberg, 2008; Molina et al., 2009) и миниатюризацией (Макарова, Полилов, 2013; Polilov, 2016). Исследований, касающихся метаморфоза нервной системы при переходе от личиночной стадии ко взрослой, не так много. Первые работы были опубликованы в конце XIX века Брандтом (Брандт, 1878, 1878a). В них показана реорганизация центральной нервной системы в процессе развития

от личинки до имаго на примере 12 видов перепончатокрылых. Исследования, касающиеся метаморфоза нервной системы перепончатокрылых, до сих пор относились лишь к отдельным ее частям. Метаморфоз основных нейропилярных центров мозга с подробным описанием источников их развития детально изучен на примере медоносной пчелы: от новорожденной личинки до имаго прослежено развитие грибовидных тел (Панов, 1957), центрального тела (Панов, 1959), оптических нейропилей (Панов, 1960) и обонятельного центра (Панов, 1961). Исследован метаморфоз подглоточного ганглия в ходе постэмбрионального развития *Apis cerana* (Li, 2012), изменение объема мозга при развитии от предкуколки до имаго у рабочих особей и самцов *Camponotus rufipes* (Soares et al., 2011), изучено изменение в организации брюшной нервной цепочки *Melipona quadrifasciata* от личинки до поздней куколки (Cruz-Landim, Höfling, 1972; Pinto et al., 2003). Исследование, включающее

морфологическое описание изменений, а также волюметрию и клеточный состав каждого ганглия во время метаморфоза пока проведено лишь для одного вида — миниатюрного яйцевого паразита *Trichogramma telengai* (Makarova et al., 2021).

Целью данного исследования стало изучение метаморфоза центральной нервной системы *Habrobracon hebetor* в ходе развития от предкукол-ки до имаго.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Куколок *Habrobracon hebetor* Say 1836 разных возрастов среднего размера отбирали из культуры личинок *Ephestia kuehniella* Zeller 1879 (Lepidoptera, Pyralidae), предоставленных К. Г. Самарцевым из Лаборатории Экспериментальной Энтомологии и теоретических основ биометода, Зоологический институт РАН.

Для описания строения нервной системы были выбраны предкуполка, куколки I, II, III морфологических возрастов и имаго. Определение морфологических возрастов куколок производилось на основе пигментации головы, сложных глаз, глазков, элементов ротового аппарата, груди и брюшка с яйцекладом (Pezzini et al., 2017). На предкуполочную фазу указывают отсутствие глаз (Magro et al., 2006) и появление уратных тел в средней кишке (Dahlan, Gordh, 1996; Jarjees, Merritt, 2002), которые отчетливо визуализируются через слабо склеротизованные покровы. У куколки I морфологического возраста (куколка I) кутикула слабо склеротизована, сложные глаза темно-коричневые, все тело имеет белую окраску. Поздние фазы развития куколок отличаются пигментацией сложных глаз и степенью склеротизации грудного отдела (Pezzini et al., 2017). Куколка II морфологического возраста (куколка II) характеризуется потемнением кутикулы: голова, антенны, простые глазки и грудь приобретают коричневатую-оранжевую окраску. У куколки III морфологического возраста (куколка III) все части тела целиком, включая яйцеклад, пигментированы и имеют темно-коричневый цвет.

Материал фиксировали в ФСУ (формальдегид, спирт, уксусная кислота) и хранили в 70% этаноле. Для изучения строения ЦНС фиксированный в ФСУ материал был обезвожен и заключен в аралдит (Araldite M). Из полученных блоков на микротоме Leica RM2255 были сделаны полные серии поперечных срезов толщиной 1.5–2 мкм. Срезы окрашивали толуидиновым синим и пиронином.

Для трехмерного компьютерного моделирования (3D) серии срезов были сфотографированы на слайд-сканнере Olympus VS120. После выравнивания и калибровки полученного стека в программе Bitplane Imaris проводили реконструкцию ЦНС.

Все структуры были сегментированы вручную. Готовые реконструкции обрабатывали в программе Autodesk Maya, используя функции сглаживания поверхности и рендеринга. Для подсчета объема тела и ганглиев использовался статистический модуль программы Bitplane Imaris.

На основе средней площади, занимаемой телами клеток на 10 равноудаленных срезах, в программе Reconstruct вычисляли линейный размер тела клеток ЦНС. Количество клеток оценивали исходя из среднего объема тела клетки и объема клеточный коры. Диаметр клеток для всей ЦНС определены как среднее значение в пределах всех ганглиев.

Всего было изучено по одному экземпляру каждой стадии. Это не позволяет проводить статистический анализ показателей между морфологическими возрастами, но делает возможным выявить основные тенденции в ходе развития.

Номенклатура ЦНС приведена по Ито с соавторами (Ito et al., 2014) и Нивену с соавторами (Niven et al., 2008). При описании ганглиев ЦНС используются сокращения: sez — подпищеводная зона, spz — надпищеводная зона, t1–t3 — передне-, средне- и заднегрудной ганглии, a1–a8 — брюшные ганглии, at — брюшной синганглий. Под термином мозг подразумевается скопление ЦНС внутри головной капсулы (spz и sez) (Ito et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предкуполка

Длина тела 1.9 мм.

Центральная нервная система предкуколки имеет следующую формулу: $spz + sez + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + a6 + a7 + a8$ (рис. 1a–1z).

Антеннальные доли еще не дифференцированы на гломерулы (рис. 2a). Зрительные доли представлены небольшими однородными нейропилиями — ламинной, медуллой и лобулой. Ламина имеет небольшой размер и визуализируется в виде короткой полоски. Наблюдается начало дифференцировки области ретины. Грибовидные тела дифференцированы, состоят из короткой ножки и небольшой шаровидной чашечки, доли неразличимы. Между грибовидными телами располагается центральный комплекс, включающий протоцеребральный мост и центральное тело. Центральное тело четко разделяется на веерообразное тело, пока не имеющее своей характерной рассеченности, и эллипсоидное тело.

Коннективы хорошо различимы между всеми грудными ганглиями, при этом между средне- и заднегрудным ганглием они короче и толще. Заднегрудной ганглий тесно сближен с первыми

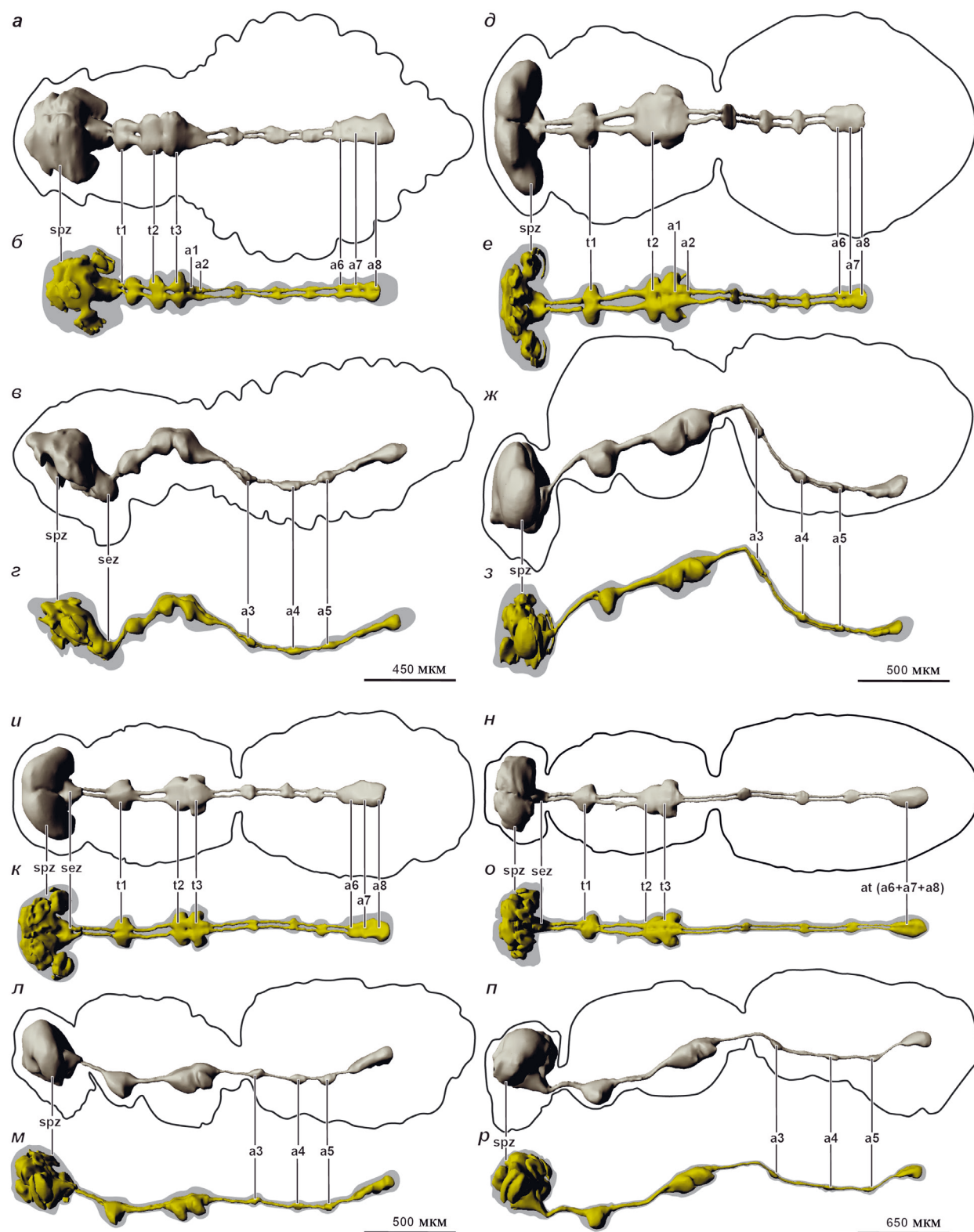


Рис. 1. Строение ЦНС предкуколки (а–з), куколки I (д–з), куколки II (и–м) и имаго (н–р) *Habrobracon hebetor*, 3D-реконструкция: а, д, и, н – вид сверху; б, е, к, о – вид сверху на нейропилярную часть ЦНС; в, ж, л, п – вид сбоку; з, з, м, р – вид сбоку на нейропилярную часть ЦНС; а1–а8 – брюшные ганглии, ат – брюшной синганглий, sez – подпищеводная зона, spz – надпищеводная зона, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглий.

брюшными ганглиями (a1 и a2). Следующие за ними три ганглия (a3–a5) находятся друг от друга на большем расстоянии и соединяются длинными тонкими коннективами. Терминальные ганглии брюшной нервной цепочки (a6–a8) соединены друг с другом более массивными и короткими коннективами.

Абсолютный объем ЦНС 17.8 нл (3.7% от объема тела), абсолютный объем мозга (spz+sez) 11.9 нл (2.5% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 3.2 нл (0.67% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.0 нл (0.42% от объема тела).

Примерно 58% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система предкуколки состоит из 68 700 клеток, при этом 46 600 клеток входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится около 11 100 клеток и брюшные ганглии также состоят из 11 000 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет 4.9 ± 0.49 мкм.

Куколка I

Длина тела 2.3 мм.

Центральная нервная система характеризуется той же формулой, что и на предкуколичной стадии (рис. 1d–1z). На периферии антеннальных долей становятся различимы гломерулы. Наблюдается увеличение размеров всех оптических нейропилей. Ламина визуализируется в виде вытянутой пластинки. Нейропиль медуллы и лобулы подразделяется на несколько слоев. Продолжается дифференцировка области ретины, формирование пигментного аппарата сложных глаз. Удлиняется ножка грибовидных тел (рис. 2z). Хорошо визуализируется межцеребральная часть с отходящими от нее короткими глазковыми нервами. Веерообразное тело приобретает слабую рассеченность. Позади центрального тела различимы парные нодулы.

Коннективы, соединяющие мозг с переднегрудным ганглием, удлиняются в два раза в сравнении с предкуколичной стадией. Происходит сближение средне- и заднегрудного ганглиев, коннективы между ними не визуализируются, однако между нейропилярными частями ганглиев четко визуализируются границы. Изменений в организации и структуре остальных ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено.

Абсолютный объем ЦНС 37.2 нл (5.1% от объема тела), абсолютный объем мозга 25.3 нл (3.5% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 6.67 нл (0.92% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.6 нл (0.36% от объема тела).

Около 60% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная

нервная система состоит из 62 000 клеток, при этом 48 900 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 7750 клеток, на брюшные ганглии приходится 5350 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет 6.7 ± 0.89 мкм.

Куколка II

Длина тела 2.4 мм.

Центральная нервная система характеризуется следующей формулой: (spz + sez) + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + a6 + a7 + a8, которая остается до конца куколичного развития (скобки обозначают слияние). Надпищеводная зона и подпищеводная зона сближены и образуют компактную массу (мозг), занимающую примерно 36% объема головной капсулы (рис. 2z). В сложных глазах становятся различимы отдельные омматидии. Продолжается увеличение всех крупных нейропилярных центров мозга: оптических нейропилей, антеннальных долей, чашечек грибовидных тел, межцеребральной части и нодулей. На данной стадии становится различимо деление чашечки грибовидных тел на губу, воротничок и базальное кольцо. Хорошо различимы три доли грибовидных тел. Изменений в организации и структуре ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено (рис. 1u–1m).

Абсолютный объем ЦНС 26.1 нл (4.3% от объема тела), абсолютный объем мозга 16.7 нл (2.8% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 4.8 нл (0.96% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.7 нл (0.44% от объема тела).

Примерно 50% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система состоит из 63 600 клеток, при этом 45 800 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 9200 клеток, на брюшные ганглии приходится 8600 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет 5.8 ± 0.73 мкм.

Куколка III

Длина тела 2.5 мм.

Мозг занимает приблизительно 31% объема головной капсулы. Продолжается увеличение объема крупных нейропилярных центров мозга (рис. 2ж). Изменений в организации и структуре ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено.

Абсолютный объем ЦНС 22.0 нл (3.8% от объема тела), абсолютный объем мозга 14.02 нл (2.4% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 4.3 нл (0.73% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.01 нл (0.35% от объема тела).

Приблизительно 48% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная

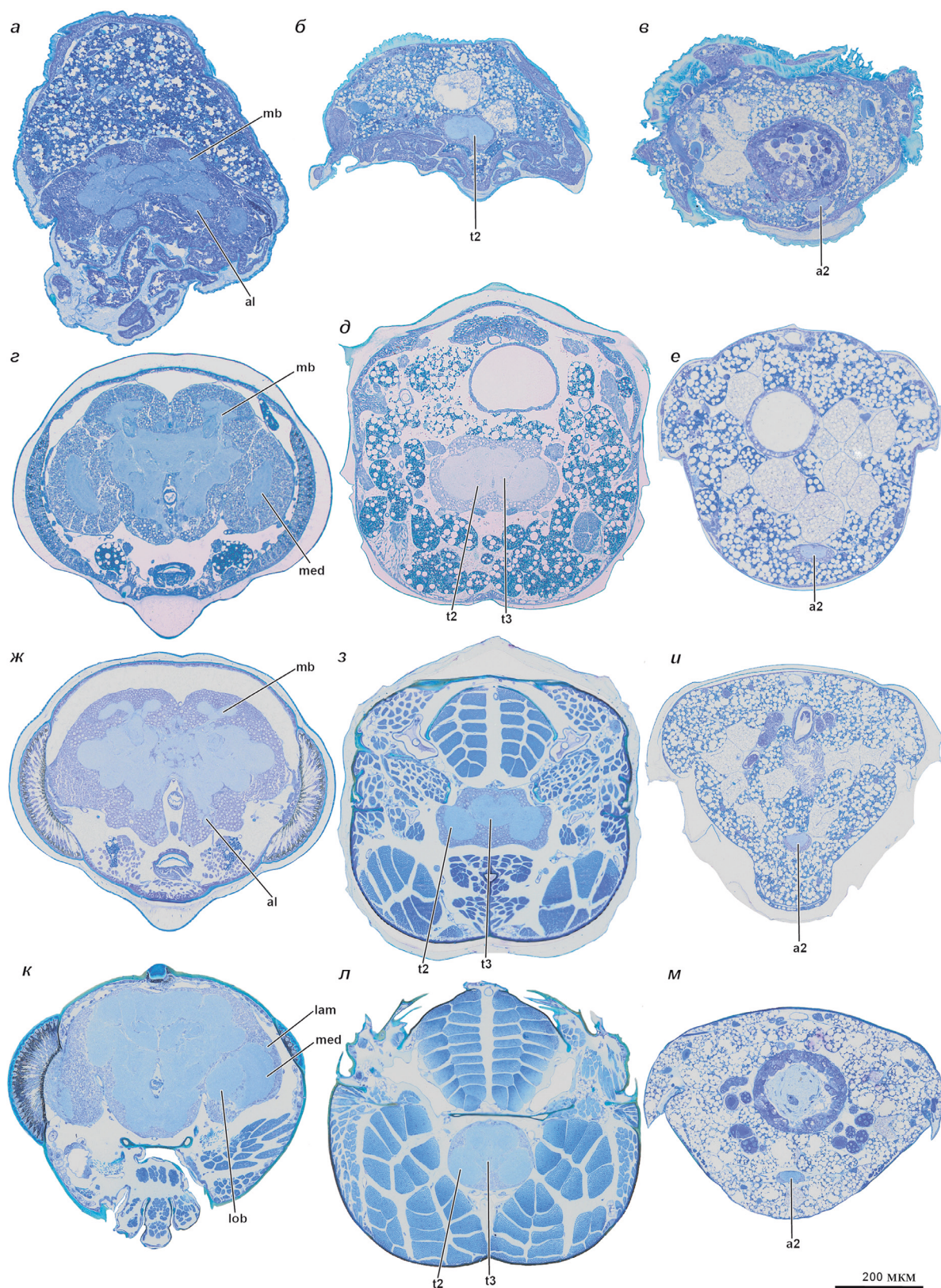


Рис. 2. Строение ЦНС предкуколки (а–в), куколки I (г–е), куколки II (ж–и) и имаго (к–м) *Habrobracon hebetor*, гистология: al – антеннальные доли, a2 – второй брюшной ганглий, lam – ламина, lob – лобула, mb – грибовидное тело, med – медулла, t2–t3 – средне- и заднегрудной ганглии.

Табл. 1. Волюметрические характеристики *Habrobracon hebetor* на разных стадиях

Структура	Предкуколка		Куколка I		Куколка II		Куколка III		Имаго	
	V	NV	V	NV	V	NV	V	NV	V	NV
Тело	476	—	727	—	600	—	586	—	1118	—
Голова	61.9	—	60.9	—	46.4	—	44.8	—	72.8	—
ЦНС	17.9	7.5	37.2	14.5	26.0	13.2	22.0	11.6	35.2	22.3
Мозг	11.9	4.7	25.3	9.4	16.7	8.3	14.0	7.4	23.6	14.3
t1	0.96	0.41	2.3	0.93	1.7	0.85	1.4	0.76	2.5	1.7
t2	0.92	0.44	2.1	1.04	1.4	0.83	1.3	0.67	2.1	1.5
t3	1.3	0.61	2.3	1.1	1.7	0.91	1.7	0.93	2.5	1.7
a1–a5	1.04	0.37	1.8	0.61	1.1	0.51	0.87	0.39	1.3	0.76
a6–a8	0.96	0.38	0.78	0.30	1.5	0.66	1.2	0.63	1.5	0.84

Примечания. V – объем, нл; NV – объем нейропиля, нл; a1–a8 – брюшные ганглии, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглий. Объем ЦНС с учетом коннективов между ганглиями был получен из 3D-реконструкции. Объем нейропиля ЦНС представляет собой сумму объемов нейропилей всех ганглиев. Значения, данные для a1–a5 и a6–a8, представляют собой суммы объемов отдельных ганглиев.

Табл. 2. Количество (*N*) и средний размер нервных клеток (*D*, мкм) *Habrobracon hebetor* на разных стадиях развития

Структура	Предкуколка		Куколка I		Куколка II		Куколка III		Имаго	
	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>
ЦНС	68 727	4.9	62035	6.7	63 639	5.8	67222	4.8	54 240	5.1
Мозг	46 659	5.4	48872	6.8	45 853	5.7	41443	5.3	33 034	5.6
t1	4666	4.9	2592	7.6	4111	5.9	4672	5.08	3357	5.6
t2	2899	5.3	2723	7.3	2530	6.06	4453	5.1	3150	5.8
t3	3524	5.9	2473	7.9	2519	6.8	6150	4.9	4413	5.6
a1–a5	5212	5.1±0.3	3575	6.5±1.0	3650	5.6±0.98	4477	4.7±0.56	4377	5.1±0.57
a6–a8	5766	4.4±0.24	1800	6.1±0.58	4975	5.6±0.32	6026	4.6±0.17	5908	4.5±0.43

Примечания. a1–a8 – брюшные ганглии, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии.

нервная система состоит из 67 200 клеток, при этом 41 400 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 15 300 клеток, на брюшные ганглии приходится 10 500 клетки (табл. 2). Средний диаметр клетки ЦНС составляет 4.8 ± 0.43 мкм.

Имаго

Длина тела самки 3.2 мм.

Центральная нервная система характеризуется следующей формулой: (spz+sez) + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + at (a6 + a7 + a8).

Мозг занимает около 32% объема головной капсулы. Нейропилярные центры мозга хорошо развиты и четко визуализируются, достигают максимального значения в абсолютном и относительном объеме (рис. 2к). Массивные антеннальные доли состоят из крупных гломерул, при этом центральная часть доли представляет собой

гомогенный нейропиль. Крупные грибовидные тела состоят из парных чашечек, подразделяющихся на губу, воротничок и базальное кольцо, длинной ножки и трех долей. Среди оптических нейропилей медулла является самым крупным, ее нейропиль имеет четкую слоистость. Веерообразное тело приобретает явную рассеченность. Нодули имеются. Брюшная нервная цепочка представлена свободным переднегрудным ганглием, первый и второй брюшные ганглии сближены с средне- и заднегрудным ганглиями. Последующие три ганглия брюшной цепочки остаются свободными и связаны друг с другом длинными коннективами, а в терминальной части брюшка располагается синганглий, в состав которого вошли шестой, седьмой и восьмой ганглии (рис. 1н–1р).

Абсолютный объем ЦНС 35.2 нл (3.2% от объема тела), абсолютный объем мозга 23.6 нл

(2.1% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 7.1 нл (0.63% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.8 нл (0.25% от объема тела).

Приблизительно 37% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система состоит из 54 240 клеток, при этом 33 000 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 10 900 клеток, на брюшные ганглии приходится 10 340 клеток (табл. 2). Средний диаметр клетки ЦНС составляет 5.1 ± 0.53 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение ЦНС

В период развития от предкуколки к имаго происходит постепенное сближение среднегрудного и заднегрудного ганглиев, при этом с последним сближаются еще и первый, и второй брюшные ганглии; аналогичные процессы происходят между шестым, седьмым и восьмым брюшными ганглиями, что завершается полным их слиянием с образованием синганглия. Максимальная степень концентрации ганглиев брюшной нервной цепочки наблюдается на взрослой стадии, но полного слияния между грудными ганглиями не происходит, поскольку границы между их нейропилями четко прослеживаются.

У представителей родственного семейства Ichneumonidae состав ганглиев брюшной нервной цепочки зародыша и личинок такой же, как у Braconidae (Bronskill, 1964; Evans, 1933; Grosch, 1949; Ryan, 1963; Salkeld, 1959). Различия наблюдаются в строении имагинальной ЦНС. У *Ichneumon monticola* последние три брюшных ганглия (а6, а7 и а8) соединены явными короткими парными коннективами (Брандт, 1878), в то время как у *H. hebetor* эти же ганглии вошли в состав синганглия. Таким образом, в брюшной нервной цепочке браконид наблюдается более сильная степень олигомеризации и концентрации ганглиев, чем у сестринской группы ихневмонид. Редки случаи, когда нервная система при метаморфозе вовсе не претерпевает изменений, а сохраняет исходный личиночный план строения. Подобное явление описано для *Phytosphexes* (Брандт, 1878а).

Слияние и концентрация ганглиев в ходе метаморфоза частое явление и наблюдается во многих отрядах насекомых с полным превращением — у жесткокрылых (Menees, 1961), чешуекрылых (Pipa, Woolever, 1964), двукрылых (Levine et al., 1995) и перепончатокрылых (Брандт, 1878, 1878а; Smith, 1970). Миниатюрные перепончатокрылые обладают более выраженной концентрацией ганглиев, чем *H. hebetor*. У *Trichogramma*

telengai в период между предкуколкой и куколкой I ганглии брюшной нервной цепочки сближаются и сливаются, формируя два крупных синганглия (Makarova et al., 2021).

Объем тела и ЦНС

В ходе развития *H. hebetor* от предкуколки к имаго вдвое увеличивается абсолютный объем тела (рис. 3а).

Объем ЦНС у куколки I *H. hebetor* вдвое больше, чем у предкуколки, затем следует снижение (объем ЦНС у куколки сопоставим с предкуколочным), далее снова увеличение к имагинальной стадии. В период развития от куколки I до куколки III абсолютный объем всех ганглиев падает, но при переходе к имаго снова возрастает и достигает тех же значений, которые наблюдались у куколки I (рис. 3б). Изменения объемов ганглиев в течение развития от предкуколки до имаго коррелирует с изменением объемов клеточного слоя и нейропиля в этих ганглиях, при этом нейропиль вносит больший вклад в увеличение объема ганглиев (рис. 3е–3ж). Полученная динамика показателей объемов может быть связана как с особенностями развития куколки, так и с индивидуальными особенностями изученных единичных экземпляров. Последнее, безусловно, не позволяет проводить статистическую оценку и затрудняет однозначную трактовку результатов. В изменении относительных объемов всей ЦНС и ганглиев по отдельности прослеживается аналогичная тенденция. Подобный характер изменений относительного объема мозга в течение метаморфоза описан для *Megachile rotundata* (Helm et al., 2018). Наблюдаются сходные показатели относительного объема мозга в ходе развития от ранней куколки до взрослой особи. У миниатюрной *T. telengai* относительный объем ЦНС и мозга увеличивается в куколочный период, а при переходе от поздней куколки к имаго относительный объем ЦНС, мозга и грудного синганглия уменьшается, возвращаясь к значениям, близким к таковым у предкуколки (Makarova et al., 2021).

Многие ганглии брюшной нервной цепочки насекомых с полным и неполным превращением увеличиваются в объеме в течение постэмбрионального развития (Power, 1952; Gymer, Edwards, 1967). В отличие от более крупного *H. hebetor*, у миниатюрной *T. telengai*, развитие которой также изучено на единичных экземплярах, от предкуколки до имаго абсолютный объем тела и объем ЦНС уменьшаются почти вдвое (Makarova et al., 2021). Также для имаго *T. telengai* отмечено уменьшение объема мозга и грудных ганглиев.

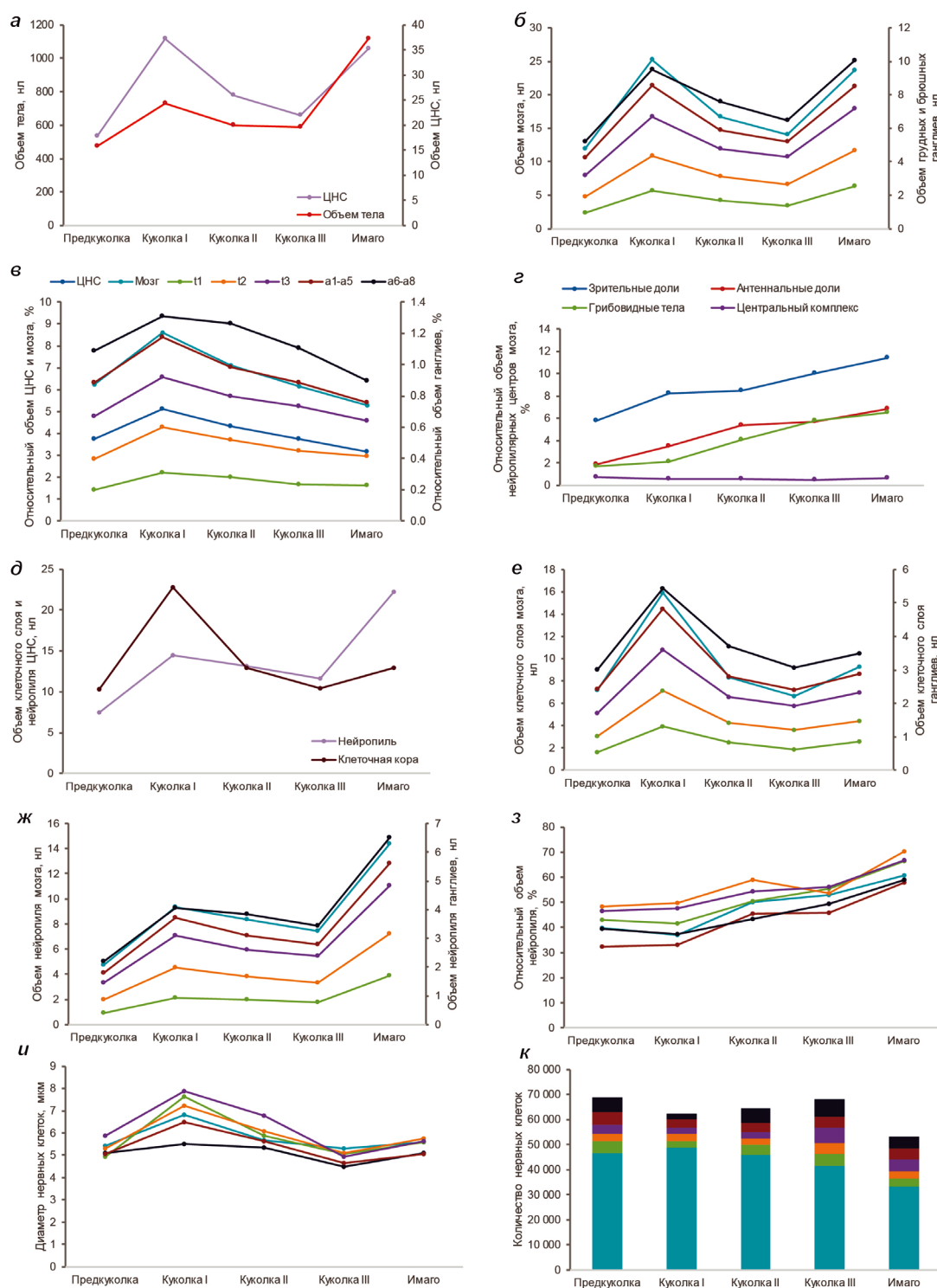


Рис. 3. Изменения основных количественных показателей частей ЦНС в процессе развития от предкуколки до имаго у *Habrobracon hebetor*. а – абсолютный объем тела и ЦНС; б – абсолютный объем мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; в – относительный объем ЦНС, мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; г – относительный объем нейропилярных центров мозга; д – абсолютный объем клеточного слоя и нейропиля ЦНС; е – абсолютный объем клеточного слоя мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; ж – абсолютный объем нейропиля мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; з – объем нейропиля относительно ганглиев; и – диаметр нервных клеток в мозге и ганглиях брюшной нервной цепочки; к – количество нервных клеток в мозге и ганглиях брюшной нервной цепочки.

Объем клеточной коры и нейропиля ЦНС

В период развития от предкуколки к куколке I объем клеточной коры мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки увеличивается вдвое. От куколки I до имаго наблюдается снижение объема клеточной коры (рис. 3д). Нейропиль ЦНС *H. hebetor* увеличивается вдвое при развитии от предкуколки к куколке I и почти не меняется до куколки III. После линьки на имаго объем нейропиля ЦНС увеличивается вдвое. Если рассматривать развитие начиная с предкуколки, то объем нейропиля увеличивается трехкратно. Подобные тенденции отмечены и для других насекомых (Casaday, Camhi, 1976; Huetteroth et al., 2010; Makarova et al., 2021; Martín-Vega et al., 2021).

Увеличение слоя клеточной коры, по-видимому, частично является результатом скопления клеток. Эти клетки, предположительно, являются глией, располагающейся снаружи по отношению к слою тел нейронов (Heywood, 1965). Рост объема клеточного слоя и нейропиля при превращении предкуколки в куколку I также возможно связан с появлением новых мотонейронов, иннервирующих формирующиеся у куколки мышечные волокна в груди и брюшке (Pflüger et al., 1993; Tissot et al., 1998; Tsujimura, 1989). В начале кукольного развития начинается процесс ремоделирования таких нейронов (усиленный рост и разветвление отростков) (Kent et al., 1995; Williams, Truman, 2005). Вследствие этого процесса и происходит увеличение объема нейропиля. Также на ремоделирование нейронов влияют и стероидные гормоны. Показано, что максимальная концентрация в гемолимфе экдистероидов наблюдается сразу после окукливания, что совпадает с ростом нервных отростков и их ветвлением (Kraft et al., 1998; Levine, 1989; Levine, Weeks, 1996; Levine et al., 1991; Matheson, Levine, 1999; Prugh et al., 1992). При этом увеличение длины и активное ветвление происходят именно в течение последней трети развития куколки, как раз перед экдизисом (Levine et al., 1991). Максимальный объем нейропиля, сформированного отростками мотонейронов, интернейронов, ассоциативных нейронов и отростками нервных клеток органов чувств, на имагинальной стадии обеспечивает разнообразный репертуар поведения, обработку визуальных и запаховых сигналов, играет ключевую роль при полете, поиске пищи и жертвы, спаривании и откладке яиц.

Относительный объем нейропиля как в ЦНС, так и в ганглиях по отдельности увеличивается от предкуколки к имаго (рис. 3ж). Соотношение объема нейропиля и клеточной коры во всей ЦНС имаго *H. hebetor* составляют 63 и 37% соответственно, а в мозге — 61 и 39%, что соответствует

значению нейропилярной константы (Polilov, Makarova, 2020).

Хотя в ходе развития от предкуколки до имаго у *H. hebetor* большинство нейропилярных центров мозга увеличиваются в абсолютном и относительном выражении, объем центрального комплекса остается практически неизменным (рис. 3з). Возможно, причина этого в относительной консервативности центрального комплекса, благодаря чему он менее развит у насекомых, обладающих сложным поведением (Hornberg, 2008). Ассоциативные функции центрального комплекса берут на себя грибовидные тела, развитие которых происходит быстрыми темпами на предкуколичной и куколичной стадиях (Панов, 1959). Увеличение объема оптических нейропилей в ходе куколичного развития связано с тем, что в это время происходит рост сложных глаз, развитие омматидиев, развитие аксонов зрительных клеток, их вращение из ретины в ламину, образование синапсов в этом оптическом нейропиле (Панов, 1960; Roat, Landim, 2010). Интенсивное развитие сенсорных структур антенн начинается после окукливания и сопровождается дифференцировкой рецепторных клеток, ветвлением их аксонов в гломерулах за счет чего происходит увеличение объема антеннальных долей (Sanes, Hildebrand, 1976). Гломерулярная структура антеннальных долей *H. hebetor* развивается аналогично описанному ранее развитию у *Apis mellifera*, у которой нейропиль личинки гомотенен, а гломерулы формируются в куколичном периоде, достигая полноценного развития только у взрослого насекомого (Панов, 1961). Аналогичные изменения относительного объема ключевых нейропилярных центров мозга были выявлены у *Calliphora vicina* (Martín-Vega et al., 2021), у которой в течение всего развития куколки увеличивались оптические доли и антеннальные доли. Наименее стремительный рост относительного объема отмечался во второй половине куколичного развития. Схожие результаты были получены в работе по исследованию метаморфоза мозга в течение личиночного-имагинального развития у *Manduca sexta* (Huetteroth et al., 2010). Авторы указывают, что линейное увеличение объема нейропилей во время развития куколки вызвано несколькими факторами, включая рост нейронов, нейрогенез, вращение аксонов фоторецепторных клеток из ретины, синаптогенез между различными нейропилями, созревание нейронной сети.

Размер клеток ЦНС и их количество

К началу куколичного развития *H. hebetor* происходит увеличение размера нервных клеток во всех ганглиях. Далее в ходе индивидуального развития следует снижение их диаметра,

и у куколки III наблюдается минимальный размер нервных клеток (рис. 3и). У отродившегося имаго происходит небольшое увеличение размера, и они достигают диаметра, сопоставимого с таковым на стадии предкуколки и куколки III.

Сходная динамика изменения размеров нервных клеток обнаружена у *Drosophila melanogaster* в небольшой популяции нейронов, восприимчивых к пигмент-диспергирующему гормону (Helfrich-Förster, 1997). У куколок наблюдалось уменьшение размеров клеточных тел, а затем следовала волна роста, достигая максимума у взрослой стадии. У *Manduca sexta* с начала кукольного развития увеличивается средний диаметр нервных клеток в переднегрудном и четвертом брюшном ганглиях (Booker, Truman, 1987). По мере того, как созревают нейроны, размер их тел возрастает за счет увеличения как ядерного, так и цитоплазматического объема. На увеличение размера нервных клеток *Manduca sexta* влияет и титр экдистероидов в гемолимфе (Booker, Truman, 1987a). С увеличением титра, которое приходится на предкуколичную стадию, происходит увеличение размеров нейронов в абдоминальных ганглиях. У *T. telengai* размер клеток ЦНС поступательно уменьшается в процессе развития от предкуколки до взрослой особи (Makarova et al., 2021). Размер нервных клеток имаго *H. hebetor* вдвое больше, чем у *T. telengai*.

При переходе от предкуколки к куколке I происходит уменьшение количества нервных клеток в ЦНС, однако в ходе кукольного развития их число постепенно возрастает, и на стадии куколки III оно практически сравнивается с таковым на предкуколичной стадии (рис. 3к). У вышедшего из куколки имаго количество нервных клеток в ЦНС снижается на 19%. Увеличение числа нервных клеток во время кукольного развития может иметь несколько причин: в связи с началом дифференцировки интернейронов, которые появляются именно в кукольный период из персистирующих нейробластов (Tissot, Stocker, 2000); в результате развития глиальных клеток, поскольку первые тела появляются начиная с первой трети развития куколки (Stork et al., 2012); наконец, из-за апоптоза части нейронов в начале метаморфоза (Ichikawa, 1994). Кроме того, мышцы, задействованные во время экдизиса и расправления крыльев, дегенерируют через 12 часов после линьки, а вместе с ними погибают некоторые мотонейроны в брюшной нервной цепочке имаго (Kimura, Truman, 1990). У *T. telengai* количество нервных клеток в ходе кукольного развития также увеличивается, но последующее уменьшением их числа на взрослой стадии более заметно, убыль нейронов в ЦНС имаго достигает 32% (Makarova et al., 2021). Наконец, одной из причин уменьшения числа

нервных клеток на имагинальной стадии может быть лизис ядер, обнаруженный у миниатюрных Trichogrammatidae (Polilov, 2012, 2017) и Mymaridae (Polilov et al., 2023). Однако у *H. hebetor* нервные клетки значительно крупнее и следов лизиса мы не обнаружили.

Макроструктурные изменения ЦНС в ходе метаморфоза *H. hebetor* выражены в сближении ганглиев посредством укорочения коннективов, причем степень олигомеризации ганглиев у *H. hebetor* выражена сильнее, чем у таких же крупных представителей родственных групп. Увеличение объема ЦНС коррелирует с увеличением нейропиля и клеточного слоя, но именно нейропиль вносит больший вклад в рост ганглиев на последних этапах развития *H. hebetor*. Изменения абсолютного и относительного объемов ганглиев, размера и количества нервных клеток сходны с описанными ранее для других перепончатокрылых или насекомых других отрядов. Как и у миниатюрных перепончатокрылых, при метаморфозе от предкуколки к имаго *H. hebetor* происходит увеличение нейропиля. Таким образом, *H. hebetor* может быть референтным объектом для изучения влияния миниатюризации на метаморфоз ЦНС.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны К.Г. Самарцеву (ЗИН РАН) за предоставленный материал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 22-74-10008, <https://rscf.ru/project/22-74-10008>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе были выполнены все международные, национальные и внутренние требования по использованию насекомых для научных экспериментов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брандт Э.К., 1878. Сравнительная анатомия и метаморфология нервной системы перепончатокрылых // Типография В. Безобразова и Ко. Санкт-Петербург. 35 С.
- Брандт Э.К., 1878а. Нервная система ос // Протоколы С.-Петербургского Общества Естествоиспытателей. Т. 7. С. 17.

- Макарова А.А., Полилов А.А., 2013. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. 2. Мельчайшие перепончатокрылые (Hymenoptera, Mymaridae, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 92. С. 695–695.
- Панов А.А., 1957. Развитие грибовидных тел мозга медоносной пчелы в течение личиночной и куколочной фаз // Вестник Московского университета: Серия биологии, почвоведения, геологии, географии. Т. 2. С. 47–54.
- Панов А.А., 1959. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. II. Центральное тело // Энтомологическое обозрение. Т. 38. С. 301–310.
- Панов А.А., 1960. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. III. Зрительные доли // Энтомологическое обозрение. Т. 39. С. 86–105.
- Панов А.А., 1961. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. IV. Обонятельный центр // Энтомологическое обозрение. Т. 40. С. 259–271.
- Booker R., Truman J.W., 1987. Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. I. Neuroblast arrays and the fate of their progeny during metamorphosis // Journal of Comparative Neurology. V. 255. P. 548–559.
- Booker R., Truman J.W., 1987a. Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. II. Hormonal control of imaginal nest cell degeneration and differentiation during metamorphosis // Journal of Neuroscience. V. 7. P. 4107–4114.
- Bronskill J.F., 1964. Embryogenesis of *Mesoleius tenthredinis* Morl. (Hymenoptera: Ichneumonidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 42. P. 439–453.
- Brun R., 1952. Das Zentralnervensystem von *Teleuto-myrmex schneideri* Kutt. (Hym. Formicid.) // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. V. 25. P. 73–86.
- Casaday G.B., Camhi J.M., 1976. Metamorphosis of flight motor neurons in the moth *Manduca sexta* // Journal of comparative physiology. V. 112. P. 143–158.
- Couzin-Fuchs E., Ayali A., 2021. The social brain of 'non-eusocial' insects // Current Opinion in Insect Science. V. 48. P. 1–7.
- Cruz Landim C., Höfling J.F., 1972. The post-embryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Hym., Apoidea). V. Development of the nervous system // Papéis Avulsos de Zoologia. V. 26. P. 137–147.
- Dahlan A.N., Gordh G., 1996. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Helicoverpa armigera* (Hubner) Eggs (Lepidoptera: Noctuidae) // Australian Journal of Entomology. V. 35. P. 337–344.
- Evans A.C., 1933. Comparative observations on the morphology and biology of some hymenopterous parasites of carrion-infesting Diptera // Bulletin of Entomological Research. V. 24. P. 385–405.
- Farris S.M., 2016. Insect societies and the social brain // Current opinion in insect science. V. 15. P. 1–8.
- Gronenberg W., 2008. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: strength in numbers // Myrmecological News. V. 11. P. 25–36.
- Grosch D.S., 1949. The relation of the midgut to growth and development of *Habrobracon*, with a pertinent note on sporozoan infection // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. V. 65. P. 61–70.
- Gymer A., Edwards J.S., 1967. The development of the insect nervous system. I. An analysis of postembryonic growth in the terminal ganglion of *Acheta domestica* // Journal of Morphology. V. 123. P. 191–197.
- Helfrich-Förster C., 1997. Development of pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the nervous system of *Drosophila melanogaster* // Journal of Comparative Neurology. V. 380. P. 335–354.
- Helm B.R., Payne S., Rinehart J.P., Yocum G.D., Bowsher J.H., Greenlee K.L., 2018. Micro-computed tomography of pupal metamorphosis in the solitary bee *Megachile rotundata* // Arthropod structure & development. V. 47. P. 521–528.
- Heywood R.B., 1965. Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis // Journal of Insect Physiology. V. 11. P. 413–430.
- Homberg U., 2008. Evolution of the central complex in the arthropod brain with respect to the visual system // Arthropod structure & development. V. 37. P. 347–362.
- Huetteroth W., Jundi B.E., Jundi S.E., Schachtner J., 2010. 3D-reconstructions and virtual 4D-visualization to study metamorphic brain development in the sphinx moth *Manduca sexta* // Frontiers in Systems Neuroscience. V. 4. P. 15.
- Ichikawa T., 1994. Reorganization of visual interneurons during metamorphosis in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* // Journal of Comparative Neurology. V. 340. P. 185–193.
- Ito K., Ito M., Armstrong J.D., Boyan G., Hartenstein V., Harzsch S., Heisenberg M., Homberg U., Jennet A., Keshishian H., Restifo L.L., Rössler W., Simpson J.H., Strausfeld N.J., Strauss R., Vossell L.B., 2014. A systematic nomenclature for the insect brain // Neuron. V. 81. P. 755–765.
- Jarjees E.A., Merritt D.J., 2002. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae) host eggs // Australian Journal of Entomology. V. 41. P. 310–315.

- Kent K.S., Consoulas C., Duncan K., Johnston R.M., Luedeman R., Levine R.B., 1995. Remodelling of neuromuscular systems during insect metamorphosis // *American zoologist*. V. 35. P. 578–584.
- Kimura K.I., Truman J.W., 1990. Postmetamorphic cell death in the nervous and muscular systems *Drosophila melanogaster* // *Journal of Neuroscience*. V. 10. P. 403–411.
- Kraft R., Levine R.B., Restifo L.L., 1998. The steroid hormone 20-hydroxyecdysone enhances neurite growth of *Drosophila* mushroom body neurons isolated during metamorphosis // *Journal of Neuroscience*. V. 18. P. 8886–8899.
- Levine R.B., 1989. Expansion of the central arborization of persistent sensory neurons during insect metamorphosis: the role of the steroid hormone, 20-hydroxyecdysone // *Journal of Neuroscience*. V. 9. P. 1045–1054.
- Levine R.B., Fahrbach S.E., Weeks J.C., 1991. Steroid hormones and the reorganization of the nervous system during insect metamorphosis // *Seminars in Neuroscience*. V. 3. P. 437–447.
- Levine R.B., Morton D.B., Restifo L.L., 1995. Remodeling of the insect nervous system // *Current Opinion in Neurobiology*. V. 5. P. 28–35.
- Levine R.B., Weeks J.C., 1996. Cell culture approaches to understanding the actions of steroid hormones on the insect nervous system // *Developmental neuroscience*. V. 18. P. 73–86.
- Li Z.Y., 2012. Organization and postembryonic development of the suboesophageal ganglion in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae) // *Acta Entomologica Sinica*. V. 55. P. 676–683.
- Magro S., Dias A.B., Terra W.R., Parra J.R.P., 2006. Biological, nutritional, and histochemical basis for improving an artificial diet for *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) // *Neotropical Entomology*. V. 35. P. 215–222.
- Makarova A.A., Veko E.N., Polilov A.A., 2021. Metamorphosis of the central nervous system of *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Arthropod structure & development*. V. 60. P. 11.
- Martín-Vega D., Wicklein M., Simonsen T.J., Garbout A., Ahmed F., Hall M.J.R., 2021. Anatomical reconfiguration of the optic lobe during metamorphosis in the blow fly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) revealed by X-ray micro-computed tomography // *Zoologischer Anzeiger*. V. 292. P. 139–149.
- Matheson S.F., Levine R.B., 1999. Steroid hormone enhancement of neurite outgrowth in identified insect motor neurons involves specific effects on growth cone form and function // *Journal of Neurobiology*. V. 38. P. 27–45.
- Menees J.H., 1961. Changes in the morphology of the ventral nerve cord during the life history of *Amphimallon majalis* Razoumowski (Coleoptera: Scarabaeidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. V. 54. P. 660–663.
- Molina Y., Harris R.M., O'Donnell S., 2009. Brain organization mirrors caste differences, colony founding and nest architecture in paper wasps (Hymenoptera: Vespidae) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. P. 3345–3351.
- Niven J.E., Graham C.M., Burrows M., 2008. Diversity and evolution of the insect ventral nerve cord // *Annual Reviews of Entomology*. V. 53. P. 253–271.
- Pezzini C., Jahnke S.M., Köhler A., 2017. Morphological characterization of immature stages of *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera, Braconidae) ectoparasitoid of *Ephesia kuehniella* (Lepidoptera, Pyralidae) // *Journal of Hymenoptera Research*. V. 60. P. 157–171.
- Pflüger H.J., Witten J.L., Levine R.B., 1993. Fate of abdominal ventral unpaired median cells during metamorphosis of the hawkmoth, *Manduca sexta* // *Journal of Comparative Neurology*. V. 335. P. 508–522.
- Pinto L.Z., Laure M.A.F.B., Bitondi M.M.G., Hartfelder K., Simões Z.L.P., 2003. Ventral nerve cord remodeling in a stingless bee (*Melipona quadrifasciata anthidioides*, Hymenoptera, Apidae) depends on ecdysteroid fluctuation and programmed cell death // *International Journal of Developmental Biology*. V. 47. P. 385–388.
- Pipa R.L., Woolever P.S., 1964. Insect neurometamorphosis: I. Histological changes during ventral nerve cord shortening in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera) // *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. V. 63. P. 405–417.
- Polilov A.A., 2012. The smallest insects evolve anucleate neurons // *Arthropod structure & development*. V. 41. P. 29–34.
- Polilov A.A., 2016. At the size limit-effects of miniaturization in insects // Springer International Publishing. P. 325.
- Polilov A.A., 2017. First record of *Megaphragma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in Columbia, and third animal species known to have anucleate neurons // *Journal of Hymenoptera Research*. V. 60. P. 181–185.
- Polilov A.A., Makarova A.A., 2020. Constant neuropilar ratio in the insect brain // *Scientific Reports*. V. 10. P. 7.
- Polilov A.A., Hakimi K.D., Makarova A.A., 2023. Extremely small wasps independently lost the nuclei in the brain neurons of at least two lineages // *Scientific Reports*. V. 13. P. 4.
- Power M.E., 1952. A quantitative study of the growth of the central nervous system of a holometabolous insect, *Drosophila melanogaster* // *Journal of Morphology*. V. 91. P. 389–411.
- Prugh J., Croce K.D., Levine R.B., 1992. Effects of the steroid hormone, 20-hydroxyecdysone, on the growth of neurites by identified insect motoneurons *in vitro* // *Developmental Biology*. V. 154. P. 331–347.

- Roat T.C., Landim C.D.C., 2010. Mitosis and cell death in the optic lobes of workers, queens and drones of the honey bee (*Apis mellifera*) during metamorphosis // Journal of biosciences. V. 35. P. 415–425.
- Ryan R.B., 1963. Contribution to the embryology of *Coeioles brunneri* (Hymenoptera: Braconidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 56. P. 639–648.
- Salkeld E.H., 1959. Notes on Anatomy, Life-history, and Behaviour of *Aphaereta pallipes* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), a Parasite of the Onion Maggot, *Hyalemya antiqua* (Meig.) // The Canadian Entomologist. V. 91. P. 93–97.
- Sanes J.R., Hildebrand J.G., 1976. Structure and development of antennae in a moth, *Manduca sexta* // Developmental biology. V. 51. P. 282–299.
- Smith E.L., 1970. Evolutionary morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera // Annals of the entomological Society of America. V. 63. P. 1–27.
- Soares P.A.O., Delabie J.H.C., Zanuncio J.C., Serrão J.E., 2011. Ecdysteroid Titters in Pupal Haemolymph and Post-Embryonic Brain Development in the Ant *Camponotus rufipes* (Hymenoptera, Formicidae) // Sociobiology. V. 57. P. 309–319.
- Stork T., Bernardos R., Freeman M.R., 2012. Analysis of glial cell development and function in *Drosophila* // Cold Spring Harbor Protocols. V. 2012. P. 18.
- Technau G., Heisenberg M., 1982. Neural reorganization during metamorphosis of the corpora pedunculata in *Drosophila melanogaster* // Nature. V. 295. P. 405–407.
- Tissot M., Gendre N., Stocker R.F., 1998. *Drosophila* P[Gal4] lines reveal that motor neurons involved in feeding persist through metamorphosis // Journal of Neurobiology. V. 37. P. 237–250.
- Tissot M., Stocker R.F., 2000. Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages // Progress in neurobiology. V. 62. P. 89–111.
- Tsujimura H., 1989. Metamorphosis of wing motor system in the silk moth, *Bombyx mori*: origin of wing motor neurons // Development, Growth and Differentiation. V. 31. P. 331–339.
- Williams D.W., Truman J.W., 2005. Remodeling dendrites during insect metamorphosis // Journal of neurobiology. V. 64. P. 24–33.

METAMORPHOSIS OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM IN *HABROBRACON HEBETOR* (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

E. N. Veko*, A. A. Makarova, A. A. Polilov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: vekogor@gmail.com

The structure of the central nervous system (CNS) of *Habrobracon hebetor* Say 1836 during the development from prepupa to imago was studied using histological methods and three-dimensional computer modeling. The metamorphosis of the CNS in *H. hebetor* largely coincides with the previously described changes in related groups of Hymenoptera. During development, the thoracic and abdominal ganglia of the nerve cord converge, the concentration of which reaches a maximum by the imago. The most noticeable changes in the CNS occur at the pupa I stage, when a sharp increase in the volumes of the cell cortex and neuropil in the CNS ganglia, an increase in the relative volume of the ganglia and an increase in the size of nerve cells are observed. The increase in the cell cortex of the ganglia is followed by its decrease by the imago stage, while the volume of the neuropil is significantly increased by the time the adult individual appears. An increase in the volumes of the key neuropil centers occurs throughout development from prepupa to imago. After a rapid increase in the size of nerve cells at the beginning of pupal development, it is decreased, with the average size of nerve cells in the imago being the same as in the prepupa. The number of nerve cells during pupal development is first increased, vs decreased at the imaginal stage, but not as much as in miniature Hymenoptera.

Keywords: microinsects, braconid wasp, anatomy, development