

24. Usanov S.A., Chernogolov A.A., Chashchin V.L. Is cytochrome P-450_{sc} a transmembrane protein? // FEBS Lett, **275** 1990. N1–2. P. 33–35.
25. von Heijne G. Transcending the impenetrable: how proteins come to terms with membranes // Biochim. Biophys. Acta, **947** 1988. N2. P. 307–333.
26. Wada A., Mathew P.A., Barnes H.J., Sanders D., Estabrook R.W., Waterman M.R. Expression of functional bovine cholesterol side chain cleavage cytochrome P450 (P450_{sc}) in Escherichia coli // Arch. Biochem Biophys, **290** 1991. N2. P. 376–380.

Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых⁶

Полилов А. А.

Биологический факультет

Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

E-mail: apolilov@mail.ru

Аннотация

В ходе работы изучено наружное и внутреннее строение имаго и личинок представителей семейства Ptiliidae с использованием сканирующего и просвечивающего электронных микроскопов. Выделено более 40 структурных особенностей, связанных с миниатюризацией. Основные из них: редукция многих склеритов скелета, уменьшение числа члеников в лапках и антеннах, отсутствие мышц средней кишки, редукция двух мальпигиевых сосудов, отсутствие сердца, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом, ротовой аппарат для питания полужидкой пищей, перовидное крыло имаго, отсутствие трахейной системы в брюшке личинок, сильная олигомеризация и концентрация нервной системы имаго, уменьшение размера и сокращение числа нервных клеток, редукция одного из семенников и яичников. Все изменения распределены по функциональным системам и показано, что наибольшей трансформации подвержены опорно-двигательная и метаболическая системы. Нервная и половая системы подвержены более слабым изменениям.

Исходя из полученных данных, выделены преобразования, позволившие насекомым предельно сократить размеры тела и перейти в «микромир». Основные из них: своеобразный крыловой аппарат и аппарат сворачивания крыла, не смачиваемые покровы имаго и личинок, оригинальное строение ротового аппарата имаго, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом у имаго и личинок, редукция трахейной системы и переход к частичному кожному дыханию у личинок.

Установлены возможные факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров тела насекомых: размеры яйца, размеры нервной системы и особенности питания.

Миниатюризация — основное направление эволюции насекомых (Четвериков, 1910). Результатом этого является то, что многие насекомые по размерам сравнимы с одноклеточными организмами, а некоторые, даже существенно меньше. Хорошим примером могут служить мельчайшие жесткокрылые из семейства Ptiliidae, это не только самые мелкие жуки, но и самые мелкие непаразитические насекомые, мельчайшие представители которого имеют длину всего 300 мкм. Размер тела, особенно предельно малый — важная характеристика животных, которая во многом определяет морфологию, физиологию и биологию вида. Закономерности, связанные с миниатюризацией подробно описаны для многих позвоночных, а для насекомых почти не известны (Hanken, Wake, 1993; Beutel, Haas, 1998; Grebennikov, Beutel, 2002).

⁶ Автор благодарен Р. Д. Жантиевой (кафедра энтомологии МГУ) за постоянную помощь в выполнении и написании данной работы, а также С. Ю. Чайке, Е. Е. Синицину (кафедра энтомологии МГУ) и сотрудникам лаборатории электронной микроскопии за содействие в обработке материала.

Поэтому задачами нашей работы являлось изучение строения Ptiliidae, выделение структурных особенностей, связанных с миниатюризацией, определение особенностей способствовавших миниатюризации и выделение факторов лимитирующих дальнейшее уменьшение размеров тела у насекомых.

Материалы и методы

В ходе работы было исследовано строение 10 видов Ptiliidae, и 6 видов из родственных семейств — Hydraenidae и Staphylinidae, для сравнения.

Исследование наружного строения было проведено в два этапа:

1. Изучение общего плана наружного строения, с использованием стереоскопического и просвечивающего микроскопов.
2. Изучение деталей строения с использованием сканирующего электронного микроскопа.

Для изучения внутреннего строения материал был фиксирован в глутаровом альдегиде и заключен в ЭПОН по стандартной методике (Валовая, Кавтарадзе, 1993; Миронов и др, 1994).

Изучение анатомии было проведено в два этапа:

1. Изучение внутреннего строения по полутонким срезам, окрашенным азуром и эозином с использованием оптического просвечивающего микроскопа.
2. Изучение деталей внутреннего строения по ультратонким срезам с использованием трансмиссионного электронного микроскопа.

Результаты и обсуждение

В целом, общий план наружного строения имаго соответствует строению других жесткокрылых, но отличается строением крыла, 2–3 чл. лапками и редукцией некоторых швов грудного отдела, а также другими деталями, о которых речь пойдет позже.

Строение личинок Ptiliidae соответствует камподевидному типу, но на общий план строения отличается практически полным отсутствием склеротизованных участков кутикулы.

Общий план внутреннего строения как имаго так и личинок, в целом, похож на строение других жуков (Полилов, 2004), но существенно отличается редукцией и изменением пропорций некоторых органов: кишечник занимает значительную часть полости тела, нервная система подвержена сильной олигомеризации и концентрации в грудном отделе, отсутствует сердце, гемолимфа вытеснена жировым телом, редуцирован один из яичников у самок и один из семенников у самцов.

Перейдем к рассмотрению структурных особенностей перистокрылок. В ходе исследования строения перистокрылок было выявлено более 40 особенностей, которые были классифицированы по следующей системе.

I. Обычные структуры

В эту группу попадают структуры, которые есть или были у родственных перистокрылкам групп.

I. 1. Примитивные структуры

В эту подгруппу попадают признаки, которые считаются примитивными для Staphylinioidea (Hansen, 1997). Наличие этих признаков у перистокрылок говорит о древности этой группы. В этой группе было выделено 4 особенности, основные их них

- 10 тергитов у имаго;
- развитые молярный выступ и простека мандибулы имаго и личинки;
- широкие смыкающиеся задние тазики с бедренными покрывками.

I. 2. Модифицированные структуры

Эта подгруппа объединяет структуры, подверженные изменению (в основном частичной редукции и уменьшению размера) при миниатюризации. Она может быть разделена на две подгруппы. Первая подгруппа включает изменения, которые происходят при уменьшении размеров не только у Ptiliidae, но и у родственных групп

жуков. Вторая подгруппа включает в себя уникальные изменения, не отмеченные в родственных группах жуков.

I.2.a Распространенные модификации, эта подгруппа включает 12 особенностей, основные из них следующие:

- уменьшение числа омматидиев имаго;
- сокращения числа члеников антенн и щупиков;
- уменьшение числа жилок в крыле;
- упрощение трахейной системы имаго;
- сокращение числа брюшных ганглиев у личинок.

I.2.б Уникальные модификации, эта подгруппа включает 12 особенностей, основные из них следующие:

- редукция тенториума имаго;
- сокращение числа члеников лапок имаго;
- редукция двух пар брюшных дыхалец у имаго некоторых видов;
- одночлениковые или отсутствующие урогомфы;
- редукция мускулатуры кишечника;
- редукция двух мальпигиевых сосудов;
- смещение надглоточного ганглия в заднюю часть головы и переднюю часть переднегруди у имаго и личинок;
- слияние подглоточного и переднегрудного ганглиев у имаго и личинок;
- слияние брюшных ганглиев с заднегрудным у имаго;
- редукция одного из двух семенников;
- редукция одного из двух яичников и уменьшение числа овариол в другом.

I. 3. Исчезнувшие структуры (полная редукция)

К этой подгруппе относятся структуры, которые имеются у представителей родственных групп, и полностью редуцированы у Ptiliidae. В принципе, это крайнее положение изменения признаков предыдущей подгруппы, но, выделив их отдельно, мы подчеркиваем принципиальность редукции не частей структуры, а структуры целиком, а в некоторых случаях и функциональной группы структур. В этой группе было выделено 7 особенностей, основные из них следующие:

- полная редукция швов головной капсулы имаго и личинок;
- отсутствие цервикальных склеритов имаго;
- отсутствие сердца и кровеносных сосудов у имаго и личинок;
- отсутствие трахейной системы в брюшке и груди личинок.

II. Новообразования

В эту группу попадают структуры, которые являются новообразованиями и отсутствуют у родственных групп. Именно эти структуры позволили перистокрылкам стать такими мелкими и перейти и существовать в «микромире». Эта группа включает 6 особенностей, основные из них следующие:

- ротовой аппарат и глотка для питания полужидкой пищей и перетерания мелких объектов;
- «Перистое» крыло;
- Механизм складывания, удерживания и защиты крыла.

Для общего анализа структурных изменений, связанных с уменьшением размера у перистокрылок был проведен анализ изменений по функциональным системам. Для этого наружные и внутренние структурные изменения были распределены по 4-ем функциональным системам, каждая из которых отражает определенную сторону жизнедеятельности (см. табл. 1).

Таблица 1
Распределение особенностей по функциональным системам

Функциональная система	Число изменений			
	Модификаций	Полных редукций	Новообразований	Сумма
Опорно-двигательная система	10	4	3	17
Метаболическая система	7	2	3	12
Нервная система	7			7
Половая система	2	1		3

В табл. 1 можно видеть, что наибольшие изменения затрагивают опорно-двигательную и метаболическую системы, наименьшее количество изменений наблюдаются в половой системе. В нервной системе не происходит качественных изменений. Сильные изменения в опорно-двигательной системе можно объяснить перераспределением влияющих физических сил. Изменения в метаболической системе можно объяснить повышением эффективности диффузии при столь мелких размерах. Отсутствие качественных изменений в нервной системе говорит о невозможности ее принципиальных перестроек.

Как отмечалось выше, Ptiliidae являются самыми мелкими жуками и самыми мелкими непаразитическими насекомыми, они живут в «микромире», где сила поверхностного натяжения жидкости и капиллярные силы больше их собственного веса, поэтому очень интересным является вопрос, что позволило им стать такими мелкими и занять свое место в «микромире»? Очевидно, что модификация многих структур могла сыграть важную роль при уменьшении размеров, но решающее адаптивное значение, видимо, имели новообразования. Наиболее важные из этих изменений мы более подробно рассмотрим ниже.

Одна из важнейших проблем, с которой сталкиваются насекомые при уменьшении размера, это снижение эффективности машущего полета, связанное с уменьшением числа Рейнольдса (Horridge, 1956).

Многие мелкие насекомые (Thysanoptera, мелкие Hymenoptera и др.) решают это одинаково, за счет бахромы по периметру крыла. Но из всех групп «перистокрылых» насекомых только Ptiliidae способны складывать крылья в поперечном направлении и убирать под надкрылья, что позволяет им жить в почвообразных субстратах. У них имеются кутикулярные складки на тергитах, которые, видимо, участвуют в сворачивании и удержании крыла под надкрыльями и вырост метоскутеллума, который поддерживает и скрепляет надкрылья, что предотвращает механическое повреждение крыла.

Вторая проблема, возникающая при уменьшении размеров, связана с обработкой пищи. Ротовой аппарат Ptiliidae имеет оригинальное строение, в покое верхняя губа и ментум смыкаются изолируя предротовую полость и погруженные в ней мандибулы и максиллы от внешней среды. В активном состоянии максиллы выдаются за пределы головной капсулы и с их помощью происходит отфильтровывание и загребание пищевого субстрата в предротовую полость. Пищевым субстратом для Ptiliidae являются грибные дрожжевые и бактериальные пленки, образующиеся на поверхности различных разлагающихся веществ растительного происхождения.

В предротовой полости происходит его дальнейшая переработка с помощью мандибул и эпифаринкса, они у перистокрылок имеют своеобразное строение, не отмеченное у других групп жуков. Мандибула имеет подвижную лопасть на верхней поверхности этой лопасти имеются ряды мелких зубцов, которым соответствуют ряды таких же зубцов на эпифаринксе, с помощью этого механизма Ptiliidae способны претереть даже очень мелкие объекты, включая бактерий.

Так же в строение ротового аппарата следует отметить мощный глоточный насос, с помощью которого перистокрылки преодолевают силу поверхностного натяжения при питании.

При уменьшении размеров капиллярные силы делают невозможной эффективную циркуляцию гемолимфы по телу насекомого, поэтому у перистокрылок редуцировано сердце и гемолимфа вытеснена паренхимоподобным жировым телом. Отсутствие транспортной системы компенсируется высокой эффективностью диффузии при столь мелких размерах. Аналогичная картина наблюдается у многих, особенно мелких клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976)

Крайне малые размеры тела, с одной стороны, повышают эффективность пассивного трахейного дыхания, но, с другой стороны делают невозможной активную вентиляцию трахейной системы. В связи с этим, у имаго перистокрылок, которые обычно имеют 9 пар дыхалец, происходит упрощение внутренней трахейной системы, а личинки, имеющие только одну пару дыхалец, переходят на частично кожное дыхание, чему способствуют обитание в условиях 100%-ой влажности и тонкие несклеротизованные покровы.

Вопрос о факторах, ограничивающих размеры насекомых, является важным и интересным для общей энтомологии. Предложено много гипотез, о факторах ограничивающих максимальные размеры насекомых (Чернышев, 1996), и ни одной по факторам, ограничивающим минимальные размеры, кроме предположения, что минимальные размеры лимитируются числом и размером клеток. Но это лишь общее теоретическое предположение.

Факторы, лимитирующие уменьшение размеров жуков, целесообразно рассматривать не только на Ptiliidae, но и сравнивая их с более мелкими насекомыми (Mymaridae и Trichogrammatidae) и самыми мелкими клещами (Tetrapodili).

Первая гипотеза касается размера яйца, которое при уменьшении размера тела насекомого уменьшается не пропорционально. У Ptiliidae единоразово развивается только одно яйцо и оно занимает до 1/3 объема тела самки. И, возможно, именно предельный размер яйца ограничивает дальнейшее уменьшение размеров у насекомых. Эта проблема менее остро стоит у мелких паразитических перепончатокрылых, у которых яйца имеют небольшой запас питательных веществ, так как личинка развивается в яйце хозяина. У четырехногих клещей эта проблема решается иначе, у них во время развития яйца резорбируется кишечник и яйцо занимает большую часть объема тела (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976).

Вторая гипотеза затрагивает размеры нервной системы. Размеры нейронов у перистокрылок значительно меньше, чем у других насекомых и приближается к абсолютно минимальному значению, ограниченному размером ядра. Число нейронов у Ptiliidae также меньше, чем у других насекомых. Но, несмотря на это, относительный объем центральной нервной системы у перистокрылок много выше чем у других насекомых (Полилов, 2004). Из этого можно сделать вывод, что предел уменьшения нервной системы может лимитировать минимальные размеры жуков. Принципиально другое строение центральной нервной системы и простота поведения четырехногих клещей позволяет сильнее уменьшить размеры тела. Строение нервной системы мелких паразитических перепончатокрылых слабо изучено, поэтому, нельзя говорить о том, как они решают проблему с уменьшением ЦНС.

Следующая возможная гипотеза касается питания с преодолением силы поверхностного натяжения и капиллярных сил. Этот фактор является решающим в ограничении минимальных размеров сосущих насекомых (Novotny, Wilson, 1997), и вероятно играет важную роль и для Ptiliidae.

Выводы

1. Изучено наружное и внутреннее строение имаго и личинок представителей семейства Ptiliidae и выделено более 40 структурных особенностей, связанных с миниатюризацией, эти особенности классифицированы по характеру изменения.

2. Все изменения распределены по функциональным системам и показано, что наибольшей трансформации подвержены опорно-двигательная и метаболическая системы. Нервная и половая системы подвержены более слабым изменениям.
3. Установлены изменения, позволившие перистокрылкам предельно сократить размеры тела и перейти в «микромир». Основные из них — это своеобразный крыловой аппарат имаго, несмачиваемые покровы имаго и личинок, оригинальное строение ротового аппарата имаго, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом у имаго и личинок, переход к частичному кожному дыханию у личинок.
4. Выделены возможные факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров тела у жуков это размеры яйца, размеры нервной системы и особенности питания.

Литература

1. Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н. Микротехника. Правила, приемы, искусство, эксперимент. М., 1993.
2. Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. Спб., 1994.
3. Полилов А.А. Анатомия жуков-перокрылок (Coleoptera: Ptiliidae) *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum* // Зоологический журнал, 2004 (в печати).
4. Сильвере А.П., Штейн-Марголина В. *Tetrapodili* — четырехногие клещи. Электронномикроскопическая анатомия, проблемы эволюции и взаимоотношения с возбудителями болезней растений. Таллин, 1976.
5. Чернышев В.Б. Экология насекомых. М., 1996.
6. Четвериков С.С. Основной фактор эволюции насекомых // Известия Московского Энтомологического общества, 1915. Т. 1. С. 14–24.
7. Beutel R.G., Haas A. Larval head morphology of *Hydroscapha natans* LeConte 1874 (Coleoptera, Mухophaga, Hydroscaphidae) with special reference to miniaturization // *Zoomorphology*, **18** 1998. P. 103–116.
8. Grebennikov V.V., Beutel R.G. Morphology of the minute larva of *Ptinella tenella*, with special reference to effects of miniaturisation and the systematic position of Ptiliidae (Coleoptera: Staphylinoidea) // *Arthropod Structure & Development*, **31** 2002. P. 157–172.
9. Hanken J., Wake D. B. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance // *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **24** 1993. P. 501–519.
10. Hansen M. Phylogeny and classification of the staphyliniform beetle families (Coleoptera) // *Biologiske Skrifter*, **48** 1997. P. 1–339.
11. Horridge A. The flight of very small insects. // *Nature*, **178** 1956. P. 1334–1335.
12. Novotny V., Wilson M.R. Why are there no small species among xylem-sucking insects? // *Evolutionary Ecology*, **11** 1997. P. 419–437.

Секция «Востоковедение и африканистика»

Конструкции с прямой речью и употребление вокатива в текстах переводов «Алмазной сутры»

Н.В. Потапова

*Институт стран Азии и Африки,
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

«Алмазная сутра» *Vajracchedikā prajñāpāramitāsūtra* появилась в Индии во II–III вв. н.э. и очень рано приобрела авторитет среди приверженцев махаяны. Об этом свидетельствуют её многочисленные переводы как на восточные, так и на европейские языки.

«Алмазная сутра» уже в III веке быстро распространилась в Китае. Знаменательно, что после изобретения книгопечатания в Китае самым первым датированным отпечатанным текстом стала именно китайская версия «Алмазной сутры» (Меньшиков, 1988, С. 116).