

*На правах рукописи*

Полилов Алексей Алексеевич

Морфологические особенности насекомых,  
связанные с миниатюризацией

03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2006

Работа выполнена на кафедре энтомологии Биологического факультета  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель

доктор биологических наук  
профессор  
Р.Д. Жантиев

Официальные оппоненты

доктор биологических наук  
профессор  
К.В. Макаров

доктор биологических наук  
А.Г. Пономаренко

Ведущая организация

Институт проблем эволюции и экологии  
им. А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится 18 декабря в 17.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им М.В. Ломоносова по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им М.В. Ломоносова, д. 1, стр. 12, Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московском государственном университете им М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 17 ноября 2006

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Л.И. Барсова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность исследования**

Миниатюризация – одно из основных направлений эволюции насекомых. В результате миниатюризации многие насекомые по размерам становятся сравнимы с одноклеточными организмами, а некоторые даже существенно меньше. Размер тела, особенно предельно малый, – важная характеристика животных, которая во многом определяет морфологию, физиологию и биологию вида. Вместе с предельно малыми размерами насекомые демонстрируют огромный разброс размеров. Длина мельчайшего насекомого отличается от длины самого крупного более чем в 2000 раз, что существенно превышает разброс размеров в любом из классов позвоночных животных. Закономерности, связанные с уменьшением размеров тела, описаны для многих позвоночных, а для насекомых практически неизвестны.

Размер мельчайшего насекомого – паразита-яйцеда из сем. Mymaridae равен 140 мкм, а размер мельчайшего свободноживущего насекомого – жука из сем. Ptiliidae равен 300 мкм. Перокрылки и мимариды живут в “микромире”, где сила поверхностного натяжения жидкости, капиллярные и электростатические силы больше их собственного веса, поэтому строение мельчайших насекомых представляет большой теоретический интерес и имеет фундаментальное значение. Но их наружное строение практически не изучено, а внутреннее не известно. Таким образом, изучение строения мельчайших насекомых позволяет существенно расширить представления о явлении миниатюризации в животном мире.

Также важными для общей энтомологии являются вопросы: что позволило насекомым стать такими мелкими и занять свое место в “микромире”, и какие факторы лимитируют дальнейшее уменьшение размеров тела?

**Цель работы:** изучить строение мельчайших насекомых и выявить морфологические закономерности, связанные с уменьшением размеров тела.

В рамках поставленной цели были определены следующие задачи:

- Изучить наружное и внутреннее строение представителей семейства Ptiliidae (Coleoptera);
- Изучить наружное и внутреннее строение представителей семейства Mymaridae (Hymenoptera);
- Выделить структурные особенности Ptiliidae и Mymaridae, связанные с миниатюризацией;
- Исследовать распределение изменений по функциональным системам органов;
- Установить морфологические адаптации, способствовавшие миниатюризации;
- Найти факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров насекомых.

### **Научная новизна**

Впервые проведено комплексное сравнительноморфологическое изучение мельчайших насекомых и выделены структурные особенности, связанные с миниатюризацией.

Впервые детально исследовано наружное строение имаго и личинок Ptiliidae с использованием сканирующего электронного микроскопа и описан ряд существенных новообразований, не известных у других насекомых.

Впервые изучена анатомия имаго Ptiliidae с применением гистологических методов и трансмиссионного электронного микроскопа и обнаружены несколько крупных системных перестроек внутреннего строения, не описанных у других насекомых.

Впервые изучена анатомия имаго Mymaridae с применением гистологических методов и трансмиссионного электронного микроскопа и обнаружено несколько значительных особенностей строения, включая асимметричность центральной нервной системы.

Получены новые данные по строению представителей сем. Staphylinidae и Hydraenidae, впервые изучена анатомия 3-х видов стафилинид.

Проведено изучение строения мельчайшего насекомого – *Dicopomorpha echeapterygis* и одного из мельчайших свободноживущих насекомых *Nanosella* sp.

Для 9-и видов из 4-х семейств построены трехмерные компьютерные модели внутреннего строения. Впервые проведено сравнение относительных объемов органов насекомых с использованием методов трехмерного компьютерного моделирования.

Разработана система ступеней миниатюризации, определяющих характер морфологических изменений, связанных с уменьшением размеров тела, факторы, способствовавшие миниатюризации, и факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров.

Выдвинуты новые гипотезы о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела насекомых.

### **Теоретическая и практическая ценность**

Изучение мельчайших насекомых позволило существенно расширить представления о явлении миниатюризации в животном мире. Поскольку изученные насекомые – одни из мельчайших многоклеточных животных, их строение и факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров, представляют фундаментальный интерес для общей биологии.

Сформулированы положения о ступенях миниатюризации, которые могут быть использованы при изучении вопросов миниатюризации в других группах животных.

Миниатюризация – не только одно из основных направлений эволюции насекомых, но и важное направление современной техники. Полученные данные по строению микронасекомых и установленные закономерности могут быть использованы в бионике, особенно в микроробототехнике. Некоторые положения уже включены в справочник по робототехнике (Барсуков, 2005).

Разработана комплексная методика изучения внутреннего строения очень мелких организмов, имеющих твердые покровы, которая включена в курс практических занятий по микроскопическим методам на кафедре энтомологии Биологического факультета МГУ.

Полученные данные о строении перокрылок и мимарид позволят выделить новые признаки, которые могут быть использованы для их диагностики.

Результаты исследования включены в курсы лекций по общей энтомологии и физиологии насекомых, читаемых на кафедре энтомологии Биологического факультета МГУ.

## **Апробация работы**

Материалы работы представлены на международных конференциях “Ломоносов” 2004, 2005, 2006, симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006) и 8-м Европейском энтомологическом конгрессе (VIII<sup>th</sup> European Congress of Entomology, Turkey, 2006).

По теме диссертации автором опубликовано 12 работ, из которых 6 – статьи, 5 – тезисы, 1 – материалы конференции.

## **Структура и объем работы**

Работа состоит из введения, 4-х глав, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 180-и страницах, включает 92 рисунка и 20 таблиц. Список литературы содержит 154 названий, в том числе 117 на иностранных языках.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор литературы**

#### **1.1. Размеры тела и строение насекомых**

Закономерности строения, связанные с уменьшением размеров тела, описаны для многих животных, особенно позвоночных (Rensch, 1948; Спасский, 1983; Hanken, 1983, 1985, 1993; Шмидт-Ниельсон, 1987; Roth et al., 1990, 1994, 1995, 1997; Hanken, Wake, 1993; Edlinger, 1998), а для насекомых практически не известны. Несмотря на то, что разброс размеров у насекомых гораздо больше, чем у любого класса позвоночных. Отдельные работы, затрагивающие особенности строения насекомых, связанные с миниатюризацией, касаются достаточно крупных объектов (более 2 мм) (Rensch, 1948), описывают отдельные элементы строения личинок (Beutel, Naas, 1998; Grebennikov, Beutel, 2002; Beutel et al., 2005) или написаны без фактического материала (Городков, 1984).

Количество миниатюрных насекомых очень велико. В классе Insecta насчитывается 245 семейств, включающих представителей с длиной тела 2 мм и 106 семейств содержащих виды с длиной тела 1 мм. 52% семейств, включающих представителей с длиной тела 2 мм, входят в состав двух отрядов: Coleoptera и Hymenoptera. В размерном классе до 1 мм процент этих отрядов увеличивается до 69, а размерный класс менее 0,5 мм представлен исключительно видами этих двух отрядов.

Среди насекомых (не включая Entognatha) только три семейства имеют представителей меньше 0,5 мм длиной – это Mymaridae и Trichogrammatidae (Hymenoptera) и Ptiliidae (Coleoptera).

Мельчайшими насекомыми являются яйцевые паразиты Mymaridae, а самыми мелкими непаразитическими насекомыми - Ptiliidae. Отряды Hymenoptera и Coleoptera, к которым относятся эти семейства, включают большинство миниатюрных насекомых и демонстрируют наибольший разброс размеров. Поэтому вопрос миниатюризации насекомых будет рассмотрен на представителях этих двух отрядов.

### 1.2. Строение Ptiliidae и родственных групп Coleoptera

Строение жуков сем. Ptiliidae изучено недостаточно. По наружному строению имаго есть только устаревшие общие работы (Gillmeister, 1845; Matthews, 1872, 1900) и несколько современных работ по морфологии отдельных родов (Seevers, Dybas, 1943; Sorensson, 1997; Hall, 1999). Данных по морфологии личинок еще меньше. Описаны личинки для 12 родов (из 70), причем для многих из них приведены только краткие описания (Boving, Craighead, 1931; Paulian, 1941) или просто отдельные рисунки (De Marzo, 2000, 2001). Имеется единственная обобщающая работа (Dybas, 1976), в которой по представителям 9 родов строится общий морфологический портрет личинок Ptiliidae. Большой интерес также представляет статья, в которой подробно рассмотрено наружное строение личинки *Ptinella tenella* (Grebennikov, Beutel, 2002). Внутреннее строение имаго перистокрылок не изучено. Есть только две работы о строении половой системы (De Marzo, 1992; De Coninck, Coessens, 1982) и частные работы о строении сперматозоида (Dybas L., Dybas H., 1987, 1981), длина которого у некоторых Ptiliidae превышает длину имаго. Существует единственная работа по анатомии личинок, в которой описана топография внутренних органов (Grebennikov, Beutel, 2002).

Полученные данные по перистокрылкам мы будем сравнивать с близкородственными сем. Hydraenidae и Staphylinidae (Lawrence, Newton, 1995; Hansen, 1997; Lawrence et al., 1999). Поэтому работы по строению этих семейств рассмотрены в данной главе обзора литературы.

### 1.3. Строение Mymaridae и родственных групп

Mymaridae, как наездники-яйцееды, привлекали внимание многих исследователей. Но вопросы морфологии и особенно анатомии в литературе отражены недостаточно. Подробно наружное строения представлено в единственной работе (Debauche, 1948). Кратко строение Mymaridae описано в ряде крупных работ по систематике (Никольская, 1952; Schauff, 1984; Noyes, Valentine, 1989; Huber, 1997) и биологии отдельных представителей (Sahad, 1982). Строение личинок также слабо изучено (Jackson, 1961; Balduf, 1928; Bakkendorf, 1934). Внутреннее строение имаго не изучено, кроме частных работ по строению половой системы (King, Copland, 1969; Jackson, 1969; Viggiani, 1988). Внутреннее строение личинок очень сильно упрощено и описано в ряде работ (Balduf, 1928; Bakkendorf, 1934; Иванова-Казас, 1961; Jackson, 1961).

Согласно современным данным по систематике и филогении Hymenoptera, Mymaridae относятся к надсемейству Chalcidoidea (Никольская, 1952; Gibson, 1986; Лелей, 1995; Gibson et al., 1999). Поэтому для интерпретации результатов полученные данные по строению Mymaridae мы будем сравнивать с литературными данными о строении других Chalcidoidea. Для этого работы по строению Chalcidoidea рассмотрены в данной главе обзора литературы.

## Глава 2. Материалы и методы

Были исследованы 22 вида из 4-х семейств. Основным материалом для работы были представители семейств Ptiliidae (Coleoptera) и Mymaridae (Hymenoptera), включая мельчайшее насекомое *Dicopomorpha echmepterygis*. Для слабо изученных родственных групп (Staphylinoidea) было проведено исследование строения для

сравнения. Для хорошо изученных родственных групп сравнение проводили по литературным данным.

Для изучения наружного строения собранный материал сохранялся в 70 %-м этиловом спирте. Исследование морфологии было проведено в три этапа:

1. Изучение общего плана наружного строения, с использованием стереоскопического микроскопа.
2. Изучение наружного строения, с использованием просвечивающего микроскопа.
3. Изучение деталей строения с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ)

Для изучения внутреннего строения собранный материал был фиксирован и заключен в заливочную среду по следующим методикам:

- I. Для работы с крупными (более 2 мм) объектами была применена фиксация жидкостью Буэна и заливка в парапласт.
- II. Для работы с мелкими (менее 2 мм) объектами применена фиксация глутаровым альдегидом и заливка в Эпон.

Изучение анатомии было проведено в пять этапов:

1. Изучение внутреннего строения крупных насекомых (более 2 мм). На микротоме были изготовлены срезы 5-10 мкм толщиной. Срезы были окрашены гистологическими красителями (азур-эозин).
2. Изучение внутреннего строения мелких насекомых (менее 2 мм) по полутонким срезам. На пиромитоме были сделаны серии продольных и поперечных срезов толщиной 1-3 мкм. Срезы были окрашены гистологическими красителями (азур-эозин, метиленовый синий и эозин).
3. Изучение отдельных систем органов на тотальных препаратах.
4. Трехмерная реконструкция внутреннего строения по сериям срезов с использованием программы Reconstruct (Fiala, 2005).
5. Изучение деталей внутреннего строения с использованием трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ).

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Строение Ptiliidae

#### 3.1.1. Наружное строение Ptiliidae

Маленькие жуки от 0,3 до 3 мм длиной (в среднем около 0,8 мм). Тело округлое, овальное или удлинненное. Окраска покровов монотонная, у разных представителей семейства варьирует от желтой (слабопигментированные бескрылые формы) до черной. Обычно плотно покрыты волосками, иногда опушение бывает двойным (волоски разной длины, строения или ориентации). Структура покровов разнообразна – от простой редкой пунктировки до сложной ячеистой микроскульптуры. За счет микроскульптуры, опушения и покрытия гидрофобными веществами тело перистокрылок не смачивается водой. Голова прогнатная не втянута в переднеспинку. Головная капсула цельная, лишенная швов. Сложные глаза расположены по бокам головы и состоят из 15-70 омматидиев каждый. Простых глазков нет. Антенны с неплотной 2-3-члениковой булавой, первые два основных членика значительно крупнее остальных. Число члеников обычно 11, но у некоторых представителей уменьшается до 8. Антенны прикрепляются по бокам головы перед глазами. Ротовой

аппарат состоит из хорошо развитых мандибул, максилл, верхней и нижней губы. Грудь перистокрылок, как и других жуков состоит из обособленной переднегруди и слитых средне- и заднегруди. Переднеспинка сильно склеритизована. Передние тазиковые впадины обычно открытые, но у некоторых представителей полностью замкнутые. Среднегрудь относительно невелика, заднегрудь – самый крупный отдел груди. Надкрылья имеют различную форму и микроскульптуру, без выраженных продольных бороздок. У большинства видов надкрылья имеют узкие эпиплевры. Обычно надкрылья немного укорочены и не прикрывают последние 2-3 сегмента брюшка, реже они не укорочены и покрывают все брюшко, или сильно укорочены и покрывают только первые сегменты брюшка. Задние крылья Ptiliidae имеют характерное “перистое” строение, иногда отсутствуют. В покое складываются поперечно и размещаются под надкрыльями. Ноги имеют обычное расчленение на тазик, вертлуг, бедро, голень и лапку, относительные размеры которых сильно варьируют внутри семейства. Лапки 2-3-члениковые, с двумя простыми коготками. Брюшко состоит из 10 сегментов. Число видимых стернитов 6-7, так как первый стернит редуцирован, а несколько последних видоизменены и погружены внутрь брюшка. Число видимых тергитов 9-10. Наружный генитальный аппарат самцов большинства видов представлен простым пенисом, только виды одного рода имеют парамеры. Важным диагностическим признаком является строение сперматеки, которое очень сильно варьирует внутри семейства.

Основные особенности наружного строения, связанные с миниатюризацией:

- Уменьшение числа омматидиев
- Сокращение числа члеников антенн
- Редукция лабиальных щупиков
- Ротовой аппарат и глотка для питания полужидкой пищей
- Подвижная лопасть мандибул и эпифаринкс для перетирания мелких частиц пищи
- Редукция ламинотенториума
- Редукция швов головной капсулы
- Редукция цервикальных склеритов
- Редукция некоторых швов грудного отдела
- Птилоптерия
- Аппарат складывания и защиты крыла
- Упрощение эдеагуса

### 3.1.2. Наружное строение личинки

Камподеевидные, немного изогнутые в дорсо-вентральном направлении, длина 0,8-2 мм (последний возраст). Тело вытянутое параллельностороннее, почти цилиндрическое в поперечнике. Покровы слабо склеритизованы и не пигментированы. На теле небольшое количество щетинок разной длины. Голова прогнатная. Головная капсула цельная, лишенная швов. Глазки отсутствуют, за исключением одного вида из рода *Nossidium* (Dybas, 1976). Антенны 3-члениковые. Ротовой аппарат состоит из хорошо развитых мандибул, максилл, верхней и нижней губы. Грудной отдел состоит из трех отдельных сегментов, примерно одинакового размера, которые немного шире брюшка. На груди имеются только слабо склеритизованные не пигментированные дорсальные склериты. Между первым и вторым грудным сегментом имеется пара дыхалец. Ноги состоят из 5 члеников

(тазика, вертлуга, бедра, голени и слившихся лапки и коготка). Брюшко состоит из 10 сегментов. Все сегменты без выраженных склеритов. У большинства видов дыхальца на брюшных сегментах отсутствуют. На 9-м сегменте 1-члениковые урогомфы, у некоторых представителей они отсутствуют. На 10-м сегменте имеются анальные крючки и мембранозный анальный пузырек.

Основные особенности наружного строения, связанные с миниатюризацией:

- Отсутствие вентральных и стернальных склеритов груди и всех склеритов брюшка
- Урогомфы одночлениковые или отсутствуют

### 3.1.3. Внутреннее строение имаго

Медиальную часть полости тела занимает кишечник, большую часть груди заполняет мускулатура, пространство между всеми органами заполнено жировым телом, единственная крупная свободная полость тела – яйцевая полость у самок, отсутствуют сердце и диафрагмы, нервная система подвержена сильной олигомеризации и концентрации в грудных отделах, половая система занимает значительную часть брюшка.

Основные особенности внутреннего строения, связанные с миниатюризацией:

- Редукция мускулатуры кишечника
- Образование дивертикулов кишечника
- Редукция двух мальпигиевых сосудов
- Сокращение объема гемолимфы и вытеснение ее паренхимоподобным жировым телом
- Отсутствие сердца и кровеносных сосудов
- Слияние подглоточного и переднегрудного ганглиев
- Слияние брюшных ганглиев с заднегрудным
- Упрощение трахейной системы
- Редукция одного из семенников и яичников

### 3.1.4. Внутреннее строение личинки

Медиальную часть полости тела занимает кишечник, значительную часть груди занимает мускулатура, пространство между всеми органами заполнено жировым телом, отсутствуют диафрагмы и сердце.

Основные особенности внутреннего строения, связанные с миниатюризацией:

- Редукция мускулатуры кишечника
- Редукция двух мальпигиевых сосудов
- Сокращение объема гемолимфы и вытеснение ее паренхимоподобным жировым телом
- Отсутствие сердца и кровеносных сосудов
- Смещение надглоточного ганглия в переднегрудь
- Сокращение числа брюшных ганглиев
- Упрощение трахейной системы

## 3.2. Строение Mymaridae

### 3.2.1. Наружное строение имаго

Мелкие перепончатокрылые от 0,14 до 4 мм длиной (обычно 0,4-1 мм). Тело компактное, редко брюшко вытянуто. Окраска монотонная от желтой до черной, без

металлического блеска. Покровы без сложной микроскульптуры и плотного опушения. Голова гипогнатная. Сложные глаза расположены по бокам головы и состоят из 60-200 омматидиев, простых глазков 3. У некоторых представителей глаза и глазки редуцируются. Антенны 8-13-члениковые, прикрепляются между глазами. Над основанием антенн идет поперечный медиальный шов, не свойственный другим Chalcidoidea. Грудной отдел (мезосома) состоит из слившихся передне-, средне- и заднегруди, а также вошедшего в него первого брюшного сегмента. Среднегрудь – самый крупный отдел груди, заднегрудь представлена метанотумом, остальные ее склериты сливаясь с первым брюшным сегментом образуют промежуточный сегмент. Крыльев обычно две пары, иногда задняя пара сильно редуцируется, а в отдельных случаях крылья отсутствуют. Крыло состоит из узкой крыловой пластинки с сильно обедненным жилкованием, по периметру крыла имеется бахрома из длинных щетинок. Мембрана заднего крыла не доходит до основания. Ноги имеют типичное для насекомых расчленение на тазик, вертлуг, бедро, голень и лапку. Вертлуги у большинства представителей семейства 2-члениковые. Лапки 4-5 члениковые, у отдельных представителей 1-члениковые. Число видимых сегментов брюшка (метасомы) 5-7, так как первый входит в состав груди, второй образует стебелек, а вершинные видоизменяются, часто у разных полов количество видимых тергитов и стернитов отличается. Стебелек может быть достаточно длинным или очень коротким. Наружный генитальный аппарат самцов представлен фалобазой несущей парамеры и простым эдеагусом. Самки имеют яйцеклад состоящий из наружных и внутренних ножен и пары стилетов.

Внешний половой диморфизм сильно выражен. Самцы и самки различаются по размерам, пропорциям, количеству видимых склеритов брюшка, числу члеников антенн, вооружению ног. В отдельных случаях (*Dicromorpha echemepterygis*) самцы значительно меньше самок и имеют сильно упрощенное строение, они лишены крыльев, глаз, глазков, ротового аппарата, сокращается количество члеников лапок и антенн.

Основные особенности наружного строения, связанные с миниатюризацией:

- Сокращение числа омматидиев или отсутствие глаз
- Сокращение числа члеников антенн
- Сокращение числа члеников максиллярных и лабиальных щупиков
- Редукция ротового аппарата
- Система мембранозных складок на голове
- Редукция лапки и предлапки
- Птилоптерия или отсутствие крыльев
- Отсутствие стебелька

### 3.2.2. Внутреннее строение имаго

Медиальную часть полости тела занимает кишечник, основную часть головы занимают надглоточный и подглоточный ганглии, значительную часть груди занимает мускулатура, половая система занимает большую часть брюшка.

Основные особенности внутреннего строения, связанные с миниатюризацией:

- Редукция мускулатуры кишечника
- Сокращения числа мальпигиевых сосудов
- Редукция сердца
- Слияние среднегрудного и заднегрудного ганглиев

- Слияние брюшных ганглиев в единый синганглий
- Смещение брюшного синганглия у самцов на латеральную сторону
- Уменьшение размеров одного из семенников

#### Глава 4. Обсуждение

##### 4.1. Структурные особенности, связанные с миниатюризацией

В ходе исследования строения у представителей изученных семейств было выявлено более 90 особенностей, которые были классифицированы по следующей системе (табл. 1).

Таблица 1. Структурные особенности перокрылок и мимарид

Семейство	Плезиоморфии	Апоморфии				
		Синапоморфии		Аутапоморфии		
		Модификации	Редукции	Модификации	Редукции	Новообразования
<b>Ptiliidae</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>3</b>	<b>5</b>
Общие для имаго и личинок	1	4	0	6	1	0
Только у имаго	2	6	1	11		5
Только у личинок	1	2		2	1	0
<b>Mymaridae</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>4</b>	<b>12(2)<sup>1</sup></b>	<b>3(4)</b>	<b>2</b>
Общие для имаго и личинок	0	0	0	1	0	0
Только у имаго	1	13	1	8(2)	(4)	1
Только у личинок	0	1	3	2	3	1

Анализируя распределение изменений, по предложенной выше схеме, и сравнивая количество изменений у Ptiliidae и Mymaridae, можно видеть, что перокрылки демонстрируют большее количество модификаций и новообразований, а мимариды большее количество редукций. Биологическое значение этой тенденции будет разобрано в следующих главах обсуждения. Количество изменений, общих для имаго и личинок, у мимарид значительно меньше, чем у перокрылок, что объясняется различиями в образе жизни имаго и личинок у паразитов-яйцеедов. Количество существенных новообразований и небольшое число полных редукций (особенно у Ptiliidae) противоречит утверждениям К.Б. Городкова о пумилистической дегенерации и резком упрощении при достижении размерного порога около 1 мм (Городков, 1984).

##### 4.2. Изменение относительного объема органов

Для изучения изменения относительного объема органов, связанного с уменьшением размеров тела, был проведен анализ трехмерных реконструкций и

<sup>1</sup> В скобках приведено количество изменений, характерных только для самца *Dicopomorpha echemepterygis*

моделей для 9 видов из 4 семейств. Объем тела изученных объектов различался более чем в 34000 раз.

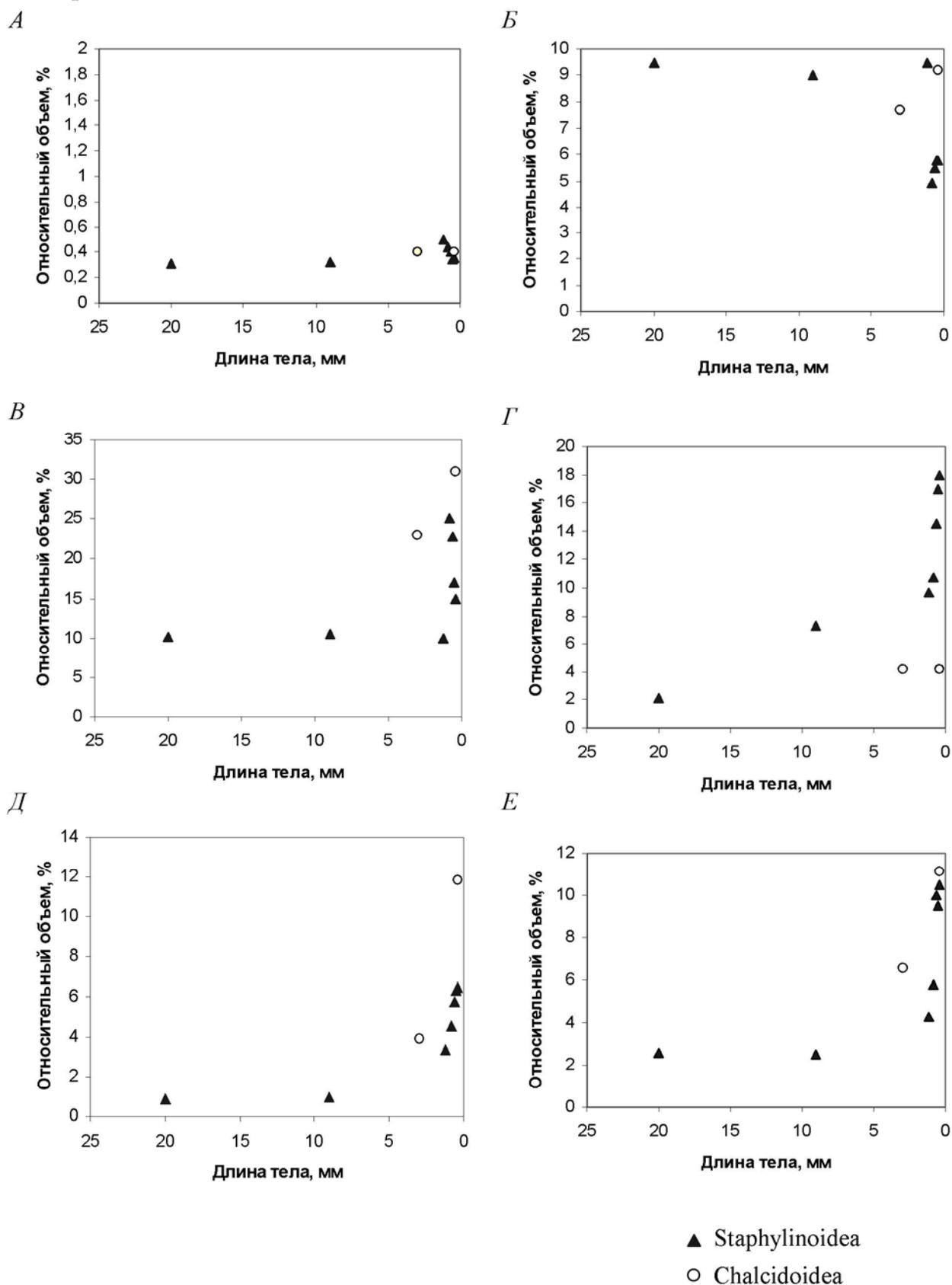


Рис. 1. Изменение относительного объема внутренних органов: А - выделительная система, Б - пищеварительная система, В - мускулатура, Г - скелет, Д - нервная система, Е - половая система

При изменении размеров тела относительный объем органов меняется по-разному. Выделительная система меняется изометрически. Остальные аллометрически. Характер изменения различен для разных систем и таксонов.

Пищеварительная система в пределах Staphylinidae меняется изометрически. У Ptiliidae и Chalcidoidea наблюдается незначительное увеличение (до 2%) относительного объема. При уменьшении размеров тела относительная площадь поверхности кишечника увеличивается, и следовало ожидать сокращения относительного объема. Но наблюдается небольшое увеличение, которое, видимо, вызвано тем, что кишечник за счет дивертикулов компенсирует редукцию транспортной системы.

Относительный объем мускулатуры остается постоянным для Staphylinidae разного размера. Ptiliidae демонстрируют уменьшение относительного объема на 15 %, а хальцидоиды увеличение на 8 %. Уменьшение относительного объема компенсируется увеличением относительной силы мышц (Hiestend, 1928; Городков, 1984). Разница в тенденциях изменения объема между перокрылками и мимаридами, видимо, объясняется большей летной активностью последних и менее совершенной крыловой системой.

Относительный объем скелета у Staphylinidae увеличивается, а у Chalcidoidea меняется изометрически. Увеличение относительного объема, несмотря на то, что при уменьшении размеров тела относительная прочность скелета увеличивается, объясняется тем, что кутикула выполняет не только опорную функцию, но и защитную, а при уменьшении размеров тела относительная площадь поверхности увеличивается.

В связи с крайне малым диаметром трахей объем дыхательной системы вычислить не удалось, но, учитывая сильную редукцию трахейной системы у Ptiliidae и Mymaridae, можно предположить, что ее относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела.

Наиболее интересные изменения наблюдаются в половой и нервной системах, относительный объем которых увеличивается при уменьшении размеров во всех изученных таксонах. Повышение относительного объема нервной системы показано не только для изученных нами групп, но и для других мелких насекомых (Rensch, 1948; Beutel, Haas, 1998; Beutel et al., 2005).

#### 4.3. Распределение изменений по функциональным системам

Для общего анализа структурных изменений, связанных с уменьшением размера у насекомых, проведем анализ изменений по функциональным системам. Для этого распределим все наружные и внутренние структурные изменения по 4-м функциональным системам органов, каждая из которых отражает определенную сторону жизнедеятельности (табл. 2).

Таблица 2. Распределение изменений по функциональным системам

Функциональная система	Изменения	Группа насекомых				Количество
		Ptiliidae		Mymaridae		
		Имаго	Личинка	Имаго	Личинки	
Опорно-двигательная	Общее число	14	4	15	5	38
	Редукции	1	1	2	2	6
Метаболическая	Общее число	10	7	5	6	28
	Редукции	1	1	1	5	8
Нервная	Общее число	6	5	8	1	20
	Редукции	0	0	2	0	2
Половая	Общее число	4	0	1	0	5
	Редукции	0	0	0	0	0

Наиболее сильной трансформации подвержены метаболическая и опорно-двигательная системы, наименьшее количество изменений наблюдается в половой и нервной системах, они же демонстрируют увеличение относительного объема. Сильные изменения в опорно-двигательной системе можно объяснить перераспределением влияющих физических сил, а преобразования в метаболической системе – повышением эффективности диффузии при столь мелких размерах. Небольшое количество изменений в половой и нервной системах и повышение их относительного объема говорит о невозможности принципиальных перестроек этих систем органов.

#### 4.4. Адаптивное значение миниатюризации

Микроскопические размеры позволяют использовать микроколичества ресурсов и энергии, жить в микроусловиях, которые недоступны крупным формам. Для паразитов яйцеедов это возможность развиваться в более мелких яйцах или большим числом особей в одном яйце. Для жесткокрылых это возможность жить в микрокавернах и микротрещинах почвообразных субстратов (Гиляров, 1949). У яйцеедов практически нет конкурентов, кроме крупных хищников, питающихся яйцами насекомых. А основные конкуренты миниатюрных жуков – клещи не способны к полету (кроме форезии) и поэтому проигрывают по скорости заселения субстрата.

#### 4.5. Сравнение результатов миниатюризации в разных группах насекомых

Сравнивая морфологические изменения, связанные с уменьшением размеров тела в изученных группах, и анализируя предыдущие главы, можно видеть, что основные изменения представляют собой параллелизмы.

Возникает вопрос, почему большинство миниатюрных представителей относятся к двум отрядам насекомых с полным превращением? С одной стороны это объясняется тем, что эти отряды – крупнейшие по количеству видов, но этот факт не дает полного объяснения, поскольку жуки и перепончатокрылые включают менее трети от общего числа семейств.

Отсутствие миниатюрных форм у *Hemimetabola* можно объяснить практически одинаковым планом строения личинок (нимф) первого возраста и имаго. И в качестве основной лимитированной стадии необходимо рассматривать не имаго, а личинку первого возраста, так как именно ее размер с одной стороны ограничивает размер яйца, а, с другой стороны она имеет почти такое же строение как имаго. Возможность стадийной олигомеризации у *Holometabola* (Догель, 1954) дает им большие возможности для миниатюризации. Обеднение яйца желтком и увеличение размера личинки относительно имаго у насекомых с полным превращением также дает преимущества при миниатюризации.

Большое количество миниатюрных форм у *Coleoptera* и *Hymenoptera*, с одной стороны, объясняется биологическими особенностями (паразитизмом у перепончатокрылых, обитанием в почвообразных субстратах у жесткокрылых), а, с другой стороны, морфологическими преобразованиями, которые подробно описаны в следующих главах.

#### 4.6. Ступени миниатюризации

Мы выделяем три ступени миниатюризации. Первая характеризуется сохранением всех функций жизнедеятельности на всех стадиях жизненного цикла. Она характерна для свободно живущих организмов (например, *Ptiliidae*). Вторая определяется потерей функций на одной из стадий жизненного цикла. Например, большинство *Mymaridae*, имаго которых сохраняют все жизненные функции, а личинки, кроме первого возраста, лишены органов чувств, движения. Третья, характеризуется потерей функций на всех стадиях жизненного цикла. Например, самец *Dicopomorpha echmepterygis* лишен зрения, питания, полета. Вторая ступень становится возможной благодаря явлению стадийной олигомеризации (Догель, 1954). Третья – благодаря половому диморфизму.

Ступени миниатюризации не только определяют количество и характер морфологических изменений, но и, главное, определяют преобразования, способствующие миниатюризации и факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров.

#### 4.7. Факторы (структурные особенности), способствовавшие миниатюризации

Как отмечалось выше, *Mymaridae* и *Ptiliidae* являются самыми мелкими насекомыми. Они живут в “микром мире”, где сила поверхностного натяжения жидкости, капиллярные и электростатические силы больше их собственного веса. Поэтому очень интересным является вопрос, что позволило им стать такими мелкими и занять свое место в “микром мире”? Очевидно, что модификация многих структур могла сыграть важную роль при уменьшении размеров, но решающее адаптивное значение, видимо, имели полные редукции и новообразования. Наиболее важные из этих изменений мы более подробно рассмотрим ниже.

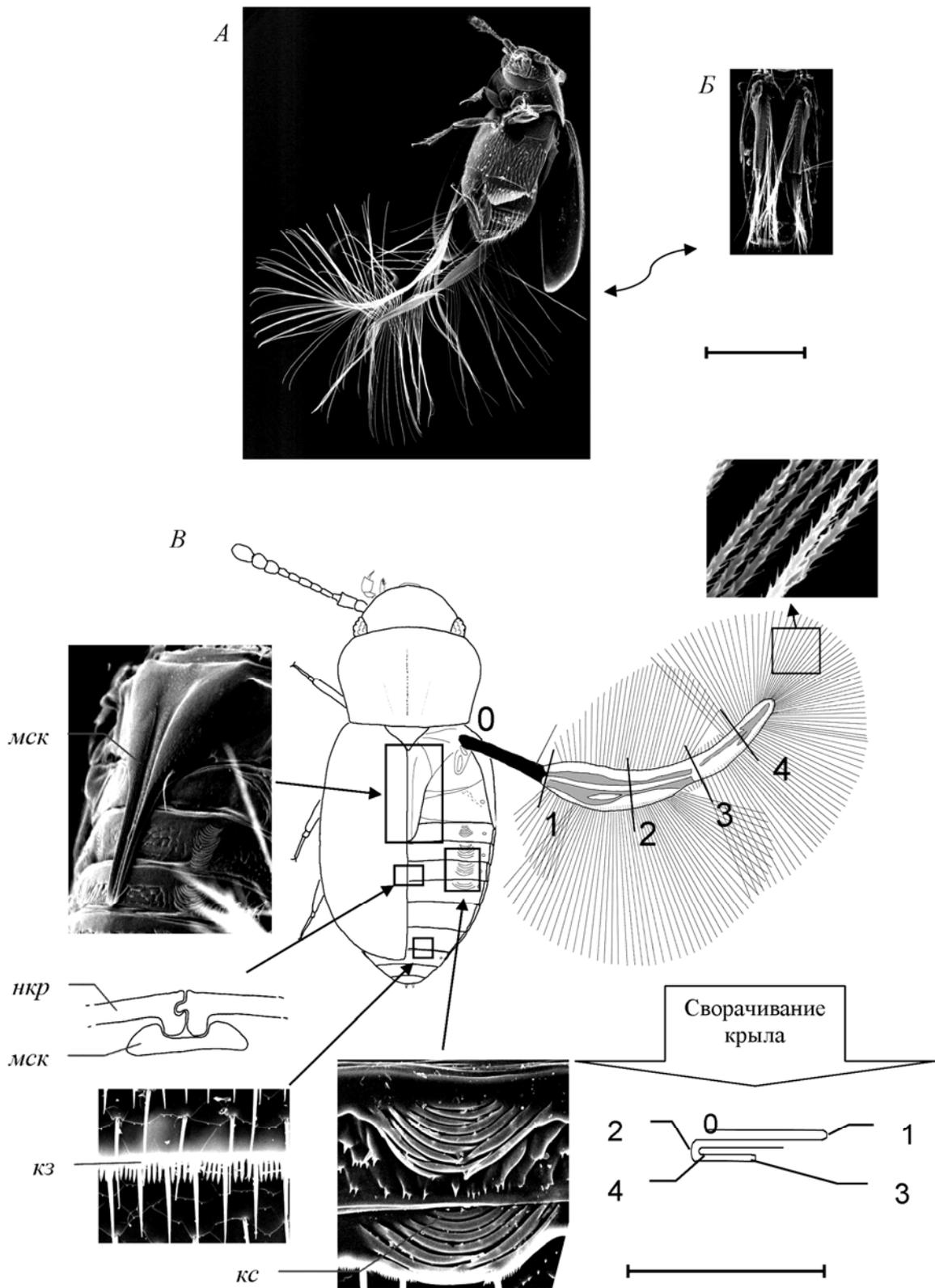


Рис. 2. Крыловой аппарат перокрылок: *A* - расправленные крылья, *B* - сложенные крылья, *B* - аппарат сворачивания и защиты крыла; масштаб 200 мкм  
*МСК* – метаскутеллум, *НКР* – надкрылье, *КЗ* – кутикулярные зубцы, *КС* – кутикулярные складки

Одна из важнейших проблем, с которой сталкиваются насекомые при уменьшении размера, это снижение эффективности машущего полета. Эффективность определяется числом Рейнольдса, которое уменьшается при уменьшении размеров тела (Horrige, 1956; Walker, 2002). Многие мелкие насекомые (Thysanoptera, мелкие Hymenoptera и др.) решают эту проблему одинаково, за счет птилоптерии – бахромы из щетинок по периметру крыла. Но из всех групп “перистокрылых” насекомых только Ptiliidae способны складывать крылья в поперечном направлении и убирать их под надкрылья, что позволяет им жить в почвообразных субстратах (рис. 2). И только перокрылки имеют выросты на щетинках, дополнительно увеличивающие площадь поверхности. Mymaridae, не имея подобных образований, вынуждены сильно увеличивать относительную массу крыловой мускулатуры.

Вторая, не менее серьезная проблема, это сила поверхностного натяжения, которая при столь мелких размерах становится огромной силой, во много раз превышающей вес тела. С одной стороны, эта проблема решается несмачиваемостью покровов, но, с другой стороны, поверхностную пленку необходимо преодолевать при питании, и как решается это противоречие, пока неизвестно; возможно за счет специальных выделений в предротовой полости, уменьшающих силу поверхностного натяжения, и мощного глоточного насоса.

Следующая проблема, возникающая при уменьшении размеров, связана с выбором пищи и ее обработкой. Как предполагается (Dybas, 1976; Newton, 1984; Leschen, 1993) Ptiliidae питаются спорами грибов, но необходимо отметить, что споры многих грибов имеют размер 20-40 мкм и они не могут потребляться перистокрылками. Споры средних размеров (10-20 мкм) могут быть перетерты крупными зубцами на молярном выступе мандибул. Более мелкие споры, а также дрожжи и бактерии могут быть перетерты верхней поверхностью подвижной лопасти мандибул и эпифаринксом (рис. 3). Подобный механизм для перетерания мелких объектов не известен у других насекомых и, несомненно, имеет большое значение для уменьшения размеров тела. Наличие своеобразной личинки 1-го возраста, которая подготавливает содержимое яйца хозяина для последующих возрастов, является важным приспособлением к яйцевому паразитизму и миниатюризации. Похожее строение личинки описано и для некоторых других мелких яйцеедов (Никольская, 1952; Козлов, 1987).

При уменьшении размеров капиллярные силы делают невозможной эффективную циркуляцию гемолимфы по телу насекомого, поэтому у перистокрылок сердце отсутствует, а у мимарид редуцировано. Гемолимфа вытеснена жировым телом. Отсутствие транспортной системы компенсируется высокой эффективностью диффузии при столь мелких размерах. Также большое значение имеет образование многочисленных дивертикулов кишечника у перокрылок, которые сокращают расстояние от кишки до других органов. 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, имаго перистокрылок и мимарид имеют почти полный набор дыхалец, характерный для крупных представителей родственных групп. Личинки перистокрылок имеют только одну пару дыхалец и переходят на частично кожное дыхание, чему способствуют обитание в

условиях 100 %-ой влажности и тонкие несклеротизованные покровы. Трахейная система у личинок мимарид отсутствует, и они используют кожное дыхание.

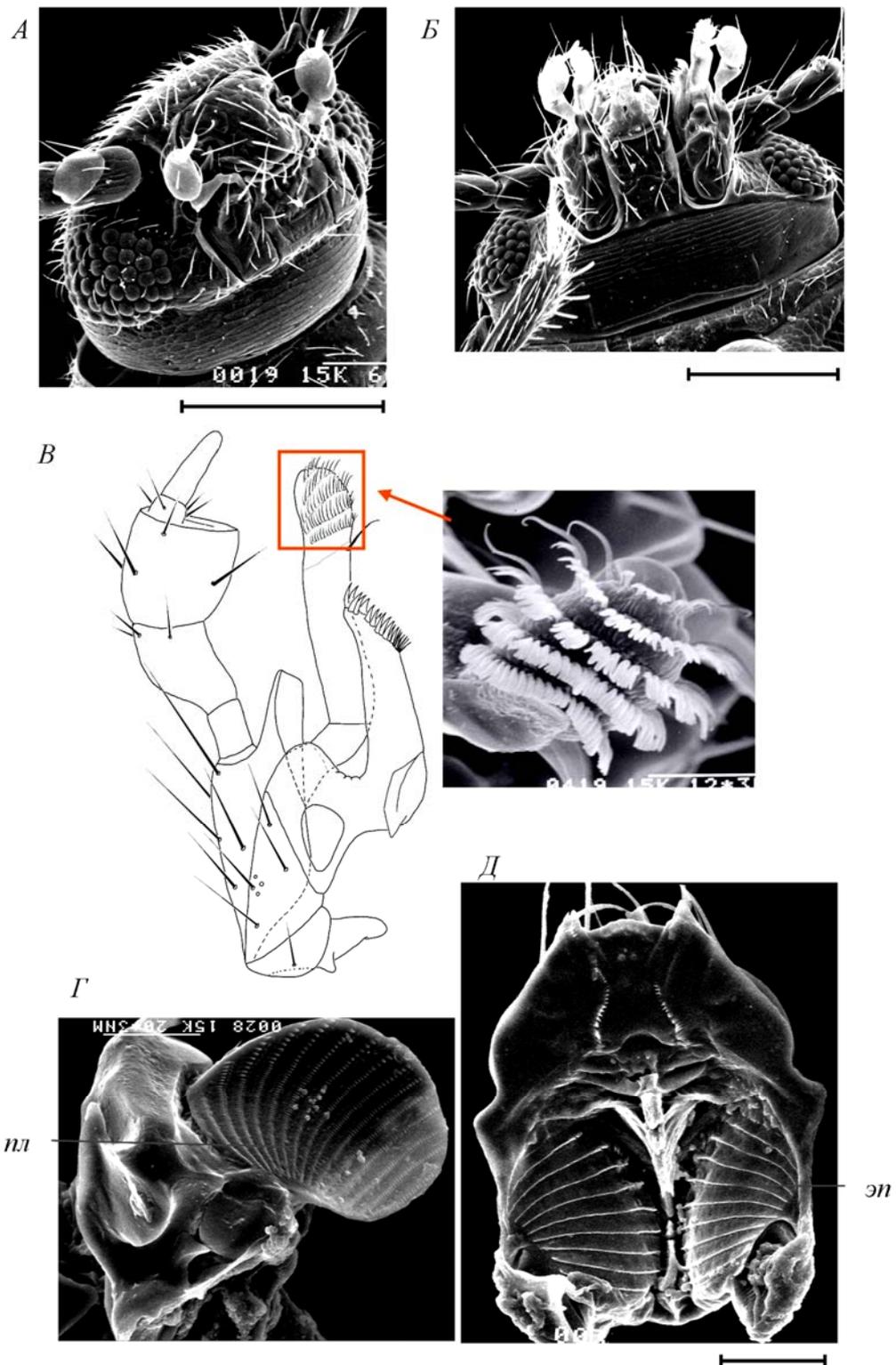


Рис. 3. Ротовой аппарат перокрылок: *А* – пассивное состояние, *Б* – активное состояние, *В* – максилла, *Г* – мандибула, вид сверху, *Д* – нижняя губа вид снизу; масштаб *А-Б* – 100 мкм, *В-Д* – 20 мкм  
*пл* – подвижная лопасть, *эл* - эпифаринкс

Немного забегаая вперед, следует отметить, что при изменении размера тела, размер яйца изменяется не пропорционально, и поэтому важным адаптивным изменением является перестройка эмбрионального развития у паразитических перепончатокрылых, а именно: сильная дезэмбрионизация, алицетальность, переход от типичного для насекомых поверхностного дробления к полному (Иванова-Казас, 1961).

#### 4.8. Факторы, лимитирующие уменьшение размеров

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 насекомых, целесообразно рассматривать, сравнивая их с самыми мелкими клещами (Tetrapodili).

Первая гипотеза касается размера яйца, которое при уменьшении размера тела насекомого уменьшается не пропорционально (Garcia-Barros, 1999, 2000, 2002). У Staphylinoidea относительный размер яйца увеличивается в 5 раз. И у Ptiliidae яйцо занимает до 1/3 длины тела самки. И, возможно, именно предельный размер яйца ограничивает дальнейшее уменьшение размеров у жуков. Необходимость развития такого яйца объясняется повышением относительного объема половой системы. У Chalcidoidea подобного увеличения относительного размера яйца не наблюдается, поскольку личинка развивается в яйце хозяина, и благодаря этому, наблюдается сильная дезэмбрионизация и обеднение яйца желтком. 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 и мимарид значительно меньше, чем у других насекомых (рис. 4 А) и приближаются к абсолютно минимальному значению, ограниченному размером ядра. Поскольку объем хроматина, например, у всех паразитических перепончатокрылых практически одинаковый (Гохман, 2005), следовательно, размер ядра тоже приблизительно одинаковый, или, по крайней мере, конечный. Об этом свидетельствует и то, что уменьшение размера нейронов мельчайших насекомых происходит за счет изменения степени компактизации хроматина. Число нейронов также меньше, чем у других насекомых. Но, несмотря на это, относительный объем центральной нервной системы у перистокрылок и мамарид много выше чем у других насекомых (рис. 1 Д, 4 Б). Из этого можно сделать вывод, что предел уменьшения нервной системы, ограниченный количеством и размером нейронов, лимитирует минимальные размеры насекомых. Четырехногие клещи, несмотря на другое строение центральной нервной системы и простоту поведения, также демонстрируют увеличение относительного объема ЦНС (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976).

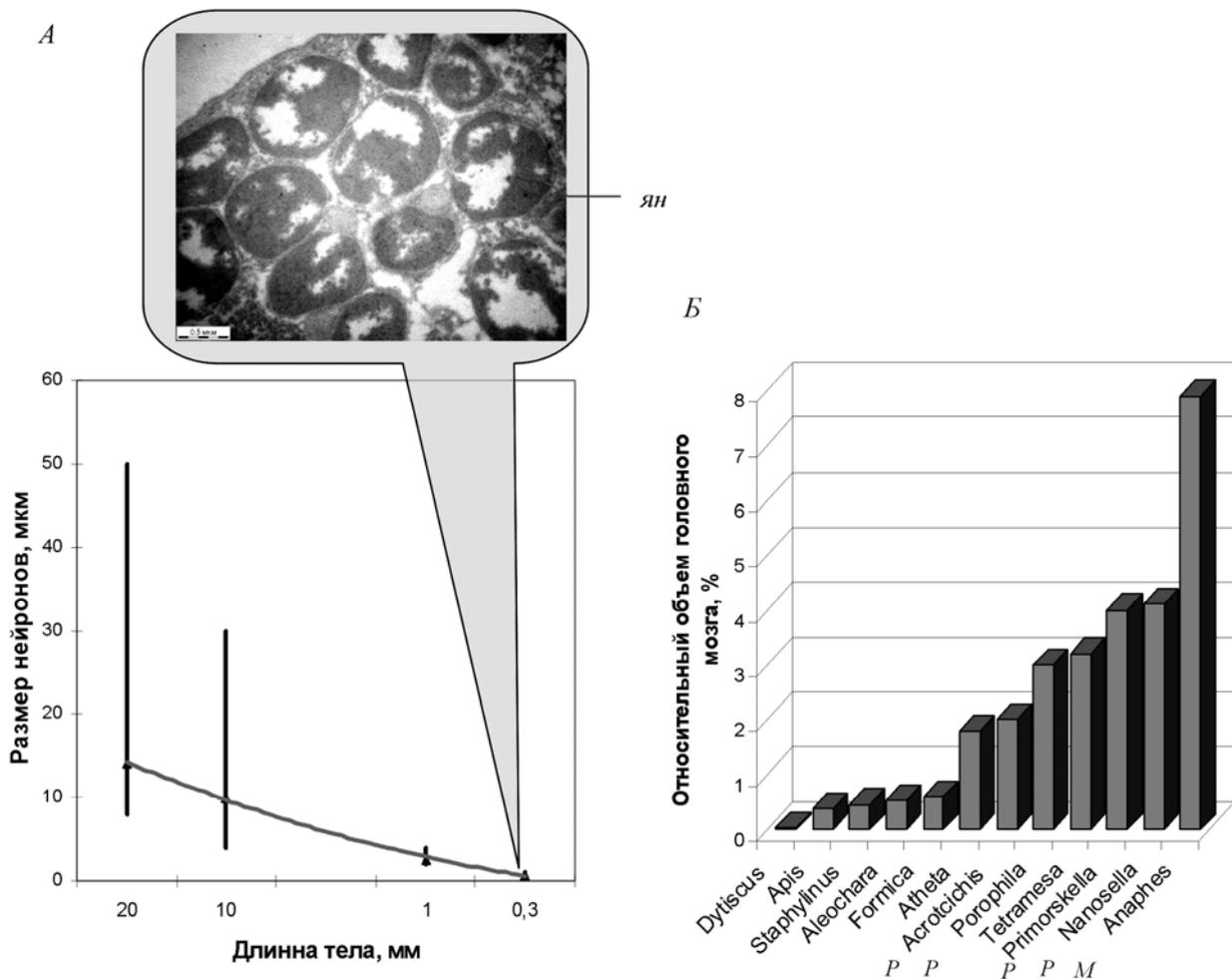


Рис. 4. Изменение размеров нейронов (А) и относительного объема головного мозга (Б)

*ян* – ядро нейрона, *P* – Ptiliidae, *M* – Mymaridae

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, имеет большое значение для других насекомых.

Относительная прочность наружного скелета при уменьшении размеров тела увеличивается (Городков, 1984; Четвериков, 1915), но, несмотря на это, относительный объем кутикулы у перокрылок увеличивается при миниатюризации. Это, видимо, связано с условиями обитания в агрессивной почвообразной среде. Поэтому следует предположить, что масса кутикулы ограничивает дальнейшее уменьшение размеров тела.

## ВЫВОДЫ

1. Изучено наружное и внутреннее строение имаго и личинок представителей семейства Ptiliidae (Coleoptera), выделено более 50-и структурных особенностей, связанных с миниатюризацией.
2. В результате изучения наружного и внутреннего строения представителей семейства Mymaridae (Hymenoptera) выделено более 40 структурных особенностей, связанных с миниатюризацией.
3. Все морфологические особенности, обусловленные миниатюризацией, классифицированы по характеру изменения. Установлено, что Ptiliidae имеют большее количество модификаций и новообразований, а Mymaridae – большее количество редуций.
4. Анализ распределения количества изменений по функциональным системам и изменения относительного объема органов при уменьшении размеров показал, что наибольшей трансформации подвержены опорно-двигательная и метаболическая системы; нервная и половая системы изменяются в меньшей степени.
5. Значительная часть морфологических изменений, связанных с миниатюризацией, у перокрылок и мимарид являются параллелизмами.
6. Выделены три ступени миниатюризации: первая характеризуется сохранением всех жизненных функций, вторая характеризуется потерей функций на одной из стадий жизненного цикла, третья – потерей функций на всех стадиях жизненного цикла. Ступени миниатюризации определяют характер морфологических изменений, факторы, способствовавшие миниатюризации, и факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров.
7. Установлены морфологические преобразования, позволившие изученным группам предельно сократить размеры тела и перейти в “микромир”. Это общие для перокрылок и мимарид: своеобразное перовидное крыло, несмачиваемые покровы, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом, редукция трахейной системы и переход к частичному или полному кожному дыханию у личинок. И характерные только для Ptiliidae: аппарат для сворачивания и защиты крыла, оригинальное строение ротового аппарата имаго. Характерные только для Mymaridae: дезэмбрионизация, алицетальность и своеобразная личинка первого возраста.
8. Выделены возможные факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров тела у насекомых: на первой ступени миниатюризации это – размер яйца и, соответственно, объем половой системы, масса кутикулы; на второй ступени – объем нервной системы, ограниченный количеством и размером нейронов.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИСЕРТАЦИИ

1. *Полилов А.А.*, 2003. Фауна жуков-перистокрылок (Coleoptera: Ptiliidae) Московской области // Бюллетень МОИП. Т. 108. № 5. С. 11-17.
2. *Полилов А.А., Перековский Е.Э.*, 2004. Новые виды позднеэоценовых жуков-перистокрылок из ровенского и балтийского янтарей // Палеонтологический журнал. Т. 8. № 6. С. 73-77. [English translation: Polilov A.A., Perkovsky E.E. 2004. New species of Late Eocene Feather-winged beetles (Coleoptera, Ptiliidae) from Rovno and Baltic Amber // Paleontological Journal. V. 38. № 6. P. 664-668].
3. *Полилов А.А.*, 2004. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Тезисы докладов XI международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2004". М.: МГУ. С. 126-127.
4. *Полилов А.А.*, 2004. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Вестник молодых ученых. Выпуск I. Сборник лучших докладов XI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». М.: Гарт. С. 41-47.
5. *Полилов А.А.*, 2004. Анатомические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых (статья) // Zeiss сегодня. Т. 25. С. 2.
6. *Polilov A., Bibin A.*, 2004. An introduction to the Ptiliidae (Coleoptera) of the Caucasian reserve with the description of new and little known species // Russian Entomological Journal. V. 13. № 3. P. 1-5.
7. *Полилов А.А.*, 2005. Анатомия жуков-перистокрылок *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum* // Зоологический журнал. Т. 84. № 2. С. 1-9. [English translation: Polilov A.A. 2005. Anatomy of the feather-winged beetles *Acrotrichis montandoni* and *Ptilium myrmecophilum* (Coleoptera, Ptiliidae) // Entomological review. V. 85. № 5. P. 467-475].
8. *Полилов А.А.*, 2005. Анатомия жуков-перистокрылок и миниатюризация насекомых // Микроскопические исследования. Сборник научно-практических статей специалистов МГУ им. М.В. Ломоносова. К 250-летию Московского Государственного Университета. М.: МГУ. С. 7-12.
9. *Полилов А.А.*, 2005. Пределы миниатюризации насекомых // "Ломоносов-2005": XII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых, секция "Биология"; 12-15 апреля, Москва, МГУ, Биологический факультет: Тезисы докладов. М. МАКС Пресс. С. 178-179.
10. *Полилов А.А.*, 2006. Объемы внутренних органов и пределы миниатюризации насекомых // "Ломоносов-2006": XIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых, секция "Биология"; 12-15 апреля, Москва, МГУ, Биологический факультет: Тезисы докладов. М. МАКС Пресс. С. 181-182.
11. *Polilov A.A.*, 2006 Limits of miniaturization in insects by the example of the smallest Coleoptera // VIIIth European Congress of Entomology, Izmir, Turkey September 17-22, 2006, supplementary abstract book. P. 15.
12. *Полилов А.А.*, 2006. Морфологические особенности Mymaridae, связанные с миниатюризацией // Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Программа и тезисы докладов. С. 15.