

На правах рукописи



Полилов Алексей Алексеевич

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛЬЧАЙШИХ
НАСЕКОМЫХ**

03.02.05 — энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва 2014

Работа выполнена на кафедре энтомологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор
Жантиев Рустем Девлетович,
заведующий кафедрой энтомологии
Биологического факультета
МГУ имени М.В.Ломоносова

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Стекольников Анатолий Александрович,
профессор кафедры энтомологии
Биолого-почвенного факультета
Санкт-Петербургского государственного университета

доктор биологических наук
Федосеева Елена Борисовна,
старший научный сотрудник сектора энтомологии
Научно-исследовательского Зоологического музея
МГУ имени М.В.Ломоносова

доктор биологических наук
Беньковский Андрей Олегович,
ведущий научный сотрудник
лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии
Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН

Ведущая организация:

**Московский педагогический
государственный университет**

Защита диссертации состоится 19 мая 2014 г. в 15-30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1

Факс: (495) 939-43-09, e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан __ февраля 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Миниатюризация, или уменьшение размеров тела, — широко распространенный тренд эволюции животных (Hanken, Wake, 1993) и одно из основных направлений эволюции насекомых (Четвериков, 1915), в результате которого они становятся сопоставимы по размерам с одноклеточными организмами.

Известно, что размер тела, особенно предельно малый, представляет собой важнейшую характеристику и во многом определяет морфологию, физиологию и биологию животных (Шмидт-Ниельсон, 1987). Закономерности изменения строения, связанные с миниатюризацией, описаны для многих позвоночных, однако для насекомых до начала нашей работы они были практически неизвестны.

Жуки перокрылки и перепончатокрылые мимариды являются одними из мельчайших многоклеточных животных: размер мельчайшего насекомого — паразит-яйцееда из сем. Mymaridae — 140 мкм, а размер мельчайшего свободноживущего насекомого — жука из сем. Ptiliidae — 300 мкм. Их строение до последнего времени практически не было описано, притом что его изучение не просто позволяет существенно расширить представления о явлении миниатюризации в животном мире, но имеет исключительный теоретический интерес и общее фундаментальное значение: ведь насекомые подобного размера живут в особом «микромире», где сила поверхностного натяжения жидкости, капиллярные и электростатические силы больше их собственного веса.

Кроме того, насекомые, демонстрируя огромный разброс размеров (длина мельчайшего отличается от длины самого крупного более чем в 2000 раз, что существенно превышает разброс размеров в любом из классов позвоночных животных), служат уникальным материалом и для такого актуального направления современной биологии и биотехнологии, как изучение масштабирования (scaling) биологических структур и процессов. Изучение масштабирования органов насекомых дает принципиально новый материал и для обсуждения факторов, ограничивающих размеры тела животных.

Необходимость специального исследования в этой научной области определила **цель работы**: изучить строение мельчайших насекомых и выявить морфологические закономерности, связанные с уменьшением размеров тела.

В рамках поставленной цели были определены следующие **задачи**:

- Изучить строение имаго и личинок мельчайших свободно живущих насекомых (Coleoptera: Ptiliidae, Corylophidae).
- Исследовать строение имаго мельчайших паразитических насекомых (Hymenoptera: Mymaridae, Trichogrammatidae).
- Изучить строение имаго и нимф микронасекомых с неполным превращением (Psocoptera: Liposcelididae, Thysanoptera: Thripidae).
- Выделить структурные особенности микронасекомых, связанные с миниатюризацией.
- Изучить изменение относительных объемов органов при уменьшении размеров тела.
- Проанализировать способность разных систем органов к масштабированию.
- Провести сравнения эффектов миниатюризации в разных группах насекомых.
- Определить факторы, лимитирующие уменьшение размеров насекомых.

Научная новизна

В нашей работе впервые было детально изучено наружное и внутреннее строение микронасекомых из семейств Ptiliidae и Corylophidae (Coleoptera), Mymaridae и Trichogrammatidae (Hymenoptera), Liposcelididae (Psocoptera), включая мельчайших насекомых *Dicopomorpha echmepterygis*, *Megaphragma mymaripenne*, *Nanosella* sp.

В ходе обработки морфологического материала были описаны 3 новых рода и 12 новых видов. Выделены структурные особенности объектов, связанные с миниатюризацией. Основные из них: сильная редукция кровеносной системы, вплоть до практически полного вытеснения гемолимфы жировым телом и отсутствия сердца (у Ptiliidae); существенное упрощение трахейной системы и переход к частично кожному или кожному дыханию у личинок (Ptiliidae, Mymaridae); концентрация ЦНС, часто сопровождающаяся полным смещением головного мозга и брюшных ганглиев в грудные отделы, а также асимметрией строения ЦНС; отсутствие одного из семенников и яичников (Ptiliidae); слияние многих элементов наружного скелета и упрощение эндоскелета.

Впервые у животных обнаружены безъядерные нейроны и показана возможность функционирования практически безъядерной нервной системы, состоящей только из отростков. При этом мельчайшие насекомые демонстрируют способность управлять всеми основными функциями жизнедеятельности, включая полет и поиск хозяина, при помощи всего 7400 нейронов во всей ЦНС.

Для 22 видов из 11 семейств 5 отрядов построены трехмерные компьютерные реконструкции внутреннего строения. Впервые проведено сравнение относительных объемов органов насекомых при уменьшении размеров тела с использованием методов трехмерного компьютерного моделирования.

Разработана система ступеней миниатюризации, определяющих характер морфологических изменений, связанных с уменьшением размеров тела.

Сформулированы 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 являются одними из мельчайших многоклеточных животных, их строение и лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров факторы представляют фундаментальный интерес для общей биологии. Полученные результаты открывают новые возможности для целого ряда биотехнологических и биоинформационных направлений, таких как бионика, нанооптика, моделирование нейронных сетей, изучения масштабирования органов и сенсорных систем, геномики и многих других. Уникальное явление безъядерных нейронов может существенно изменить представления о строении и физиологии ЦНС животных и человека, а также стать ключевым моментом в изучении механизмов памяти и регенерации нейронов.

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 микроробототехнике. Некоторые положения исследования уже включены в справочник по робототехнике (Барсуков, 2005).

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

Разработана комплексная методика изучения внутреннего строения предельно мелких организмов, имеющих твердые покровы, которая включена в курс «Методы экспериментальной энтомологии» на кафедре энтомологии Биологического факультета МГУ.

Полученные данные о строении микронасекомых позволяют выделить новые признаки, служащие для решения таксономических задач. Особое место в этом контексте занимает организация мускулатуры головы и грудного отдела, поскольку показано, что у большинства микронасекомых сохраняется практически полный набор мускулатуры, характерный для крупных представителей родственных групп насекомых. Высокая степень стабильности набора мускулатуры, несмотря на многократное изменение размеров тела, делает этот комплекс признаков незаменимым при решении таксономических вопросов, в том числе и в макросистематике, поскольку позволяет сравнивать крупные таксоны, сильно отличающиеся по размерам тела.

Результаты исследования включены в курсы лекций по общей энтомологии и физиологии насекомых, читаемых на кафедре энтомологии Биологического факультета МГУ, курсы общей зоологии и морфологии животных университета Шиллера (Йена, Германия), учебники и обзорные монографии по энтомологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Миниатюризация не приводит к значительному упрощению строения у большинства микронасекомых.
2. Органы насекомых демонстрируют исключительную способность к масштабированию, сохраняя организацию, а некоторые — даже неизменный относительный объем, несмотря на многократные уменьшения размеров.
3. У микронасекомых в целом системы органов, эффективность которых определяется площадью поверхности (метаболические системы) или скоростью диффузии (ткани внутренней среды и трахейная система), меняются изометрически или уменьшают свой относительный объем при уменьшении размеров тела. ЦНС значительно увеличивает относительный объем при уменьшении размеров тела. Половая система, также увеличивает относительный объем у всех микронасекомых кроме перепончатокрылых паразитоидов.
4. В разных группах насекомых есть как общие, так и уникальные особенности строения, связанные с уменьшением размера тела. Значительная часть перестроек, связанных с миниатюризацией, в различных группах насекомых является параллелизмами.
5. Сформулированы гипотезы о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела у насекомых.

Апробация работы

Материалы работы были представлены на международных конференциях «Ломоносов» (2004, 2005, 2006), Симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006; Санкт-Петербург, 2010), 8-м Европейском энтомологическом конгрессе (VIIIth European Congress of Entomology, Turkey, Izmir, 2006), 8-м Съезде русского энтомологического общества (Краснодар, 2007), 101-м Съезде немецкого зоологического общества (101th Annual meeting of Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Germany, Jena, 2008),

международных научно-практических конференциях «Актуальные вопросы энтомологии» (Ставрополь, 2008, 2009, 2010, 2013), 11-м Европейском энтомологическом конгрессе (XIth European congress of entomology, Hungary, Budapest, 2010), международном конгрессе «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2010), 2-м Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных животных (Second International Congress of Invertebrate Morphology, USA, Boston, 2011), 9-м Съезде русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012), Звенигородских чтениях (ЗБС МГУ, 2013), Международном микроскопическом конгрессе (Microscopy conference, Germany, Regensburg, 2013).

По теме диссертации опубликовано 44 работы, из которых 12 — статьи в ведущих рецензируемых журналах (список ВАК и WOS).

Структура и объем работы

Работа состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, 10 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Диссертация изложена на 438 страницах (основной текст — 411 страниц, приложение — 27), включает 170 рисунков и 15 таблиц (10 из них в приложении). Список литературы содержит 465 источников, в том числе 404 на иностранных языках.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В разделе рассмотрены основные публикации о значении размеров в эволюции животных и явлении миниатюризации в животном мире. Приведен краткий обзор литературы, посвященной строению микронасекомых, рассматриваемых в работе, и крупных представителей родственных групп насекомых. Сильно упрощенное строение личинок Мymaridae и Trichogrammatidae подробно описано в литературе, поэтому их специальное изучение не проводилось, а для сравнительных аспектов использовались литературные данные, которые подробно разобраны в этом разделе работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили представители 42 видов из 14 семейств 5 отрядов, включая мельчайшее насекомое *Dicorophora* и самое мелкое непаразитическое насекомое *Nanosella*:

Thysanura Latreille, 1796

Lepismatidae Latreille, 1802

Lepisma saccharina Linnaeus, 1758

Psocoptera Shipley, 1904

Liposcelididae Enderlein, 1911

Liposcelis sp.

Psocidae Shipley, 1904

Copostigma sp.

Thysanoptera Haliday, 1836

Thripidae Stevens, 1829

Heliothrips haemorrhoidalis (Bouché, 1833)

Coleoptera Linnaeus, 1758

Ommatidae Sharp et Muir, 1912

Tetraphalerus bruchi Heller, 1913

Ptiliidae Erichson, 1845

Nossidium pilosellum (Marsham, 1802)

Ptenidium formicetorum Kraatz, 1851

Pteryx suturalis (Heer, 1841)

Millidium minutissimum (Ljungh, 1804)

Ptiliolium sahlbergi (Flach, 1888)

Ptinella tenella (Erichson, 1845)

Nanosella russica Polilov, 2008; *Nanosella* sp.

Primorskiella anodonta Polilov, 2008

Porophilla mystacea Polilov, 2008

Ussurilumpia trichaptumi Polilov, 2008

Mikado sp.

Baeocrara variolosa (Mulsant et Rey, 1861)

Acrotrichis grandicollis (Mannerheim, 1844); *A.*

montandoni (Allibert, 1844); *A. sericans* (Heer,

1841); *A. intermedia* (Gillmeister, 1845)

Hydraenidae Mulsant, 1844

Hydraena sp.

Limnebius sp.

Staphylinidae Lameere, 1900

Proteinus sp.
Atheta sp.
Aleochara sp.
Staphylinus caesareus Cederhjelm, 1798.
Philonthus sp.
Corylophidae LeConte, 1852
Sericoderus lateralis (Gyllenhal, 1827)
Orthoperus atomus (Gyllenhal, 1808)
Holopsis sp.
Coccinellidae Latreille, 1807
Coccinella septempunctata Linnaeus, 1758
Hippodamia notata Laicharting, 1781
Hymenoptera Linnaeus, 1758

Xyelidae Newman, 1835
Macroxyela ferruginea Say, 1824
Mymaridae Haliday, 1833
Anaphes flavipes (Förster, 1841)
Dicopomorpha echmepterygis Mockford, 1997
Anagrus sp.
Trichogrammatidae Haliday, Walker, 1851
Trichogramma evanescens Westwood, 1833
Megaphragma mymaripenne Timberlake, 1924
Megaphragma amalphantum Viggiani, 1997
Eulophidae Westwood, 1829
Hemiptarsenus sp.

В работе использован широкий круг классических и современных морфологических методик, адаптированных к микроскопическим объектам с твердыми покровами. Основные из них:

- Оптическая микроскопия с различными вариантами просветления и контрастирования.
- Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ).
- Гистологические методы с использованием разных заливочных сред и красителей.
- Конфокальная микроскопия.
- Трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ).
- Трехмерная компьютерная реконструкция (3D) и анализ количественных характеристик моделей.

Глава 1. СТРОЕНИЕ СЕНОЕДОВ ЛИПОСЦЕЛИДИД (PSOCOPTERA: LIPOSCOLIDIDAE)

Мелкие бескрылые насекомые, имаго от 0,8 до 2 мм длиной (в среднем около 1 мм). Тело овальное или овально-удлиненное, уплощенное дорзовентрально (рис. 1 А). **Основные особенности строения имаго:** головная капсула практически лишена швов, имеются лишь фронтотемпальный и гуларные швы; глаза состоят из 4–6 омматидиев; нижняя губа сильно редуцирована, состоит из прементума, рассеченного на две половины продольной складкой, 1-члениковых щупиков и параглосс; языковые склериты соединены с глоточными раздваивающимся кутикулярным тяжом; плеириты переднегруди без видимого разделения на эпистерн и эпимер (рис. 1 Г); среднегрудь и заднегрудь слиты, нотальная часть представлена общим щитком из объединившихся средне- и заднеспинки без дополнительной дифференцировки; базистерниты средне- и заднегруди сливаются в единый склерит; крылья и их зачатки отсутствуют у большинства представителей; вертлуги задних ног сливаются с бедром; лапки 3-члениковые; число видимых стернитов — 6; число видимых тергитов — 7–8; наружный генитальный аппарат самцов *Liposcelididae* состоит из пениса с параметрами; гипандрий простой, в виде створки; кутикула *Liposcelis* имеет толщину 1,3–10,1 мкм ($M=2,5$; $n=80$); гиподерма представлена сильно уплощенными клетками до 3 мкм высотой; мышцы средней кишки не обнаружены; четыре мальпигиевых сосуда; кровеносная система представлена сердцем и тонкой аортой, другие сосуды не обнаружены; пара мальпигиевых сосудов крепятся к сердцу с помощью тонких тяжей на вершинах мальпигиевых сосудов; трахейная система сильно упрощена, имеется одна пара грудных и 6 пар брюшных дыхалец; ЦНС сеноедов подвержена незначительной олигомеризации и концентрации ганглиев; средне- и заднегрудной ганглии сливаются с абдоминальным синганглием; диаметр тела клетки нервной системы составляет 2,59–4,29 мкм (среднее $M=2,96$; $n=374$); мозг *Liposcelis* sp. насчитывает всего около 9 000 клеток; наблюдается полная редукция одного из оптических нейропилей и слабое развитие двух

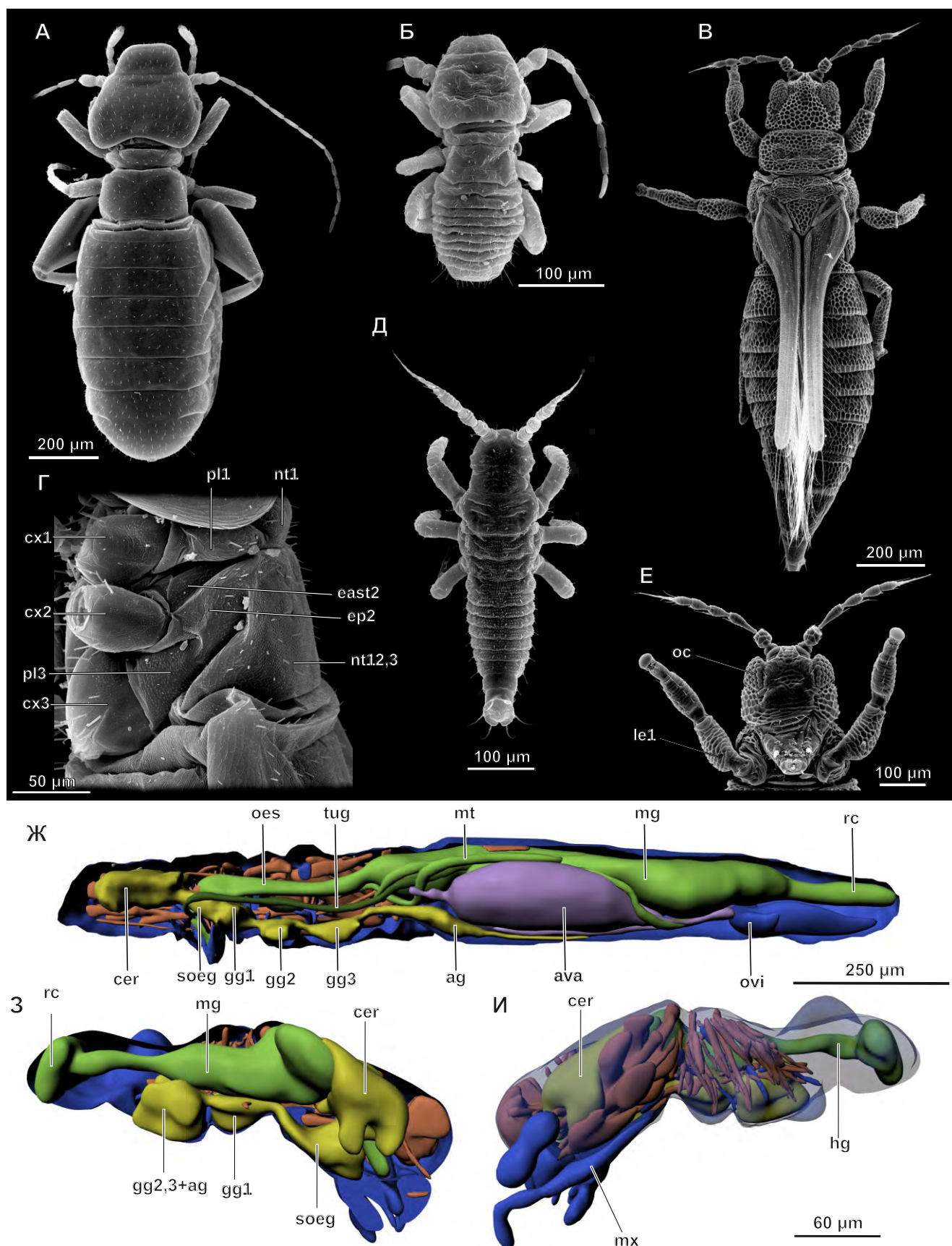


Рис. 1. Строение сеноедов и трипсов: А, Б, Г, З, И – *Liposcelis* sp.; В, Д, Е, Ж – *Heliothrips haemorrhoidalis*; А, В, Г, Е, Ж – имаго; Б, Д, З, И – нимфа I возраста; А–Е – СЭМ; Ж–И – 3D; А–В, Д – вид сверху; Г, Ж–И, вид сбоку; Е – вид снизу; aest2 – эпистерн среднегруды, ag – брюшной ганглий, cer – мозг, cx1,2,3 – тазики передних, средних и задних ног, ep2 – эпимер среднегруды, gg1,2,3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии, hg – тонкая кишка, le1 – передняя нога, mg – средняя кишка, mt – мальпигиевы сосуды, mx – максилла, nt1,2,3 – передне-, средне- и заднегруды, oc – глаз, oes – пищевод, ova – яйцеклад, ovi – яйцеклад, pl1,3 – плейрит передне- и заднегруды, rc – прямая кишка, soeg – подглоточный ганглий, tug – трубчатая железа. Цвета: синий – кутикула, зеленый – пищеварительная система, желтый – ЦНС, коричневый – мускулатура, фиолетовый – половая система.

других; мускулатура головы представлена 33 парами мышц; мускулатура груди — 56 парами; каждый яичник состоит из 5 овариол.

Строение нимф первого возраста практически не отличается от имаго, за исключением пропорций тела (рис. 1 Б) и отдельных органов, размерных характеристик и следующих особенностей: длина тела нимфы I возраста *Liposcelis* sp. — всего 315–360 мкм ($M=332$, $n=10$); покровы слабо пигментированы и практически не склеротизованы, на большинстве участков — сморщенные и складчатые; фронтоклипеальный шов неявственный; антенны 9-члениковые; плейрит среднегруди не разделен на эпистерн и эпимер; лапки 2-члениковые; копулятивный аппарат и яйцеклад отсутствуют; кутикула имеет толщину 0,8–4,5 мкм ($M=1,6$; $n=80$); средняя кишка коротка, располагается в груди и голове, ее передняя часть образует вырост, достигающий до передней половины головы (рис. 1 З, И); степень олигомеризации и концентрации ганглиев значительно выше, чем у имаго; протоцеребрум имеет асимметричные дистальные выросты, которые заходят в переднегрудь, справа они крупнее; размер клеток нервной системы у нимф первого возраста составляет около 1,98–3,61 мкм ($M=2,30$; $n=95$); в мозге нимфы первого возраста *Liposcelis* sp. насчитывается около 8 500 клеток; мускулатура головы — 29 пар мышц; мускулатура груди — 53 пары.

Глава 2. СТРОЕНИЕ НАСТОЯЩИХ ТРИПСОВ (THYSANOPTERA: THRIPIDAE)

Маленькие насекомые от 0,5 до 5 мм длиной (в среднем около 2 мм). Тело удлинненное, уплощенное (рис. 1 В). **Основные особенности строения имаго:** головная капсула цельная, кроме слабо выраженного затылочного шва; тенториум сильно упрощен, представлен короткими верхними руками, передними руками, слитыми с головной капсулой, и задними руками, на значительном протяжении слитыми с головной капсулой; тенториальный мост отсутствует; сложные глаза состоят из 55–70 омматидиев каждый; 3 простых глазка; антенны 6–9-члениковые; ротовой аппарат асимметричный и представлен ротовым конусом (рис. 1 Е); развита только левая мандибула; максиллы состоят из пластинок, 2–3-члениковых щупиков, палочковидных склеритов и стилетов; у *Heliothrips* эпистерны средне- и заднегруди сливаются с единым вентральным склеритом, вентральные склериты средне- и заднегруди сливаются; заднеспинка состоит из двух склеритов; базальная пластинка заднегруди смещается вперед, в среднегрудной отдел; крылья состоят из узкой пластинки с широкой бахромой из щетинок по периметру, в покое складываются вдоль тела; на переднем крыле одна или две жилки, на заднем только одна; лапки 1–2-члениковые; коготки редуцированы; число видимых стернитов — 6, число видимых тергитов — 10; 9–10-й сегменты у самок разделены продольной щелью; наружный генитальный аппарат самцов представлен вытянутым эдеагусом, парамерами и эндотеклой с короткой псевдовиргой; яйцеклад образован двумя парами зазубренных створок; кутикула имеет толщину 2,7–13,2 мкм ($M=7,5$; $n=80$); мальпигиевых сосудов 4; кровеносная система развита слабо, имеется только короткое сердце и аорта; две пары грудных и две пары брюшных дыхалец; степень олигомеризации и концентрации ганглиев у имаго *Heliothrips* минимальная из всех изученных микронасекомых; диаметр тела клеток ЦНС составляет от 2,23 до 4,73 мкм ($M=3,07$; $n=360$); в мозге *H. haemorrhoidalis* насчитывается около 10 000 клеток; отсутствуют нодулы; фронтальный ганглий слит с мозгом; мускулатура головы — 20 пар мышц; мускулатура груди — 60 пар; каждый яичник состоит из 3 овариол.

Строение нимф первого возраста практически не отличается от имаго, за исключением пропорций тела (рис. 1 Д) и отдельных органов, размерных характеристик и следующих особенностей: длина тела нимфы *H. haemorrhoidalis* — 430–480 мкм ($M=452$, $n=7$); покровы слабо пигментированы и склеротизированы, почти все тело имеет сморщенную микроскульптуру; флагеллум антенн имеет неявное расчленение на антенномеры; нижнегубные щупики одночлениковые; границы всех склеритов грудного

отдела не выявляются; лапки одночлениковые, имеют небольшие коготки; брюшко состоит из 10 кольцевидных сегментов; границы тергитов и стернитов брюшка неразличимы; кутикула 1,1–2,5 мкм толщиной ($M=1,6$; $n=80$); трахейная система сильно упрощена; имеются две пары дыхалец; степень компактизации ганглиев у нимф I возврата значительно выше, чем у имаго; ганглии грудного отдела сильно сближены и имеют лопастевидные выросты в коксальную часть конечностей; переднегрудной ганглий имеет непарный асимметричный вырост; часть протоцеребрума смещена в переднегрудной отдел; размер клеток нервной системы у *H. haemorrhoidalis* — 2,69–5,35 мкм ($M=3,18$; $n=395$); в мозге насчитывается около 6 000 клеток; мускулатура головы — 19 пар мышц; мускулатура груди — 40 пар.

Глава 3. СТРОЕНИЕ ПЕРОКРЫЛОК (COLEOPTERA: PTILIIDAE)

Маленькие жуки, имаго от 0,3 до 3 мм длиной (в среднем около 0,8 мм). Тело округлое, овальное или удлиненное (рис. 2А, В). **Основные особенности строения имаго:** головная капсула цельная, лишенная швов; цервикальные склериты отсутствуют; тенториум лишен ламиналотенториума, а у некоторых *Nanosellini* и верхних рук; глаза состоят из 35–90 омматидиев каждый; число члеников антенн — обычно 11, но у некоторых представителей уменьшается до 8; мандибулы имеют подвижную лопасть (рис. 2Е, Ж); верхняя поверхность подвижной лопасти несет правильные ряды мелких зубцов, которые соответствуют гребням на поверхности эпифаринкса; субментум сливается с головной капсулой; верх переднегруди образован щитом переднеспинки, нижняя часть — гипомероном, швы отсутствуют; плейриты и вентрит среднегруди слиты (за исключением *Nossidium*); скутеллум заднегруди несет длинный отросток — алакристу; метэндостернит лишен общего стебля и у некоторых родов редуцируются ветви; стридуляционный аппарат на надкрыльях и эпимерах заднегруди; характерное «перовидное» крыло представлено узкой пластинкой с 1–3 жилками и бахромой из длинных щетинок по периметру (рис. 2 В, Г); имеется аппарат сворачивания и защиты крыла; лапки 2–3-члениковые; число видимых стернитов — 6–7; число видимых тергитов — 9–10; наружный генитальный аппарат самцов большинства видов представлен простым пенисом, только представители рода *Nossidium* имеют парамеры; кутикула *Acrotrichis grandicollis* имеет толщину 2,3–11,1 мкм ($M=6,2$; $n=80$), *Mikado* — 0,3–5,1 мкм ($M=1,9$; $n=80$), *Nanosella* — 0,8–6,1 мкм ($M=2,9$; $n=80$); пищевод имеет только один слой кольцевых мышц; мышцы средней кишки не обнаружены; 4 мальпигиевых сосуда; сердце сильно редуцировано или отсутствует; жировое тело у перокрылок занимает почти все свободные полости тела, вытесняя гемолимфу; продольные и поперечные стволы трахейной системы, а также воздушные мешки отсутствуют; дыхальца обычно имеются на 1–8-м тергитах, иногда их только 6 пар (*Nanosellini*); наблюдается сильная олигомеризация и концентрация ганглиев ЦНС; у *Nanosellini* часть протоцеребрума смещается в переднегрудь; левая половина протоцеребрума *Nanosella* имеет асимметричный дистальный вырост; подглоточный ганглий частично (*Acrotrichis*) или полностью (*Nanosellini*) смещен в переднегрудь и слит с переднегрудным ганглием; брюшные ганглии слиты с заднегрудным; экстранейральная оболочка неполная; размер тел клеток мозга у перокрылок существенно меньше, чем у других насекомых, и составляет 2,52–5,68 мкм ($M=3,36$; $n=775$) у *A. grandicollis*, 1,23–2,25 мкм ($M=1,71$; $n=336$) у *Nanosella* sp.; ядро занимает до 90% объема тела клетки; число клеток в мозге у *A. grandicollis* — около 26 000, у *Mikado* sp. — 12 000, у *Nanosella* sp. — 8 000; оптические доли *Nanosella* ориентированы продольно оси тела; мускулатура головы *Mikado* состоит из 19 пар мышц; мускулатура груди — из 45 пар; гонады непарные; яичник состоит из 2–4 овариол.

Личинки перокрылок камподеевидные, длина 0,8–2 мм (последний возраст). Тело вытянутое, параллельно-стороннее, почти цилиндрическое в поперечнике (рис. 2 Б, Д). **Основные особенности строения личинок:** головная капсула цельная, лишенная швов;

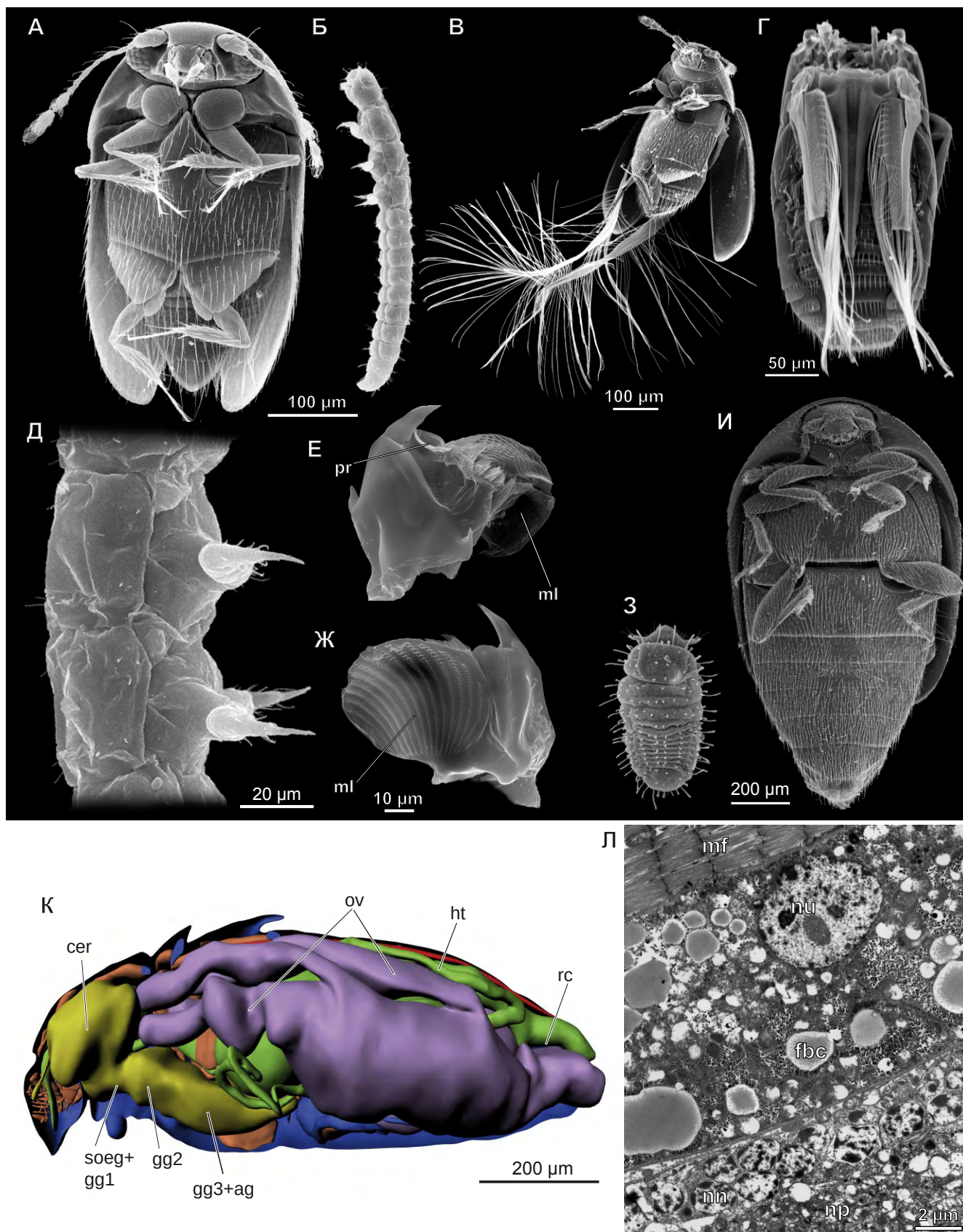


Рис. 2. Строение Ptiliidae (А–Ж) и Corylophidae (3–Л): А, Б, Д – *Mikado* sp.; В – *Ussurilumpia trichaptumi* с расправленными крыльями; Г – свернутые крылья *Primorskiella anodonta*; Е, Ж – *Acrotrichis montandoni*, мандибула; 3, И – *Sericoderus lateralis*; А, В, Г, Е, Ж, И–Л – имаго; Б, 3 – личинка I возраста; Д – личинка III возраста; А–И – СЭМ; К – 3D; Л – ТЭМ, поперечный срез головы; А, В, Е, И – вид снизу; Б, Д, К – вид сбоку; Г, Ж, 3 – вид сверху; ag – брюшной ганглий, cer – мозг, fbc – клетка жирового тела, gg1,2,3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии, ht – сердце, mf – мышечное волокно, ml – подвижная лопасть, nn – ядро нейрона, np – нейропил, nu – ядро, ov – овариола, pr – простека, rc – прямая кишка, soeg – подглоточный ганглий. Цвета: синий – кутикула, зеленый – пищеварительная система, желтый – ЦНС, коричневый – мускулатура, фиолетовый – половая система.

отсутствуют верхние руки тенториума; тенториальный мост сильно изогнут и заходит в грудной отдел; глазки отсутствуют, за исключением одного вида из рода *Nossidium* (Dybas, 1976); ментум и субментум слиты с головной капсулой; в грудном отделе выражены только слабо склеротизованные непигментированные дорсальные склериты; брюшко состоит из 10 сегментов; все сегменты без выраженных склеритов; у большинства видов дыхальца на брюшных сегментах отсутствуют; у некоторых представителей отсутствуют урогомфы; на 10-м сегменте имеются анальные крючки и мембранозный анальный пузырек; кутикула личинок *Mikado* имеет толщину 0,08–1,19 мкм ($M=0,67$; $n=80$) у первого возраста и 0,4–4,9 мкм ($M=1,0$; $n=80$) у последнего; пищевод имеет один слой кольцевой мускулатуры; мышцы средней кишки отсутствуют; мальпигиевых сосудов 4; сердце отсутствует; жировое тело занимает почти все свободные полости тела, вытесняя гемолимфу; только одна пара дыхалец (среднегрудные); трахеи обнаружены только в груди и голове; мозг имеет удлинённую форму, полностью смещен в грудной отдел, а у личинки первого возраста *Mikado* задние протоцеребральные доли мозга асимметричные и достигают второго абдоминального сегмента; нейропилярная масса мозга выглядит гомогенной и не дифференцированной на мозговые центры; подглоточный ганглий слит с переднегрудным ганглием; у личинок последнего возраста ганглии 6–8-го сегментов слиты и находятся в 6-м сегменте; абдоминальные ганглии личинки первого возраста *Mikado* сильно сближены и напоминают удлинённый синганглий; размер клеток нервной системы *Mikado* составляет 1,19–1,98 мкм ($M=1,35$; $n=23$) для личинки первого возраста; в мозге *Mikado* насчитывается около 6 700 клеток; элементы стоматогастрической нервной системы не были выявлены, возможно, они сливаются с центральной нервной системой; мускулатура головы *Mikado* представлена 16 парами мышц у первого возраста и 17 парами у последнего; грудная мускулатура *Mikado* — 24 пары мышц у первого, 27 пар у последнего.

Глава 4. СТРОЕНИЕ ЖУКОВ-ГНИЛЕВИКОВ (COLEOPTERA: CORYLOPHIDAE)

Мелкие жуки от 0,5 до 2,3 мм длиной (в среднем около 1,5 мм). Форма тела различная, от почти шаровидной (*Orthoperus*) до вытянутой или сильно уплощенной (*Sericoderus*). **Основные особенности строения имаго:** головная капсула цельная, лишенная швов; тенториум сильно упрощен, ламинотенториум, верхние и передние руки отсутствуют; цервикальные склериты отсутствуют; сложные глаза состоят из 60–100 омматидиев каждый; глазки отсутствуют; антенны 9–11-члениковые; мандибулы сильно отличаются у разных родов: от компактных (*Sericoderus*) до узких и вытянутых (*Rypobiini*), с хорошо развитой молой (*Orthoperus*) или без нее (*Corylophus*), с одним или несколькими крупными зубцами; галеа отсутствует; субментум сливается с головной капсулой; нотостернальные швы отсутствуют; эпистерн и эпимер среднегруды слиты; передние руки метэндостернита не развиты; задние крылья имеют вид неширокой пластинки с бахромой из щетинок по периметру крыла; жилкование сильно обеднено, имеются только ScP, RA и RP; лапки 3-члениковые; брюшко обычно имеет 6 видимых стернитов и 8 видимых тергитов; дыхальца обычно имеются на среднегруды и 1–7-м тергитах брюшка, иногда брюшных дыхалец только 6 пар (*Orthoperus*); наружный генитальный аппарат самцов представлен простым пенисом и тегменом; кутикула *Sericoderus* — 1,7–17,6 мкм толщиной ($M=6,1$; $n=80$), *Orthoperus* — 2,6–13,7 мкм ($M=6,7$; $n=80$); слюнные железы не обнаружены; глотка U-образной формы, нижняя стенка сильно склеротизована; пищевод имеет только один слой кольцевых мышц; имеется хорошо развитый мышечный желудок с толстой кутикулярной выстилкой и мощной мускулатурой; мышцы средней кишки не обнаружены; мальпигиевых сосудов 4; сердце имеет вид тонкой трубки, другие сосуды отсутствуют; поперечные стволы и воздушные мешки редуцированы; ЦНС имаго корилофид демонстрирует очень высокую степень олигомеризации и концентрации ганглиев, все ганглии сильно сближены и внешне выглядят как единое образование; мозг и подглоточный ганглий полностью смещены в переднегрудной отдел; подглоточный

ганглий слит с переднегрудным ганглием; размер клеток нервной системы *S. lateralis* составляет 2,21–5,78 мкм ($M=3,11$; $n=686$); число клеток в мозге — около 18 000; ориентация оптических нейропилей обратная по сравнению с другими насекомыми, ламина находится ближе остальных к центральной оси мозга, а лобула — на периферии; мускулатура головы *S. lateralis* представлена 17 парами мышц; мускулатура груди — 47 парами; каждый яичник состоит из 2–4 телотрофических овариол (рис. 2 К).

Тело личинок обычно уплощенное, от параллельно-стороннего (*Arthrolips*) до широкого дисковидного (*Rypobiini*), длина 1–3 мм (последний возраст). **Основные особенности строения личинок:** покровы слабо склеротизованы, слабо пигментированы, обычно имеют звездчатую микроскульптуру и покрыты несколькими типами щетинок; головная капсула цельная, лишенная швов; тенториум представлен только задними руками и мостом; глазки — по два на каждой стороне головы; антенны 3-члениковые, реже 2-члениковые (*Sericoderus*), иногда сильно укорочены (*Orthoperus*); лациния и галеа не дифференцированы; нижняя губа мембранозная, слабо склеротизованная; ментум и субментум слиты с головной капсулой; у *Orthoperus* нижнегубные щупики 1-члениковые; в грудном отделе имеются только слабо склеротизованные и слабо пигментированные дорсальные склериты, остальные склериты не выражены; под коготком имеется удлиненный эмподиум; все сегменты брюшка без выраженных склеритов; дыхальца присутствуют на среднегруды и 1–7-м сегментах брюшка; 1-й и 8-й сегменты брюшка несут парные отверстия отпугивающих желез; на боковой поверхности 1–8-го сегментов брюшка имеются поля шаровидных сенсилл; урогомфы отсутствуют; 10-й сегмент брюшка несет пигапод; анальные крючки отсутствуют; кутикула личинки первого возраста *Sericoderus lateralis* имеет толщину 0,7–3,5 мкм ($M=1,7$; $n=80$), последнего — 1,7–13,4 мкм ($M=5,1$; $n=80$); глотка имеет V-образную форму с сильно склеротизованной нижней стенкой; пищевод имеет один тонкий слой кольцевых мышц; мышцы средней кишки не обнаружены; мальпигиевых сосудов 4; сердце имеет вид тонкой трубки, другие сосуды отсутствуют; трахейная система сильно упрощена, имеются только продольные стволы в груди и брюшке и небольшое количество слабо ветвящихся трахей; мозг смещен в грудной отдел; подглоточный ганглий слит с переднегрудным и располагается в переднегруды; брюшные ганглии слиты в единый синганглий, частично смещенный в заднегруды; у личинок первого возраста мозг сильно асимметричен, правая половина протоцеребрума образует крупный дистальный вырост; абдоминальный синганглий личинок первого возраста также асимметричный, смещенный на левую сторону; размер клеток нервной системы личинок первого возраста *S. lateralis* составляет 2,29–2,71 мкм ($M=2,49$; $n=332$); в мозге личинок первого возраста — около 7 000 клеток; мускулатура головы *S. lateralis* представлена 15 парами мышц у личинок первого возраста, 16 парами у последнего; мускулатура груди — 34 пары у личинок первого возраста, 35 пар у последнего.

Глава 5. СТРОЕНИЕ МИМАРИД (HYMENOPTERA, MYMARIDAE)

Мелкие перепончатокрылые от 0,14 до 4 мм длиной (обычно 0,4–1 мм). Тело компактное (рис. 3 А), редко брюшко вытянуто. **Основные особенности наружного строения имаго:** на голове имеется H-образная система швов; остальные швы головной капсулы не выражены, кроме гипостомальных и слабо заметного заднезатылочного; верхние руки тенториума редуцированы; глаза состоят из 60–200 омматидиев; антенны 8–13-члениковые; максиллярный щупик одночлениковый, сильно редуцирован, у некоторых представителей (*Anagrus*, *Dicopomorpha*) от щупика остается только крупная сенсилла; нижнегубной щупик одночлениковый (у *Anagrus* от щупиков остается только одна сенсилла); скутеллум среднегруды разделен поперечным швом на переднюю и заднюю часть; эпистерн и эпимер среднегруды слиты; плейриты заднегруды сливаются с проподоумом или, у некоторых представителей, обособлены от промежуточного сегмента слабовыраженным швом; крылья состоят из узкой крыловой пластинки с сильно

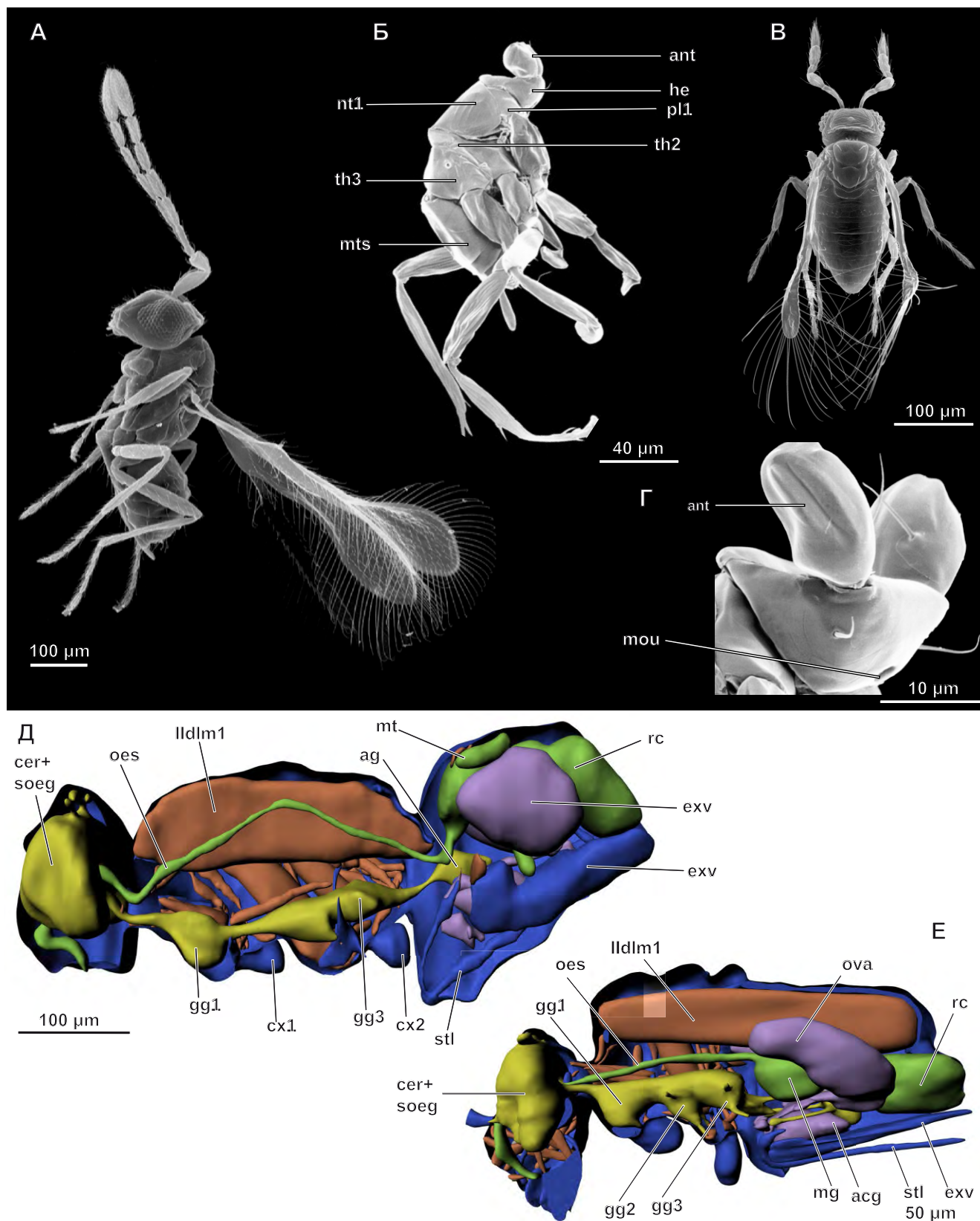


Рис. 3. Строение Мумариде (А, Б, Г, Д) и Трихограмматиде (Б, Е): А, Д – *Anaphes flavipes*; Б, Г – *Dicopomorpha echmepterygis*, самец (по Huber, Landry, 1999 с изменениями); Б, Е – *Megaphragma tymaripenne*; Г – голова; А–Г – СЭМ; Д, Е – 3Д; А, Б, Г–Е – вид сбоку; Б – вид сверху; lldlm1 – *M. prothoracica-mesothoracica*, ag – брюшной ганглий, ant – антенна, cer – мозг, cx1,2 – тазики передних и средних ног, exv – наружные пластины яйцеклада, gg1,2,3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии, he – голова, mg – средняя кишка, mou – ротовое отверстие, mt – мальпигиевы сосуды, mts – метасома, nt1 – переднеспинка, th2,3 – средне- и заднегрудь, oes – пищевод, ova – яичник, rc – прямая кишка, soeg – подглоточный ганглий, stl – стилет яйцеклада. Цвета: синий – кутикула, зеленый – пищеварительная система, желтый – ЦНС, коричневый – мускулатура, фиолетовый – половая система.

обедненным жилкованием, по периметру крыла имеется бахрома из длинных щетинок; пластинка заднего крыла не доходит до основания; на переднем крыле сохраняются только субмаргинальная, маргинальная и стигмальная жилки; в заднем крыле сохраняется только одна субмаргинальная жилка; число видимых тергитов — 6–7, стернитов — 5–7; наружный генитальный аппарат самца представлен простым эдеагусом и фаллобазой; кутикула *Anaphes flavipes* имеет толщину 1,1–3,7 мкм ($M=2,2$; $n=80$); на многих участках покровов экзо- и эндокутикула неразличимы; мышцы пищевода и средней кишки отсутствуют; мальпигиевых сосудов 3; сердце имеет вид короткой трубки в брюшке, другие сосуды не обнаружены; поперечные стволы и воздушные мешки трахейной системы отсутствуют; мозг и подглоточный ганглий слиты; брюшные ганглии слиты в единый синганглий, у самцов он расположен медиально, у самок — смещен вправо относительно оси тела (рис. 3 Д); размер клеток нервной системы у *A. flavipes* составляет 1,31–3,14 мкм ($M=2,03$, $n=494$); в мозге *A. flavipes* насчитывается около 17 000 клеток; элементы стоматогастрической системы не были выявлены, вероятно, они сливаются с ЦНС; мускулатура головы *A. flavipes* представлена 20 парами мышц; мускулатура груди — 51 парой; каждый яичник состоит из 3 политрофических овариол. **Самец *Dicopomorpha echmepterygis*** — мельчайшее среди всех известных насекомых (длина тела 140 мкм) — имеет сильно упрощенное строение: глаза и глазки отсутствуют; антенны 1-члениковые, рецепторный аппарат представлен одной трихоидной сенсиллой на каждой антенне; ротовой аппарат отсутствует; мезосома имеет мягкие слабо склеротизованные покровы с трудно различимыми склеритами, которые плохо гомологизируются со склеритами других Мумариде, каждый грудной сегмент состоит из одного склерита покрывающего верхнюю и боковую поверхности; промежуточный сегмент слит с заднегрудным; стебелек не выражен; крылья отсутствуют; лапки сливаются с голенью, коготки редуцированы, аролий модифицирован в воронкообразную присоску; брюшко состоит из четырех слабо различимых сегментов (рис. 3, Б, Г).

Глава 6. СТРОЕНИЕ ТРИХОГРАММАТИД (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE)

Мелкие перепончатокрылые от 0,17 до 2 мм длиной (обычно 0,4–0,8 мм). Тело компактное (рис. 3 В). Окраска монотонная, от желтой до черной, без металлического блеска. **Основные особенности строения имаго:** на головной капсуле различим только слабо заметный заднезатылочный шов; в затылочной области имеются многочисленные складки кутикулы; глаза состоят из 30–150 омматидиев каждый; антенны 5–9-члениковые; максиллярный щупик одночлениковый, сильно редуцирован; мезофрагма доходит до середины (*Trichogramma*) или почти до вершины брюшка (*Megaphragma*) (рис. 3 Е); эпимеры заднегруди слиты с пропodeумом; у *Megaphragma* метафурка отсутствует; на переднем крыле сохраняются только субмаргинальная, маргинальная и стигмальная жилки, которые обычно сливаются в единую дугу около переднего края крыла; в заднем крыле сохраняется только одна короткая жилка; лапки 3-члениковые; стебелек выражен слабо; метасома состоит из 6–7 видимых тергитов и 6 видимых стернитов (*Trichogramma*), или стерниты слабо различимы (*Megaphragma*); кутикула имеет толщину 0,8–3 мкм ($M=1,7$; $n=80$) у *Trichogramma*, 0,7–2,4 мкм ($M=1,2$; $n=80$) у *Megaphragma*, она состоит из эпикутикулы и прокутикулы; мышцы пищевода и средней кишки отсутствуют; мальпигиевых сосудов 3; сердце и сосуды отсутствуют; поперечные стволы и воздушные мешки трахейной системы отсутствуют; мозг и подглоточный ганглий слиты; у *Megaphragma* брюшные ганглии слиты в единый синганглий; тела клеток нервной системы *Trichogramma evanescens* имеют диаметр 1,53–3,36 мкм ($M=2,4$, $n=346$); в мозге *T. evanescens* насчитывается всего 8 000 клеток; все ганглии нервной системы имаго *Megaphragma* представлены практически одним нейропилем; ЦНС *Megaphragma* содержит всего 339–372 ($M=360$, $n=3$) ядер, из них 179–253 ($M=215$, $n=3$) — в головном мозге;

экстранейральная оболочка *Megaphragma* неполная, состоит из отдельных разрозненных клеток, нейрилема отсутствует; мускулатура головы *Trichogramma* представлена 19 парами мышц, *Megaphragma* — 18 парами; мускулатура груди *Trichogramma* — 50 пар мышц, *Megaphragma* — 43 пары; каждый яичник состоит из 2 политрофических овариол.

Глава 7. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМ ОРГАНОВ, СВЯЗАННЫЕ С МИНИАТЮРИЗАЦИЕЙ

7.1. Кутикулярные структуры (покровы, скелет и придатки)

План строения покровов микронасекомых и крупных насекомых мало различается, однако с уменьшением размеров тела наблюдается многократное утончение кутикулы и гиподермы. Так, например, у имаго *Staphylinus* средняя толщина кутикулы — 45,5 мкм, у *Aleochara* — 25,8 мкм, у *Ochthebius* — 14,3 мкм, у *Acrotrichis* — 6,23 мкм, а у *Mikado* — 1,9 мкм. Более того, у личинок кутикула еще тоньше: личинка последнего возраста *Mikado* имеет среднюю толщину кутикулы 1,0 мкм, а личинка первого возврата — 0,68 мкм. При этом, несмотря на уменьшение толщины, кутикула многих микронасекомых разделена на эпи-, экзо- и эндокутикулу (у некоторых прослеживается разделение только на эпи- и прокутикулу). Нужно также отметить, что описанное у мельчайших четырехногих клещей синцитиальное строение гиподермы (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976) у насекомых не обнаружено. Гиподерма всех изученных микронасекомых представлена неравномерным слоем, и на многих участках она становится такой тонкой, что едва различима.

В целом уменьшение размеров тела у изученных насекомых сопровождается сокращением числа оформленных элементов экзоскелета, упрощением эндоскелета и сокращением числа элементов в некоторых членистых структурах. Такие же тенденции наблюдаются и у других мелких насекомых (Beutel et al., 1999; Pohl, 2000; Grebennikov, Beutel, 2002). При этом, поскольку скелетные структуры очень разнообразны и не всегда прослеживается четкая гомология отдельных элементов в разных отрядах, анализ их изменений значительно затруднен. По этой причине далее основное внимание сосредоточено не на эволюции отдельных частей скелета, а на числе его элементов.

Степень слияния элементов головной капсулы сильно различается у микронасекомых из разных отрядов. Имаго Ptiliidae и Corylophidae имеют цельную головную капсулу, лишенную швов, что отличает их от крупных представителей родственных групп жесткокрылых, у которых имеется как минимум фронтоклипеальный и гуларные швы. Головная капсула Mymaridae и Trichogrammatidae также лишена обособленных частей, за исключением фронтоклипеальной зоны, ограниченной трабекулой у Mymaridae. Исключение из Mymaridae составляет лишь самец *Dicopomorpha*, головная капсула которого лишена всех швов. Имаго остальных изученных микронасекомых имеют не меньше трех обособленных элементов головной капсулы. На личиночных стадиях наблюдается похожая картина, личинки Ptiliidae и Corylophidae имеют головную капсулу, лишенную швов, личинки Trichogrammatidae и Mymaridae первого возраста также лишены швов на головной капсуле, а личинки поздних возрастов не имеют четко оформленной головной капсулы (Bakkendorf, 1934; Boivin, 2010). Для нимф сеноедов и трипсов характерно такое же расчленение, как для имаго, хотя и не столь сильно выраженное.

Тенториум многих микронасекомых сильно упрощен.

Несмотря на мелкие размеры тела, у большинства изученных насекомых значительного сокращения числа члеников антенн не наблюдается. Только для имаго Ptiliidae и Corylophidae отмечено сокращение числа члеников с 11 до 8 у отдельных родов; а самец *Dicopomorpha* имеет одночлениковые антенны.

В строении ротового аппарата большинства микронасекомых не наблюдается существенных упрощений. Ротовой аппарат трипсов имеет оригинальное строение, но его нельзя назвать упрощенным, и перестройки скорее связаны с очень специфическим типом питания (Heming, 1978). Ротовой аппарат имаго Ptiliidae, несмотря на предельно малые

размеры тела, не только не демонстрирует упрощений, но и имеет несколько новообразований, неизвестных у других Staphylinioidea. Только в строении Mymaridae и Trichogrammatidae обнаруживается упрощение некоторых элементов ротового аппарата: верхняя губа слабо различима и представлена мембранозной складкой, а максиллярные и лабиальные щупики сильно редуцированные, одночлениковые. У самца *Dicopomorpha* ротовой аппарат отсутствует. У личинок Trichogrammatidae и Mymaridae имеются лишь небольшие мандибулы или их зачатки (Bakkendorf, 1934; Jackson, 1961; Boivin, 2010).

Строение переднегруди сильно отличается у изученных микронасекомых. Среди имаго одну крайность представляют трипсы, у которых имеется 8 дифференцированных склеритов (базистернит, фуркостернит, спинастернит, правые и левые эпистерны и эпимеры, переднеспинка), другую — Ptiliidae и Corylophidae, у которых весь экзоскелет переднегруди представлен одним образованием (переднеспинкой с гипомероном). У остальных наблюдается по 3–5 оформленных элемента. Личинки и нимфы большинства микронасекомых имеют слабо выраженные склериты, характерные для имаго (нимфы трипсов и сеноедов), не имеют оформленных склеритов, кроме слабо склеротизованного нотального (личинки Ptiliidae и Corylophidae), или вообще лишены склеритов (личинки старших возрастов Mymaridae и Trichogrammatidae; Bakkendorf, 1934; Jackson, 1961; Boivin, 2010).

Модификации скелета средне- и заднегруди во многом схожи с изложенными выше для переднегруди и подробно разобраны в диссертации.

Эндоскелет груди имаго большинства микронасекомых сильно упрощен, фурки неразветвленные, Ptiliidae и Corylophidae отличает от крупных родственников отсутствие общего ствола метэндостернита (метафурки), у *Megaphragma* метафурки отсутствуют. Фурки личинок и нимф микронасекомых развиты еще слабее, чем у имаго. Отличительной особенностью Trichogrammatidae является гипертрофированная мезофрагма, которая погружена в тело и доходит до середины брюшка у *Trichogramma* или почти до вершины у *Megaphragma*. У миниатюрной личинки первого возраста *Mengenilla chobauti* (Strepsiptera) отсутствуют все элементы эндоскелета груди (Osswald et al., 2010).

Число члеников лапок у большинства микронасекомых меньше, чем у крупных представителей родственных групп. У перокрылок лапки 2–3-члениковые (у крупных Staphylinioidea — 4–5-члениковые), у Corylophidae — 3-члениковые (у крупных Cucujoidea — 3–5-члениковые), у трипсов — 1–2-члениковые, у самца *Dicopomorpha* членики лапки вообще отсутствуют. Личинки Trichogrammatidae и Mymaridae безногие.

Для крылового аппарата большинства микронасекомых характерно развитие птилоптерии и сокращение числа жилок (рис. 4 А–В). Редукция жилкования, связанная с уменьшением размеров тела, встречается у многих перепончатокрылых (Расницын, 1980). Крыловая пластинка у всех летающих микронасекомых узкая и в ней не более 3 жилок, часто и они развиты очень слабо или их число сокращается до одной (задние крылья Thripidae, Mymaridae и Trichogrammatidae). Основную плоскость крыла образуют длинные щетинки по периметру узкой крыловой пластинки. Интересно, что у Ptiliidae на этих щетинках есть многочисленные выросты, видимо, для увеличения общей площади крыла. Одна из важнейших проблем, с которой сталкиваются насекомые при уменьшении размера, — это снижение эффективности машущего полета. Его эффективность определяется числом Рейнольдса, которое пропорционально размеру крыла и скорости перемещения и обратно пропорционально кинематической вязкости воздуха, этот показатель у микронасекомых значительно ниже, чем у крупных насекомых (Horridge, 1956). При уменьшении размеров крыла возникают ламинарные отрывы, которые также снижают эффективность машущего полета (Свидерский, 1980б). Как микронасекомые решают эти аэродинамические проблемы неизвестно, возможно, это происходит за счет особой траектории перемещения крыла, при которой каждая фаза его опускания начинается из положения, в котором крылья смыкаются вместе над телом, и подъемная

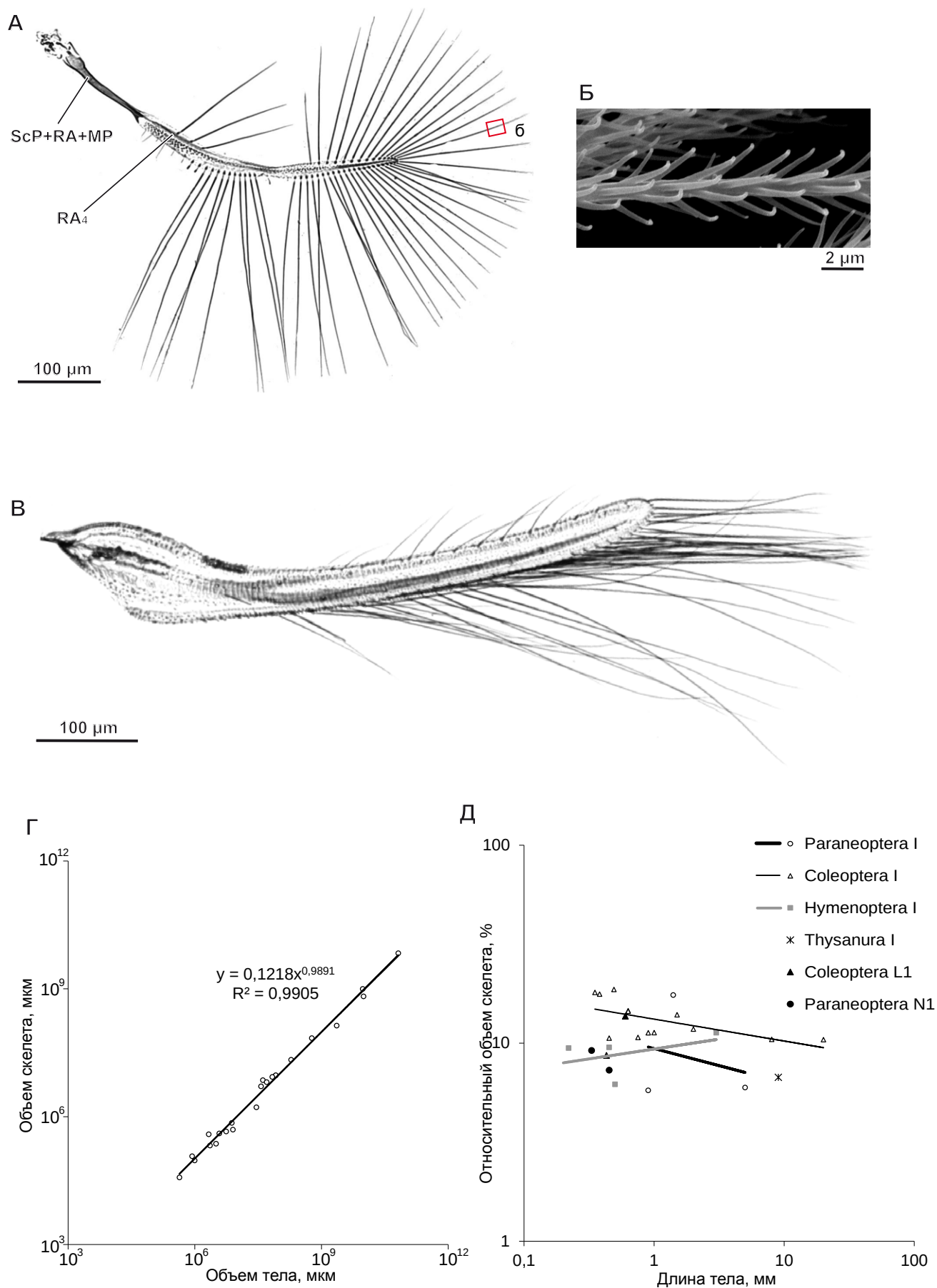


Рис. 4. Птилоптерия (А–В) и изменение объема скелета (Г, Д): А, Б – крыло *Primorskiella anodonta* (Ptiliidae); В – переднее крыло *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thripidae); Б – СЭМ; Г – абсолютный объем скелета, имаго; Д – относительный объем скелета, все объекты по группам. Жилкование см. текст.

сила возникает за счет разреженности воздуха между ними при их разведении (Weiss-Fough, 1973). Некоторые авторы также предполагают, что при таких размерах тела относительная вязкость воздуха для микронасекомых возрастает настолько, что механизм их полета приближается к плаванию (Walker, 2002).

Скелет брюшного отдела имаго микронасекомых демонстрирует две противоположные тенденции: с одной стороны, у некоторых мельчайших перепончатокрылых происходит сокращение числа обособленных элементов (у *Megaphragma* стерниты практически неразличимы, у самца *Dicopomorpha* всего 4 брюшных сегмента), с другой стороны, у Ptiliidae и Thripidae отмечено 10 хорошо развитых тергитов — состояние, нечасто встречающееся и у крупных насекомых. Личинки всех изученных микронасекомых лишены оформленных элементов скелета брюшного отдела.

Наружный генитальный аппарат Liposcelididae и Thripidae по сложности организации мало отличается от крупных сеноедов. Копулятивный аппарат самцов Ptiliidae и Corylophidae отличается от крупных представителей родственных групп отсутствием парамер. В яйцекладе и копулятивном аппарате самцов мельчайших перепончатокрылых не наблюдается существенных изменений, за исключением редукции парамер у *Megaphragma*.

7.2. Пищеварительная и выделительная системы

Пищеварительный канал всех микронасекомых имеет сходный план строения и отличается от крупных представителей родственных групп слабой дифференциацией на отделы. У большинства изученных микронасекомых отсутствуют зоб и мускульный желудок. Для Ptiliidae и Corylophidae отмечена редукция мышцы Ost2, и все изученные микронасекомые лишены мускулатуры средней кишки. У перокрылок обнаружены многочисленные дивертикулы средней кишки, в переднем отделе — наиболее крупные и заходящие в головную капсулу. У личинок первого возраста *Liposcelis* средняя кишка смещена вперед и частично залегает в голове. Число мальпигиевых сосудов всех изученных микронасекомых соответствует минимальному числу, описанному для крупных представителей родственных групп, а у Mymaridae и Trichogrammatidae число мальпигиевых сосудов сокращается по сравнению с крупными Chalcidoidea. У многих микронасекомых редуцируются слюнные железы. Таким образом, можно видеть, что уменьшение размеров тела не приводит к сильному упрощению пищеварительной и выделительной систем. При этом меняется форма клеток средней кишки: у крупных насекомых они в основном имеют столбчатую форму, а у изученных микронасекомых они сильно уплощены. Такое же уплощение описано и для некоторых других мелких насекомых (Rensch, 1948).

7.3. Ткани внутренней среды (ТВС)

Система циркуляции гемолимфы у мельчайших насекомых сильно упрощена, ни у одного из изученных объектов не обнаружено никаких дополнительных сосудов и пульсирующих органов, кроме просто устроенного сердца и короткой аорты, а у Ptiliidae и Trichogrammatidae сердце и сосуды отсутствуют. Подобное упрощение может быть объяснено тем, что при уменьшении размеров тела капиллярные силы затрудняют эффективную циркуляцию гемолимфы по телу насекомого. Гемолимфа вытеснена паренхимоподобным жировым телом (рис. 5 А–В). Отсутствие транспортной системы компенсируется высокой эффективностью диффузии при столь мелких размерах. Аналогичная картина наблюдается у многих, особенно мелких, клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). У архианнелид также наблюдается упрощение кровеносной системы при уменьшении размеров тела вплоть до полной редукции у мельчайших представителей (Rensch, 1948). Лишены сердца также некоторые миниатюрные моллюски (Brenzinger et al., 2013) и ракообразные (Boxshall, 1982).

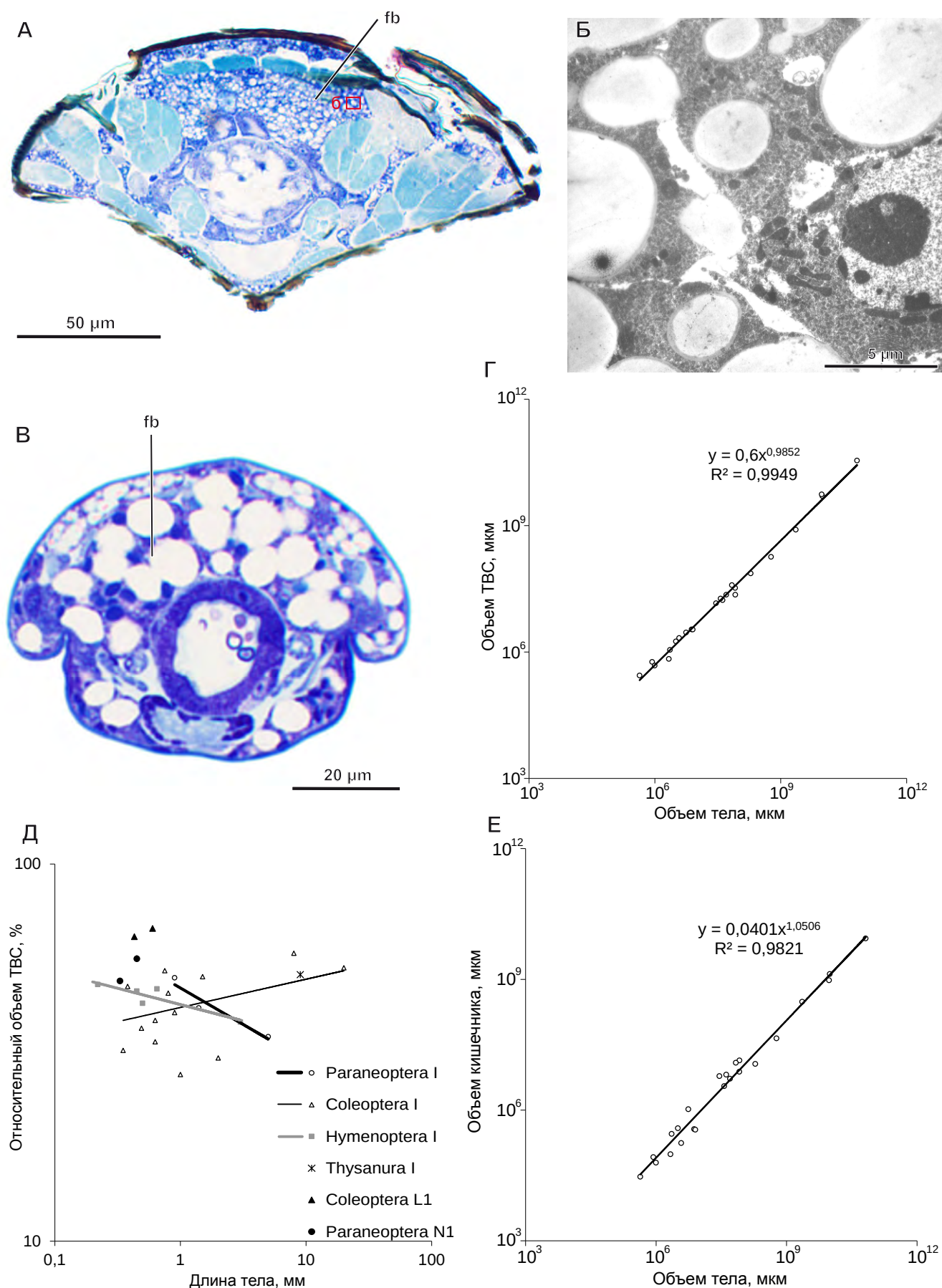


Рис. 5. Строение (А–В) и изменение объема (Г–Д) тканей внутренней среды, изменение объема пищеварительной системы (Е): А, Б – *Acrotrichis montandoni* (Ptiliidae), имаго, среднегрудь, поперечный срез; А – азур и эозин; Б – ТЭМ; В – *Mikado* sp. (Ptiliidae), личинка, поперечный срез, толуидиновый синий и пиронин; Г – абсолютный объем ТВС, имаго; Д – относительный объем ТВС, все объекты по группам; Е – абсолютный объем кишечника, имаго; fb – жировое тело.

7.4. Трахейная система

В строении трахейной системы наблюдается ее существенное упрощение при уменьшении размеров тела. У большинства микронасекомых она представлена только продольными стволами и слабо ветвящимися трахеями. Число дыхалец меньше, чем у крупных насекомых, а в некоторых случаях имеется всего одна пара дыхалец (личинки Ptiliidae) или они отсутствуют (личинки Trichogrammatidae и Mymaridae). Личинки Trichogrammatidae и Mymaridae развиваются в яйце хозяев, не имеют развитой трахейной системы, и дыхание происходит через покровы. Личинки перокрылок ведут свободный образ жизни, но имеют только одну пару дыхалец (среднегрудные), не имеют трахейных стволов и трахей в брюшке и, видимо, переходят к смешанному трахейно-кожному типу дыхания. Респираторная система отсутствует у многих ногохвосток (Ruppel, 1953) и четырехногих клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Упрощение и редукция дыхательной системы также происходит у многих других беспозвоночных животных при уменьшении размеров тела (Городков, 1984).

7.5. Центральная нервная система

У всех микронасекомых наблюдается сильная олигомеризация и концентрация ганглиев (рис. 6 А–В). Эти явления, известные и для других насекомых (Niven et al., 2008; Чайка, 2010), во многих случаях связаны именно с размером тела (Heath, Evans, 1990). Миниатюризация значительно усиливает их степень, и в конечном случае олигомеризации и концентрации ганглиев ЦНС представлена единым образованием со слабо различимыми ганглиями. Имаго жесткокрылых демонстрируют наивысшую степень компактизации и концентрации ЦНС среди микронасекомых, также только для них характерно полное смещение головных ганглиев в грудной отдел на имагинальной стадии (Corylophidae), неизвестное у имаго других насекомых. Брюшные ганглии имаго Ptiliidae, Corylophidae и Liposcelididae также смещаются в грудной отдел и сливаются с заднегрудным. Наименьшая степень компактизации среди микронасекомых отмечена у имаго Thripidae и Trichogrammatidae. По сравнению с имаго у личинок и нимф микронасекомых наблюдаются два противоположных явления. ЦНС личинок жесткокрылых демонстрирует заметно меньшую степень сближения и слияния ганглиев, но головной мозг всегда расположен за пределами головной капсулы (у личинок первого возраста *Mikado* мозг достигает второго абдоминального сегмента). Нимфы трипсов и сеноедов, напротив, демонстрируют значительно более высокую степень олигомеризации и концентрации ганглиев по сравнению с имаго, но мозг всегда остается в голове. Личинки Trichogrammatidae и Mymaridae имеют лишь зачатки ЦНС (Иванова-Казас, 1961).

Следующей важной особенностью ЦНС микронасекомых является асимметричность, которая наблюдается у многих мельчайших насекомых, но выражена в разной степени (рис. 6 А–В). Для имаго мельчайших Ptiliidae (Nanosellini) характерно наличие асимметричных дистальных выростов протоцеребрума (левый больше правого). У самок имаго Mymaridae обнаружено смещение брюшного синганглия в правую половину брюшка. Мозг личинок жесткокрылых первого возраста сильно асимметричный (правая половина заметно больше левой). Мозг нимф первого возраста *Liposcelis* имеет асимметричные дистальные выросты (левый крупнее правого). Подглоточный ганглий и грудные ганглии личинки первого возраста *Heliothrips* имеют асимметричные выросты в коксальную зону конечностей. Смещение части подглоточного ганглия в тазики ног также описано у нимф мелких пауков (Quesada et al., 2011).

Несмотря на малые размеры тела, мозг всех изученных микронасекомых демонстрирует полную дифференциацию на все мозговые центры, характерные для крупных насекомых (рис. 6 Г, Д). Исключение составляет редукция чашечек грибовидных тел у *Heliothrips* и их сильное уменьшение у *Nanosella*. В мозге мельчайших насекомых наблюдается сильная компактизация и сближение мозговых центров, а также изменение их пространственной организации. Например, сближение и изменение положения оптических

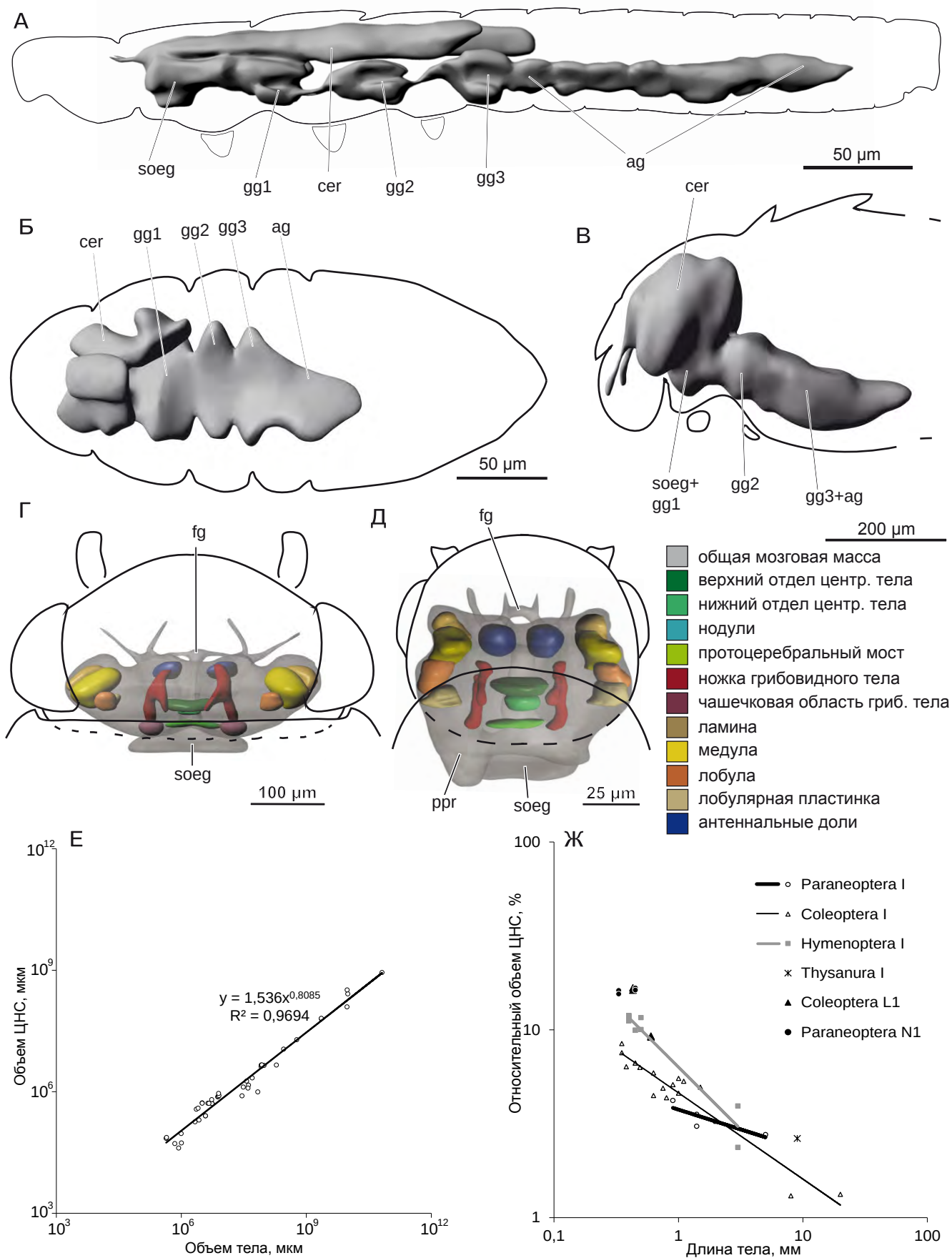


Рис. 6. Строение (А–Д) и изменение объема (Е, Ж) ЦНС: А – *Mikado* sp. (Ptiliidae), личинка I возраста; Б, В – *Sericoderus lateralis* (Corylophidae); Г – мозг *Acrotrichis grandicollis* (Ptiliidae); Д – мозг *Nanosella* sp. (Ptiliidae); Е – абсолютный объем ЦНС, имаго; Ж – относительный объем ЦНС, все объекты по группам Б – личинка I возраста; В–Д – имаго; А–Д – 3D; А, В – вид сбоку; Б, Г, Д – вид сверху; ag – брюшной ганглий, cer – мозг, fg – фронтальный ганглий, gg1,2,3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии, ppr – задний протоцеребральный вырост, soeg – подглоточный ганглий.

долей, наблюдаемое у большинства мелких жесткокрылых и перепончатокрылых. Наряду с наличием полного набора центров в мозге практически сохранены и пропорции отдельных его частей.

Важным отличием насекомых с полным и неполным превращением является срок формирования мозговых центров. Для большинства насекомых с полным превращением показано, что основное формирование структуры мозга происходит на стадии куколки (Панов, 1957, 1959, 1960, 1961; Hinke, 1961; Wegerhoff, Breidbach, 1992). У насекомых с неполным превращением основная дифференциация структуры нервной системы завершается еще в эмбриогенезе (Панов, 1957, 1959, 1960, 1961; Bate, 1976; Doe, Goodman, 1985). Такая же картина наблюдается и у мельчайших насекомых: мозг личинок жесткокрылых не дифференцирован на мозговые зоны или наблюдаются самые начальные стадии их формирования. А структура мозга нимф первого возраста сенокосов и трипсов уже мало чем отличается от имаго.

Уменьшение размеров тела у всех изученных насекомых сопровождается значительным уменьшением размера тел клеток нервной системы. Так, средний диаметр тела клетки мозга *Aleochara* — 6,2 мкм, *Acrotrichis grandicollis* — 3,9 мкм; *Nanosella* — 1,7 мкм. Эта тенденция прослеживается во всех изученных отрядах, а также показана для Strepsiptera (Beutel et al., 2005). Ганглионарные клетки четырехногих клещей имеют размер, сравнимый с нервными клетками мельчайших насекомых (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Уменьшение размеров нейронов при уменьшении размеров тела отмечено и у других животных (Шмальгаузен, 1984). Вместе с уменьшением размера клеток происходит их усреднение: если у крупных насекомых размеры нейронов сильно отличаются друг от друга — от 5 до 50 мкм (Плотникова, 1979; Сви́дeрский, 1980a), то у мельчайших насекомых все клетки ЦНС имеют примерно одинаковый диаметр (например, у *Nanosella* разброс размеров всего от 1,19 до 1,98 мкм). Уменьшение размеров тел нервных клеток сопровождается значительным изменением ядерно-цитоплазматического индекса, объем цитоплазмы снижается, и у мельчайших насекомых ядро занимает до 90% объема тела клетки. У мельчайших Ptiliidae, Mymaridae и Trichogrammatidae отмечено значительное увеличение степени компактизации хроматина. Несмотря на уменьшение размеров клеток и уменьшение объема цитоплазмы в телах нейронов и их отростках, у изученных микронасекомых сохраняется полный набор органелл, характерный для нервных клеток. Набор и структура оболочек ЦНС микронасекомых также не отличается от крупных представителей класса, за исключением неполной экстранейральной оболочки (Ptiliidae, *Megaphragma*) и отсутствия нейрилеммы у *Megaphragma*. Отсутствие нейрилеммы обнаружено и у мельчайших клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). В ганглиях изученных микронасекомых обнаружены все основные типы глии, характерные для крупных насекомых.

Исходя из очевидной сложности в сокращении размеров тел нейронов (связанных с уменьшением ядра и основных органелл в клетке), логично было предположить, что при уменьшении размера тела относительный объем коркового слоя мозга будет увеличиваться. Но согласно полученным данным относительный объем нейропилия у всех изученных насекомых практически постоянен (среднее значение — 59,4%) и с уменьшением размеров тела меняется изометрически относительно мозга. Видимо, уменьшение объема нейропилия ограничено пределом минимального диаметра отростков нервных клеток (Faisal et al., 2005).

Число клеток в нервной системе животных варьирует от 10^2 у коловраток и нематод до 10^{14} у некоторых млекопитающих (Meinertzhagen, 2010). Среди беспозвоночных животных насекомые обладают одним из самых высоких чисел нейронов, число нейронов в мозге может достигать 850 000 у рабочей *Apis*, 1 200 000 у трутня *Apis* или таракана *Periplaneta* (Strausfeld, 1976). Близкое число нейронов обнаружено только у крупных ракообразных и головоногих моллюсков (Meinertzhagen, 2010). У микронасекомых

наблюдается существенное сокращение числа нейронов по сравнению с крупными представителями родственных групп. Например, у *Nanosella* и *Trichogramma* в головном мозге насчитывается всего около 8 000 клеток. Интересно также отметить, что число клеток в мозге перепончатокрылых выше, чем у других насекомых того же размерного класса, но у мельчайших насекомых это число выравнивается.

Уникальное строение имеет нервная система одного из мельчайших представителей семейства Trichogrammatidae — *Megaphragma mymaripenne* и *M. amalphantum*. ЦНС *M. mymaripenne* содержит всего 339–372 ($M=360$, $n=3$) ядер, из них 179–253 ($M=215$, $n=3$) — в надглоточном ганглии (рис. 7). Несмотря на то, что ЦНС имаго *M. mymaripenne* практически лишена ядер и тел нейронов, она занимает 6% объема тела (надглоточный ганглий — 2,9%), что существенно выше, чем у крупных представителей Hymenoptera (например, у *Apis* надглоточный ганглий занимает от 0,35% до 1,02% объема тела (Wigglesworth, 1953; Strausfeld, 1976), у *Formica* — 0,57%), но сравнимо со среднеразмерными представителями родственных групп Chalcidoidea. Изучение куколок показало, что ЦНС *M. mymaripenne* содержит 7199–7593 ядер ($M=7396$, $n=2$) и имеет на данном этапе развития типичное для насекомых строение, то есть каждый ганглий состоит из нейропиля, окруженного корковым слоем из тел нейронов (рис. 7 В, Г). ЦНС куколки занимает 19% объема тела. Надглоточный ганглий куколки содержит 4 600 клеток и занимает 11% объема тела. На завершающих стадиях кукольного этапа происходит массовый лизис тел клеток ЦНС, в результате которого у имаго остаются отдельные ядра нейронов. Поскольку объем и структура нейропиля имаго и куколок *M. mymaripenne* практически не отличаются, можно предположить, что число нейронов взрослых *Megaphragma* такое же, как и у куколок. Таким образом, наблюдается лизис ядер и тел более 95% нейронов после формирования нервной системы перед выходом имаго из куколки. Благодаря лизису заметно сокращается абсолютный и относительный размер нервной системы, что особенно заметно на примере головного мозга, объем которого у куколки составляет 93 600 мкм³, а у имаго 52 200 мкм³. Значительное изменение объема головного мозга сопровождается оригинальной трансформацией головной капсулы на поздних этапах кукольного развития. Головная капсула куколки существенно крупнее имагинальной из-за сильно выпуклой затылочной области, а перед выходом имаго затылочная область стягивается за счет многочисленных кутикулярных складок (рис. 7 Ж–М). Каждая складка представляет собой спирально закрученный участок кутикулы. Нервная система *M. mymaripenne* уникальна не только тем, что происходит лизис более 95% ядер, но и тем, что она состоит из минимального числа нейронов из всех известных насекомых и всех летающих животных. Ориентировочное число клеток в ЦНС — 7 400, из них 4 600 — в надглоточном ганглии. Несмотря на мизерное число нейронов, имаго *M. mymaripenne* сохраняют все поведенческие функции жизнедеятельности, включая полет, питание и поиск хозяина для откладки яиц. Возможность функционирования нейронов, лишенных ядер, является принципиальным моментом в изучении регенерации нейронов. Для животных *in vitro* показана работоспособность аксонов, отделенных от ядра (Bittner, 1988, 1991; Sotnikov et al., 2010), но никогда ранее не были описаны интактные безъядерные нейроны *in vivo*. Средняя продолжительность жизни имаго *M. mymaripenne* — 5 дней при температуре 25°C и 8,8 — при 15°C (Bernardo and Viggiani, 2002), что сравнимо со многими крупными представителями Chalcidoidea. Таким образом, практически безъядерная нервная система имаго способна сохранять все функции на протяжении относительно продолжительной жизни насекомого.

7.6. Органы чувств

При уменьшении размеров тела число сенсилл значительно сокращается. Особенно отчетливо это сокращение прослеживается на антеннах. У *Megaphragma mymaripenne* каждая антенна несет всего 38 сенсилл (рис. 8 Ж), у *Trichogramma* — около 260 (Amornsak

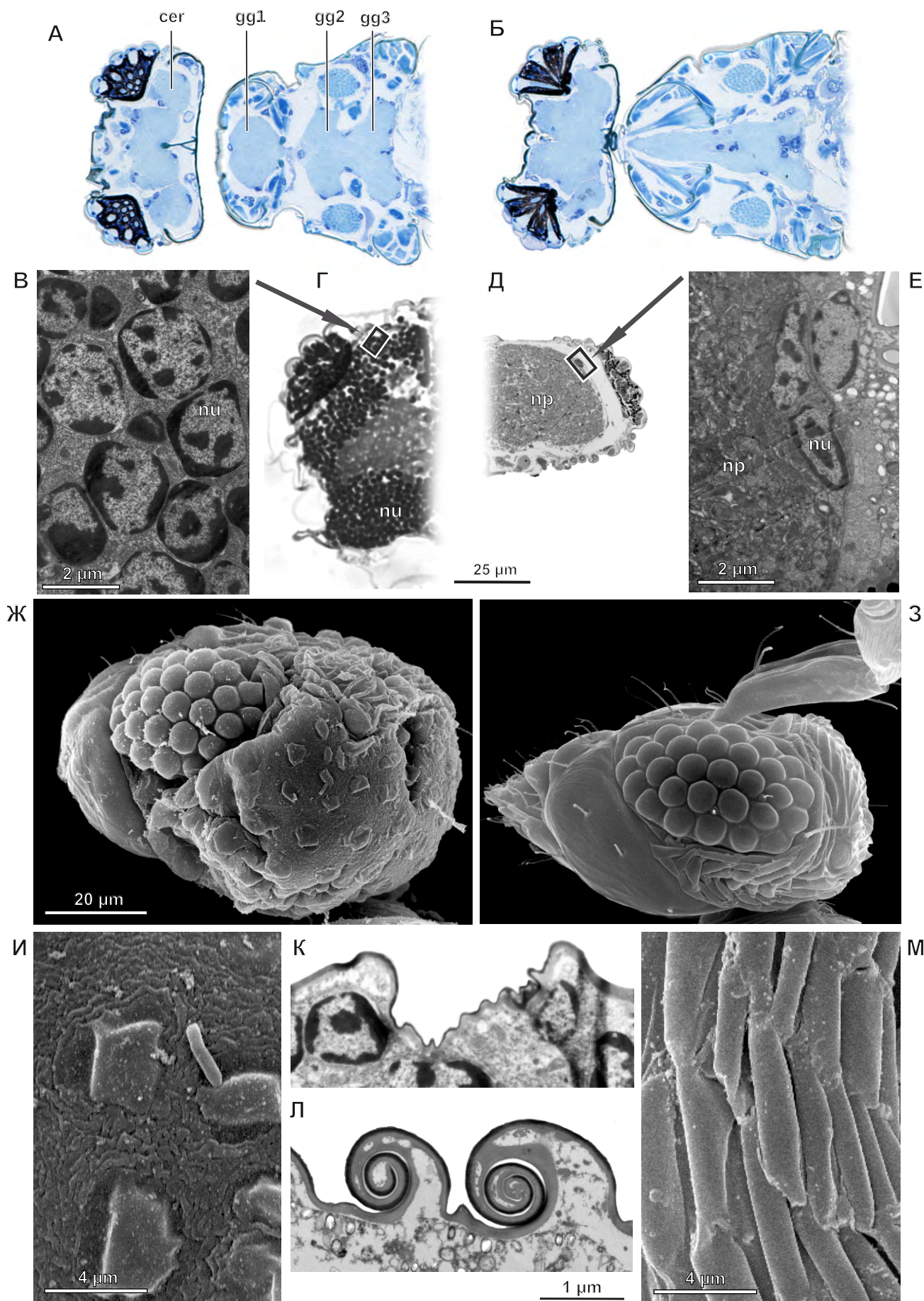


Рис. 7. Строение ЦНС (А–Е) и головной капсулы (Ж–М) *Megaphragma tumaripenne* (Trichogrammatidae): А, Б – продольный срез, толудиновый синий пиронин; В–Е – продольный срез головы, ТЭМ; А, Б, Д, Е, З, Л, М – имаго; В, Г, Ж, И, К – куколка; Ж–И, М – СЭМ; К, Л – срез затылочной области головной капсулы, ТЭМ; np – нейропиль, nu – ядро.

et al., 1998), у *Anaphes* — 560 (van Baaren et al., 1999), *Metaphycus* — 850 (Encyrtidae; Zhou et al., 2013), у *Pteromalus* — 1000 (Pteromalidae; Onagbola, Fadamiro, 2008; Dweck, 2009), *Microplitis* — 6 900, *Cotesia* — 6 600 (Braconidae; Das et al., 2011). При этом показано, что относительная площадь антенн увеличивается при уменьшении размера тела (Symonds, Elgar, 2013). Сокращение числа сенсилл наблюдается и на других структурах, например, на церкальных пластинках *Hemiptarsenus* по 4 сенсиллы, у *Anaphes* и *Trichogramma* по 3, у *Megaphragma* по 1.

Размеры отдельных сенсилл также уменьшаются при уменьшении размеров тела, но масштаб изменений не такой, как в случае их числа. Очевидно, что размер сенсилл, особенно длина, определяется не только размером тела, поскольку, например у *Metaphycus* (Encyrtidae, длина тела — около 1,4 мм; Zhou et al., 2013), средняя длина сенсилл некоторых типов близка к размерным характеристикам сенсилл *Megaphragma*. Однако относительный диаметр основания сенсилл *Megaphragma* значительно выше, чем у большинства Chalcidoidea. Мельчайшие сенсиллы имеют диаметр не меньше 0,6 мкм, близкий минимальный диаметр у *Trichogramma* и других Chalcidoidea. Интересно, что и механорецепторные (хетоидные) и ольфакторные (трихоидные) сенсиллы *Megaphragma* имеют близкий минимальный диаметр основания.

У мельчайших жесткокрылых также наблюдается сильное сокращение числа сенсилл по сравнению с крупными представителями родственных групп. У имаго *Primorskiella* на антенне имеется около 160 сенсилл, а у *Aleochara* — не менее 2 300 (Staphylinidae; Skilbeck, Anderson, 1996), у *Oxelytrum* — около 40 000 (Silphidae; Oliva, 2012). Наименьший диаметр основания сенсиллы, обнаруженный у Ptiliidae, равен 0,65 мкм.

Сенсилла насекомых представляет сложную рецепторную структуру, состоящую из кутикулярной части и нескольких клеток (Иванов, 2000; Синицина, Чайка, 2006). Видимо, эта конструкция плохо переносит масштабирование и ограничивает дальнейшее уменьшение сенсилл (менее 0,6 мкм в диаметре основания).

При уменьшении размеров тела число фасеток в глазах насекомых многократно сокращается и у мельчайших насекомых насчитывается около 30 фасеток в каждом глазу (*Nanosella* 36 ± 2 ; *Megaphragma* 29 ± 1)(рис. 8 А–Г). При сравнении *Megaphragma* с крупными Chalcidoidea можно видеть, что число фасеток отличается почти в 60 раз, а при сравнении с крупными Ichneumonidae — более чем в 130. При этом диаметр отдельных фасеток у изученных Chalcidoidea отличается всего в два раза (разброс размеров тела более 25 раз), а разница в размере фасеток Trichogrammatidae и крупных Ichneumonidae составляет не более четырех раз (разброс размеров тела превышает 70 раз).

Похожая разница в размерах и схожие минимальные размеры фасеток наблюдаются и у жесткокрылых, так, у *Nanosella* sp. диаметр фасетки — $7,4 \pm 0,2$ мкм; у *Hydraena* sp. — $13,7 \pm 0,2$; у *Aleochara* sp. — $15,5 \pm 0,3$. Многократное сокращение числа и незначительное уменьшение диаметра фасеток при уменьшении размеров тела показано и для других насекомых (Fischer et al., 2012, 2013).

Итак, предел миниатюризации диаметра фасетки составляет около 6 мкм. Этот предел определяется несколькими факторами. Первый из них — структурный. Каждый омматидий даже у мельчайших насекомых, например *Megaphragma*, состоит из 21 клетки: 9 ретинальных клеток (зрительные), 4 клеток кристаллического конуса (земперовы клетки), 2 главных (первичные) и 6 придаточных (вторичные) пигментных клеток (рис. 8 Д, Е). Все эти клетки имеют ядра. Несмотря на то, что практически весь хроматин в них находится в компактизованном состоянии, диаметр большинства ядер составляет более 1 мкм (ретинальные клетки — $1,2 \pm 0,3$; клетки кристаллического конуса — $1,9 \pm 0,3$; главные пигментные — $1,2 \pm 0,3$; придаточные пигментные — $1,5 \pm 0,3$). Большинство ядер ретинальных клеток смещено в дистальную часть омматидия и располагается в шахматном порядке в соседних омматидиях и занимает значительную часть диаметра клетки. Очевидно, что размер ядер не позволяет далее уменьшать размер омматидия. Вторым

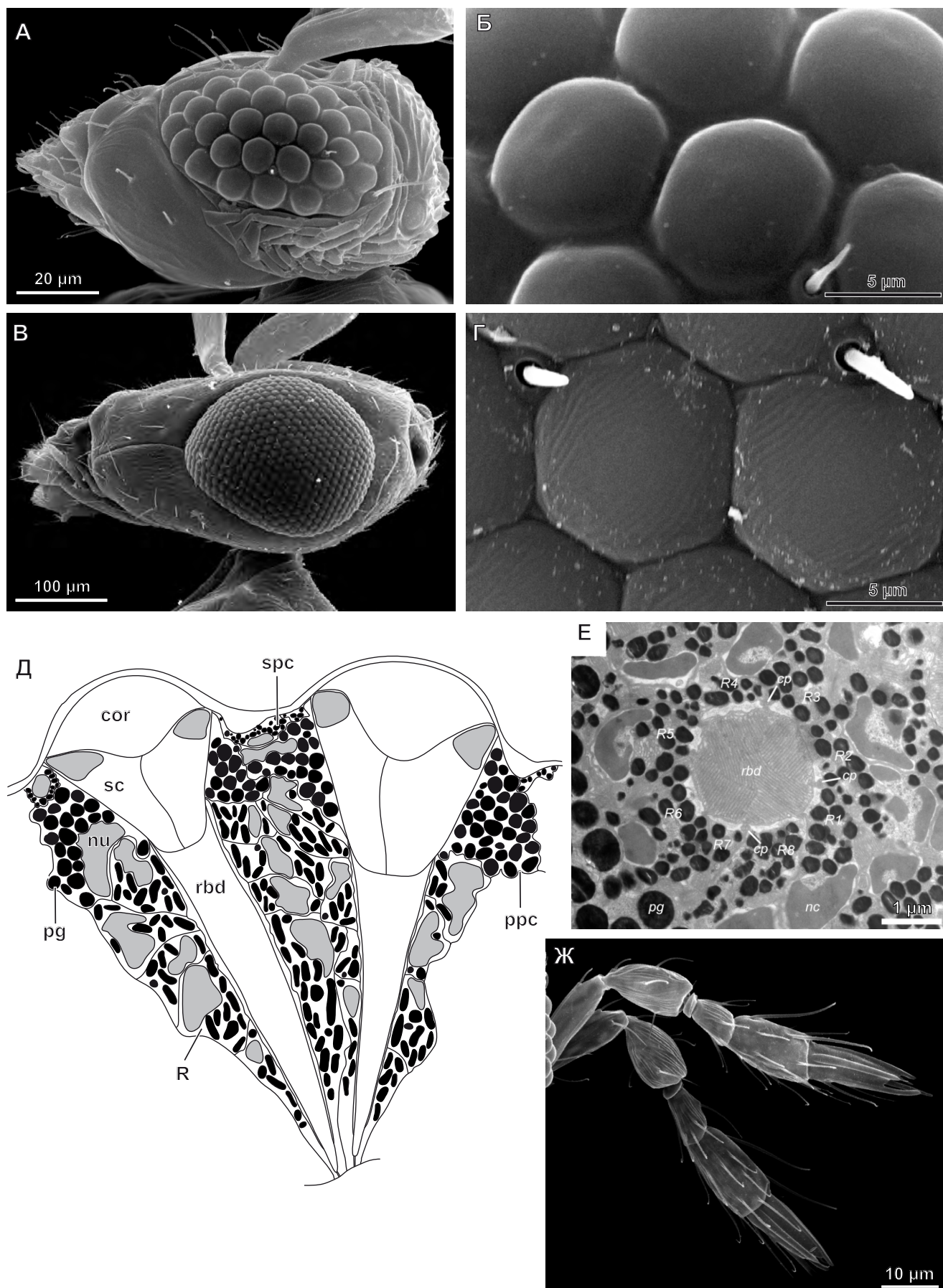


Рис. 8. Строение глаз (А–Е) и антенн (Ж): А, Б, Д–Ж – *Megaphragma tumaripenne* (Trichogrammatidae); В, Г – *Hemiptarsenus* sp. (Eulophidae); А, В – голова; Б, Г – фасетки; Д – схема омматидия, продольный срез; Е – омматидий, ТЭМ, поперечный срез; А–Г, Ж – СЭМ, вид сбоку; cor – линза, ср – кристаллический тракт, nu – ядро, pg – пигментная гранула, rps – главная пигментная клетка, rbd – рабдом, R1–9 – ретинаяльная клетка, sc – клетка кристаллического конуса, spc – придаточная пигментная клетка.

фактор, ограничивающий размер омматидия, — оптический. Светосила омматидия определяется размером линзы (фасетки) и размером (площадью) рабдома (Warrant, McIntyre, 1993; Warrant, Nilsson, 1998; Land, Nilsson, 2012), в связи с этим эти два параметра нельзя уменьшать до бесконечности. Длина рабдома существенно сокращается при уменьшении размеров тела, так, у *Megaphragma* длина рабдома составляет $22,7 \pm 0,9$ мкм; у *Trichogramma* — $34,9 \pm 3,8$ (Fischer et al. 2011); у *Hemiptarsenus* — $67,2 \pm 7,7$; и для сравнения, *Formica polyctena* — 140 (Menzel, 1972); *Apis* — 400 (Perrelet, 1970). Видимо, для сохранения оптической силы омматидия, диаметр рабдома и диаметр фасетки у *Megaphragma* больше, чем у *Trichogramma*, несмотря на обратную разницу в размерах тела. Также показано, что мелкие насекомые приближаются к дифракционному пределу зрения (Fischer et al., 2011).

7.7. Мускулатура

В работе была изучена мускулатура головы и груди микронасекомых, а для сравнения были привлечены литературные данные по представителям родственных групп. Мускулатура брюшка была изучена только на уровне основных групп мышц, которые сохраняются у всех микронасекомых. Отдельные мышцы брюшка не изучались в связи с техническими сложностями и отсутствием единой гомологии мускулатуры брюшка у насекомых, что делает невозможной интерпретацию полученных данных.

Во всех анализируемых группах насекомых нельзя выделить четкой общей зависимости числа мышц от размеров тела. Число мышц зависит от большого числа факторов: типа питания, наличия полета, общей двигательной активности и т.д. Число мышц головы личинок изученных микрожесткокрылых соответствует минимуму, характерному для крупных представителей родственных групп (рис. 9 Б). Число мышц головы имаго у жесткокрылых и перепончатокрылых сокращается примерно на 10–20% при уменьшении размеров тела в 10 и более раз. Число грудных мышц имаго немного уменьшается при уменьшении размеров тела (рис. 9 В). У мельчайших жесткокрылых сохраняется минимальное число мышц, характерное для крупных родственников. Такая же ситуация обнаруживается и у перепончатокрылых, за исключением *Megaphragma*, у которой число мышц сокращается почти на 20% даже по сравнению с *Trichogramma*. Значительное уменьшение числа мышц грудных сегментов характерно для Paraneoptera, но в данном случае сравниваются представители разных отрядов, и крылатые и бескрылые формы.

При сравнении набора мускулатуры у имаго микронасекомых и представителей родственных групп можно найти лишь единичные редукции, необнаруженные у крупных родственников. Анализируя особенности мускулатуры разных групп микронасекомых, нельзя обнаружить ни одной редукции общей для всех групп микронасекомых, и можно выделить всего три общие для нескольких групп модификации: это отсутствие *Ohy9*, *Ost2* у имаго Ptiliidae и Corylophidae и отсутствие *Itpm10* у имаго Corylophidae и *Megaphragma*. *Ohy9*, *Ost2* участвуют в движении гипофаринкса и глотки, и их основная функция — перемещение пищевого субстрата, с их редукцией эти функции выполняются остающейся мускулатурой гипофаринкса и глотки. *Itpm10* участвует в открывании передней пары крыльев (надкрылий) и эту функцию дублирует *Idvm5*. Учитывая также обсужденное выше отсутствие явной зависимости числа мышц от размеров тела и единичные уникальные редукции внутри отдельных групп, можно заключить, что миниатюризация слабо влияет на мускулатуру. Это связано с тем, что эффективность мышц определяется площадью поперечного сечения и при уменьшении размеров тела относительная сила мышц увеличивается (Городков, 1984), соответственно мускулатура легко переносит миниатюризацию.

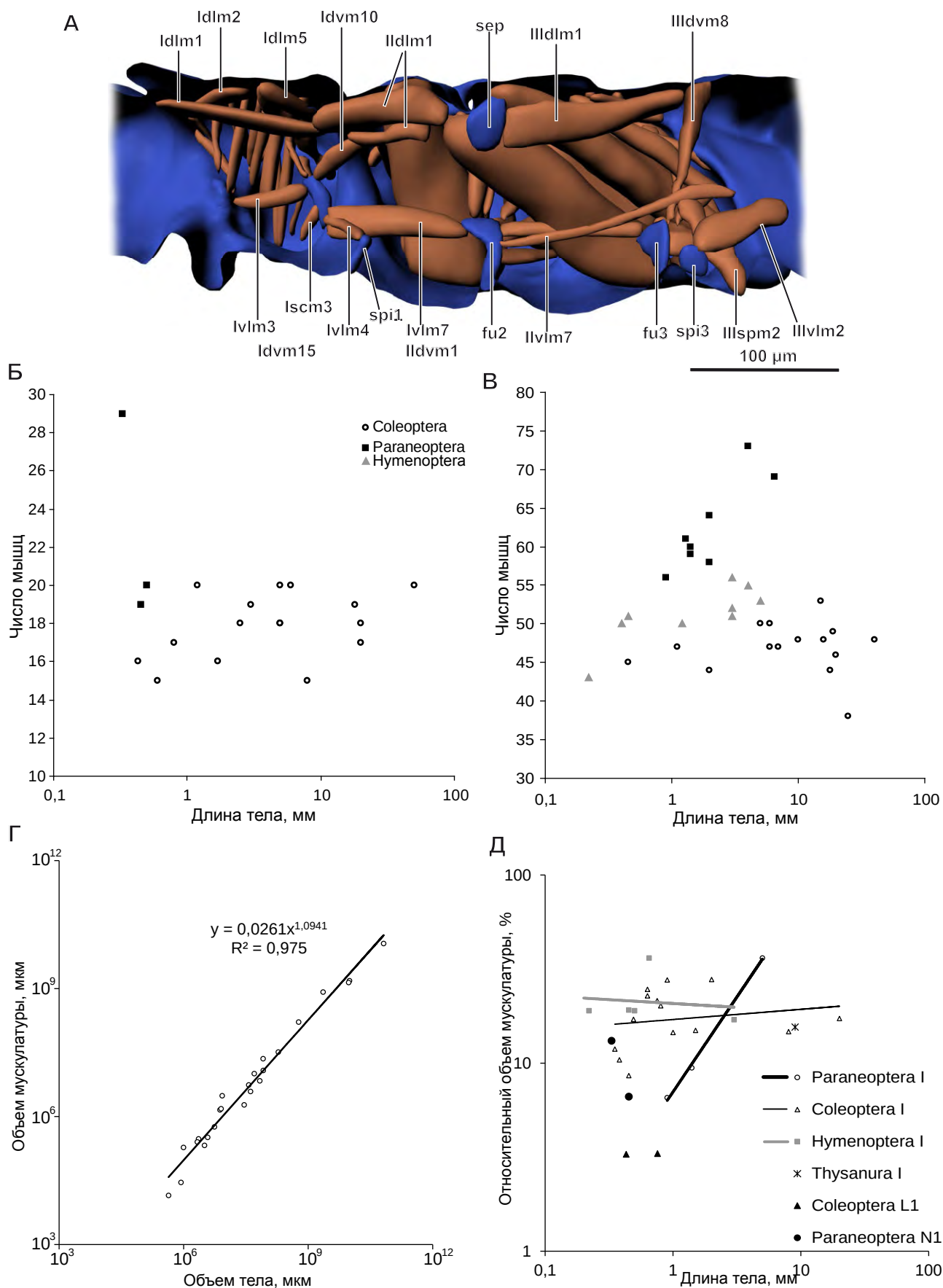


Рис. 9. Мускулатура: А – грудной отдел имаго *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thripidae), 3D, вид сбоку; Б, В - зависимость числа (пар) мышц от размера тела; Б – голова личинок и нимф; В – грудной отдел имаго; Г – абсолютный объем, имаго; Д – относительный объем, все объекты по группам; fu2,3 – мезо- и метафурка, сер - септа, spi1,3 – про- и метаспина. Мускулатура см. текст (по Fridrich, Beutel, 2008).

Строение мышечной системы значительно консервативнее скелета (Matsuda, 1965, 1970, 1976), что придает ей особое значение для изучения функциональной морфологии и таксономии (Стекольников, 2008), особенно с применением технологического подхода, разработанного и успешно внедренного на примере муравьев (Федосеева, 2007, 2008). Высокая степень стабильности набора мускулатуры, несмотря на многократное изменение размеров тела, делает этот набор признаков незаменимым для таксономических целей, в том числе и в макросистематике, поскольку позволяет сравнивать крупные таксоны, сильно отличающиеся по размерам тела.

Ультраструктура мускулатуры большинства микронасекомых отличается расположением ядер и многих органелл в периферической части мышц. Переход к морфологически гладкой мускулатуре, описанный у четырехногих клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976), для мельчайших насекомых не характерен, хотя отдельные очень мелкие мышцы имеют лишь слабо выраженный рисунок поперечной исчерченности. У мышц *Megaphragma* связь со скелетом осуществляется сильно укороченным тонофибрилярным аппаратом, морфологически напоминающим десмосому, именно так трактуется похожая структура у четырехногих клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). При этом маловероятно, что эта структура действительно является десмосомой, скорее здесь наблюдается значительное укорочение тонофибрилярного аппарата из-за утоньшения гиподермы и отсутствия оформленной эндокутикулы. Вся мускулатура Psocoptera и Thysanoptera относится к плотноупакованному типу. Крыловая мускулатура изученных жесткокрылых и перепончатокрылых — фибриллярного типа, остальная — плотноупакованная.

Интересная особенность мускулатуры была обнаружена у имаго *Sericoderus lateral* (Coleoptera, Corylophidae): во всех изученных популяциях встречаются особи с полным набором грудной мускулатуры и с редуцированной крыловой мускулатурой (Полилов, 2011), в заднегруди которых отсутствуют все крупные мышцы, поднимающие и опускающие крыло, и эти особи не способны к полету. Освободившийся от мускулатуры объем заднегруди занимается половой системой. Отсутствие дегенерации мышц у молодых (слабо пигментированных) особей, самок и самцов с развивающейся половой системой говорит о том, что все особи при рождении имеют полный набор грудной мускулатуры. Видимо, у *S. lateral* происходит прижизненная дегенерация мускулатуры, вызванная развитием половой системы. Это явление называется синдромом оогенеза-полета (oogenesis-flight syndrome) и оно известно для некоторых короедов (Chapman, 1956; Reid, 1958; Atkins, Farris, 1962; Borden, Slater, 1968, 1969; Bhakthan et al., 1970), долгоносиков (Muda et al., 1981; Rankin et al., 1994; Linders et al., 1995), жужелиц (Desender, 2000), листоедов (Stegwee et al., 1963) и пластинчатоусых (Tada et al., 1991). Для *S. lateral* дегенерация мускулатуры несомненно имеет высокое адаптивное значение: молодые особи активно расселяются между субстратами, а, найдя подходящий субстрат, они начинают размножаться, при этом лизируется значительная часть крыловой мускулатуры, и освободившееся место занимается половой системой. В условиях миниатюризации размеров тела это особенно актуально, поскольку половая система *S. lateral* занимает существенно больший относительный объем, чем у крупных жуков.

7.8. Половая система

Строение половой системы большинства микронасекомых мало отличается от крупных насекомых: имеются парные гонады, все характерные для соответствующей группы насекомых железы (включая полный набор желез у мельчайших перепончатокрылых), копулятивный аппарат и яйцеклад. Но у некоторых мельчайших насекомых развивается асимметрия половой системы, когда одна из гонад заметно крупнее другой, или, как у самцов и самок Ptiliidae, гонады непарные. Конечно, асимметрия половой системы характерна для многих насекомых и не всегда связана с

миниатюризацией, но в большинстве случаев именно экономия места приводит к уменьшению или редукции одной из гонад (Will et al., 2005), так что в случае микронасекомых, можно говорить о том, что асимметрия прямо связана с миниатюризацией. У мельчайших паукообразных — четырехногих клещей — гонады также непарные (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Непарные гонады также описаны у тихоходок и коловраток (Вестхайде, Ригер, 2008). У некоторых рыб в результате миниатюризации половая система также становится асимметричной (Parenti, 1986a,б). Число овариол у микронасекомых уменьшается и у мельчайших насекомых имеется всего по две овариолы в каждом яичнике (*Megaphragma*) или всего две овариолы в единственном яичнике (*Nanosellini*). У Ptiliidae единовременно развивается только одно яйцо (рис. 10 Г, Д). Особенности строения яйцеклада и копулятивного аппарата обсуждаются в одном из предыдущих разделов. При уменьшении размеров тела наблюдается сильная диспропорция в размере сперматозоидов, и у некоторых видов Ptiliidae он может быть длиннее тела (Dybas, Dybas, 1981, 1987; De Marzo, 1992).

Глава 8. ИЗМЕНЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ОБЪЕМА ОРГАНОВ

Для изучения изменения относительного объема органов, связанного с уменьшением размеров тела, был проведен анализ 30 полных и 26 частичных трехмерных реконструкций для 22 видов из 11 семейств из 5 отрядов. Объем тела изученных объектов различался более чем в 150 000 раз.

Как можно видеть на графиках, у насекомых в целом **объем скелета** меняется пропорционально объему тела, то есть изометрически (рис. 4 Г). Если анализировать изменения объема отдельно в разных группах (рис. 4 Д), то можно видеть, что у Coleoptera и Paraneoptera (у последних недостоверно) относительный объем незначительно увеличивается при уменьшении размеров тела, а у Hymenoptera незначительно уменьшается. У пауков масса скелета заметно уменьшается при уменьшении размеров тела (Anderson et al., 1979). Птицы и млекопитающие демонстрируют незначительное уменьшение относительной массы скелета при уменьшении размеров тела (Prange et al., 1979).

Объем пищеварительной системы у насекомых в целом изменяется аллометрически, относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела (рис. 5 Е). У имаго отдельных отрядов наблюдаются разные тренды: у жесткокрылых относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела, у перепончатокрылых меняется изометрически, у Paraneoptera увеличивается. Изометрию и уменьшение относительного объема при уменьшении размеров тела можно объяснить тем, что эффективность функционирования кишечника определяется площадью поверхности, которая изменяется медленнее, чем объем, при изменении размеров тела, а значит, при уменьшении размеров тела эффективность пищеварительной системы возрастает (Huxley, 1932), что позволяет ей меняться изометрически и уменьшать относительный объем. Увеличение относительного объема у Paraneoptera, видимо, требует дальнейшего изучения с привлечением нового материала. Для мальпигиевых сосудов характерны такие же тренды, как и для кишечника, за исключением увеличения их относительного объема при уменьшении размеров тела у перепончатокрылых.

Объем тканей внутренней среды у насекомых в целом изменяется изометрически (рис. 5 Г). При рассмотрении групп по отдельности у Hymenoptera и Paraneoptera наблюдается небольшое увеличение относительного объема тканей внутренней среды, а у жесткокрылых — уменьшение (рис. 5 Д). Последнее, по всей видимости, связано с редукцией кровеносной системы у перокрылок. Поскольку объем ТВС у насекомых зависит от многих факторов (количество запасяющих веществ, степень развитости половых

продуктов, возраст и т.д.; Carstens, Storch, 1980), то данные по характеру изменений внутри отрядов могут меняться с привлечением нового, более обширного материала.

В связи с крайне малым диаметром трахей **объем дыхательной системы** вычислить не удалось, но, учитывая сильную редукцию трахейной системы микронасекомых, можно предположить, что ее относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела. Это компенсируется увеличением эффективности пассивного дыхания при уменьшении размеров тела.

Объем ЦНС при уменьшении размеров тела меняется сильно аллометрически, у насекомых в целом и во всех изученных группах по отдельности наблюдается сильное увеличение относительного объема ЦНС при уменьшении размеров тела (рис. 6 Е, Ж). Наибольшая скорость увеличения относительного объема характерна для перепончатокрылых, для них же отмечен наибольший относительный объем ЦНС среди имаго микронасекомых. Также можно видеть, что личинки первого возраста Coleoptera и нимфы первого возраста Paraneoptera имеют значительно больший относительный объем ЦНС, чем их имаго. Увеличение относительных размеров ЦНС показано и для других мелких насекомых (Rensch, 1948; Goossen, 1949; Beutel, Haas, 1998; Beutel et al., 2005) и пауков (Quesada et al., 2011).

Отдельного рассмотрения заслуживает относительный **объем мозга** или церебральный индекс, который широко используется в обсуждении эволюции нервной деятельности животных (Шмидт-Ниельсен, 1987). Относительная масса мозга человека — 2,5%, максимальный ранее известный церебральный индекс из всех животных — 8,33% — описан у колибри. Между тем у Trichogramma он достигает 8,36%, а у нимфы первого возраста Liposcelis — 11,95%. Закономерность аллометрического изменения мозга при изменении размеров тела, известная как правило Халлера или brain-body allometry, показана для многих позвоночных животных (von Bonin, 1937; Gould, 1975; Platel, 1976; Martin, 1981; Bennett, Harvey, 1985; Striedter, 2005), насекомых (Rensch, 1948; Mares et al., 2005; Wehner et al., 2007; Riveros et al., 2010; Seid et al., 2011; Eberhard et al., 2011), пауков (Quesada et al., 2011) и других беспозвоночных (Eberhard et al., 2011), в полной мере реализуется и у мельчайших насекомых, и полученные данные значительно расширяют границы этой закономерности среди «микроскопических» животных. Из всех животных только несколько линий лабораторных культур трихограммы нарушают правило Халлера (Woude et al., 2013). Крайне интересными являются данные о связи сложности поведения с размерами мозга позвоночных животных (Bernstein, Bernstein, 1969), но у насекомых они описаны только для общественных видов (Cole, 1985; Eberhard, Wcislo, 2011). Мы не проводили специального изучения поведения, но все основные формы поведения, характерные для крупных представителей родственных групп, у микронасекомых присутствуют. Для микроскопических пауков также показано, что уменьшение размеров тела не приводит к упрощению поведения (Eberhard, 2007, 2011).

Объем мускулатуры у насекомых в целом меняется аллометрически, и относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела (рис. 9 Г). Уменьшение относительного объема при уменьшении размеров тела наблюдается у Coleoptera и Paraneoptera по отдельности (рис. 9 Д). Поскольку относительная сила мускулатуры определяется площадью поперечного сечения, а площадь меняется медленнее, чем объем, при изменении размеров тела, относительная сила мышц растёт при уменьшении размеров тела, что и позволяет ей уменьшать относительный объем при уменьшении размеров тела, не теряя в эффективности работы (Hiestend, 1928). Исключение составляют перепончатокрылые, у которых мускулатура незначительно увеличивает объем при уменьшении размеров тела. Интересно, что у *Megaphragma* более половины суммарного объема мускулатуры занимает мышца Pdlm1, которая не только имеет самое большое сечение, но и простирается от переднего края мезосомы до вершинной трети метасомы. У других изученных Chalcidoidea эта мышца также очень большая. Значение этого явления

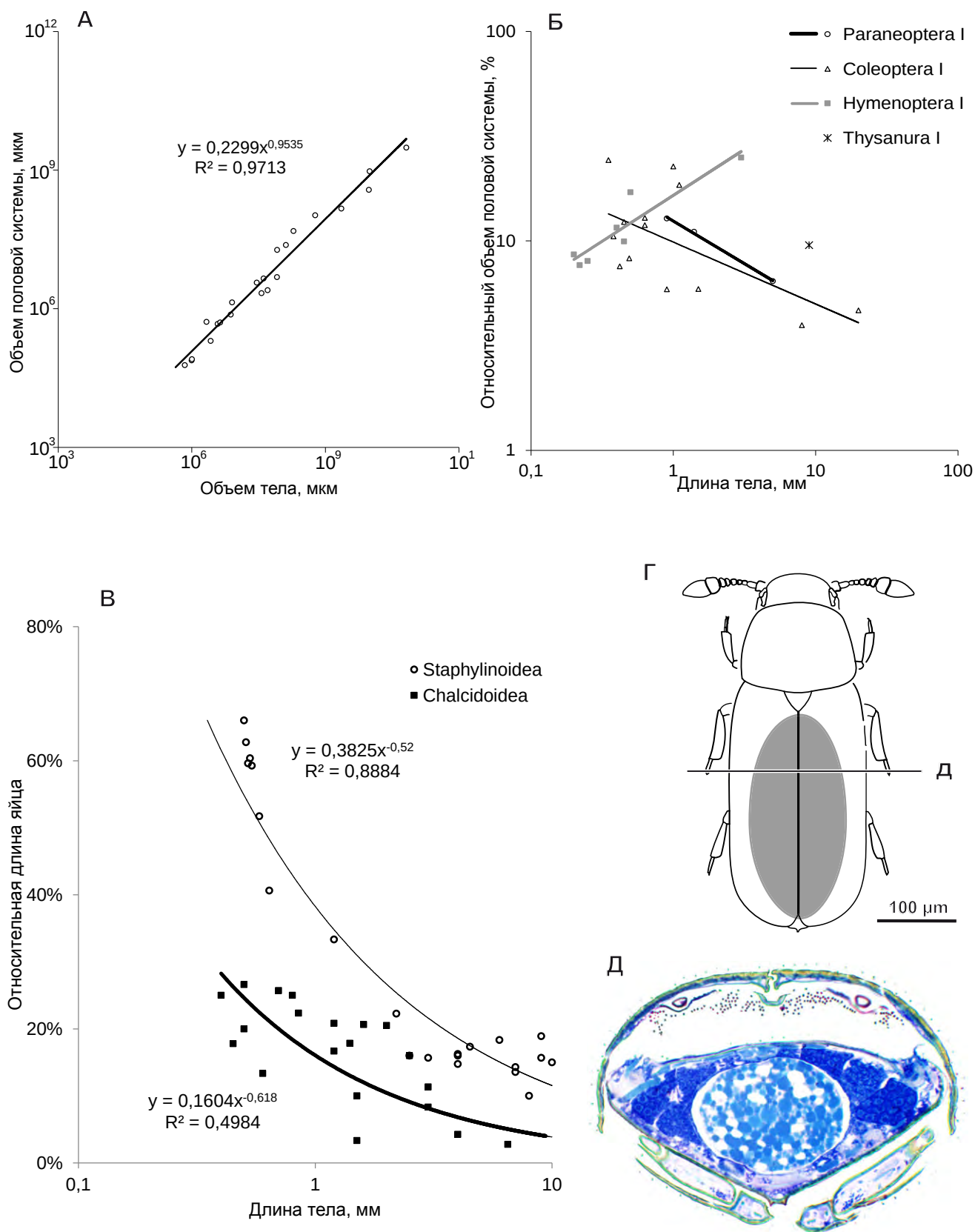


Рис. 10. Изменение объема половой системы (А, Б) и размера яйца (В–Д) при уменьшении размеров тела: А – абсолютный объем, имаго; Б – относительный объем, все объекты по группам; В – относительный размер яйца; Г, Д – яйцо *Porophilla mystacea* (Ptiliidae); Г – схема; Д – поперечный срез, азур и эозин.

пока неизвестно. Увеличение относительной площади крыловой мускулатуры на поперечных срезах показано для мелких двукрылых (Rensch, 1984), но поскольку для них отсутствуют данные об объемах, сложно говорить об аллометрии.

У насекомых в целом **половая система** изменяется аллометрически и увеличивает относительный объем при уменьшении размеров тела (рис. 10 А). Такой же тренд наблюдается и у Coleoptera и Paraneoptera по отдельности (рис. 10 Б). У перепончатокрылых отмечается заметное уменьшение относительного объема половой системы при уменьшении размеров тела. Это явление разобрано подробнее в главе о факторах, лимитирующих минимальные размеры тела насекомых. Также следует отметить большой разброс в объемах у жесткокрылых, который, очевидно, связан с тем, что объем половой системы сильно зависит от репродуктивной стадии насекомого.

Глава 9. АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ, СВЯЗАННЫХ С МИНИАТЮРИЗАЦИЕЙ, В РАЗНЫХ ГРУППАХ ЖИВОТНЫХ

9.1. Сравнение строения мельчайших насекомых из разных отрядов

Сравнивая морфологические изменения, связанные с уменьшением размеров тела, можно видеть, что большинство из них представляют собой параллелизмы в разных группах насекомых.

Основные параллелизмы, характерные для большинства микронасекомых: редукция швов и слияние склеритов скелета головы имаго и личинок; упрощение тенториума; слияние склеритов грудного отдела имаго; отсутствие большинства склеритов и крайне низкая склеротизация покровов личинок; упрощение эндоскелета; птилоптерия; сокращение числа жилок в крыле; гиподерма из сильно уплощенных клеток; упрощение дифференцировки пищеварительного канала; редукция мускулатуры кишечника; сокращение числа мальпигиевых сосудов; упрощение кровеносной системы; упрощение трахейной системы имаго и личинок (сокращение числа дыхалец); олигомеризация и концентрация ЦНС; асимметрия ЦНС; увеличение ядерно-цитоплазматического индекса в нейронах; значительное уменьшение размеров и числа нейронов; увеличение относительного объема ЦНС и мозга; многократное уменьшение числа омматидиев и сенсилл; сокращение числа овариол; увеличение относительного объема половой системы.

Параллелизмы, характерные для части микронасекомых: сокращение числа члеников антенн, щупиков, лапок (Ptiliidae, Mymaridae, Trichogrammatidae); сокращение числа тергитов и стернитов (имаго Mymaridae и Trichogrammatidae); упрощение копулятивного аппарата самцов (Ptiliidae, Corylophidae); отсутствие дифференцировки кутикулы на экзо- и эндокутикулу (Mymaridae и Trichogrammatidae); редукция трахейной системы и переход к частично или полностью кожному дыханию у личинок (Ptiliidae, Mymaridae, Trichogrammatidae); отсутствие сердца (имаго и личинки Ptiliidae, имаго и личинки Trichogrammatidae, личинки Mymaridae); смещение брюшных ганглиев в грудной отдел (Liposcelidae, Ptiliidae, Corylophidae); значительное увеличение степени компактизации хроматина в ядрах нейронов (Ptiliidae, Trichogrammatidae, Mymaridae); редукция отдельных мышц; дезэмбрионизация и сильное упрощение строения личинок (Mymaridae, Trichogrammatidae; Bakkendorf, 1934; Иванова-Казас, 1961; Boivin, 2010).

Уникальные особенности отдельных микронасекомых (обнаруженные в пределах одного семейства или отряда микронасекомых): отсутствие метафурки у имаго (*Megaphragma*); отсутствие всех элементов эндоскелета груди (личинка первого возраста *Mengenilla chobauti*; Osswald et al., 2010); асимметричный ротовой аппарат (Thysanoptera); механизм складывания, удерживания и защиты крыла (Ptiliidae); вытеснение гемолимфы паренхимоподобным жировым телом (Ptiliidae); частичное смещение средней кишки в голову (нимфа *Liposcelis*); полное смещение головного мозга в грудной отдел имаго (Corylophidae); лизис тел и ядер нейронов (*Megaphragma*); отсутствие

нейрилеммы (*Megaphragma*); лизис крыловой мускулатуры при развитии половых продуктов (*Sericoderus*); непарные гонады (Ptiliidae); критическое упрощение строения самца *Dicopomorpha*.

Мельчайшие насекомые и все насекомые меньше 0,4 мм длиной относятся к насекомым с полным превращением. Более крупные размеры мельчайших представителей насекомых с неполным превращением можно объяснить практически одинаковым планом строения нимф и имаго. В этом случае 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 по сравнению с Hemimetabola.

Все насекомые с длиной тела менее 0,3 мм относятся к наездникам-яйцеедам, что во многом определяется значительным упрощением строения личинок, сильной дээмбрионизацией и обеднением яйца желтком, вплоть до полной алецитальности, которые возможны при развитии личинок в яйцах хозяев (Иванова-Казас, 1961).

9.2. Сравнения последствий миниатюризации в разных группах животных

Наземные членистоногие. Мельчайшими членистоногими являются клещи из семейства Microdispidae — *Cochlodispus minimus* Mahunka, 1976 79 мкм длиной (Mahunka 1976) и *Microdispus australis* Mahunka, 1969 82 мкм длиной (Mahunka 1969). Близкие по размеру наиболее мелкие Eriophyiidae — это *Indosetacus rhinacanthi* Ghosh & Chakrabarti, 1987 86 мкм длиной (Ghosh, Chakrabarti, 1987). Мельчайшие ногохвостки имеют длину 120 мкм (Bellingier et al., 1996-2013). При этом строение Microdispidae и мельчайших ногохвосток не исследовано, а в строении Eriophyiidae и самых мелких насекомых обнаруживается много общих особенностей, связанных с миниатюризацией: редукция сердца и вытеснение гемолимфы жировым телом, значительное уменьшение размера нейронов, отсутствие нейрилеммы, непарные гонады, отсутствие органов дыхания, десмосомообразное крепление мускулатуры к скелету (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Однако некоторые особенности строения четырехногих клещей, такие как морфологически гладкая мускулатура, синцитиальная гиподерма, лизис кишечника во время развития яйца (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976), не обнаружены у насекомых. Респираторная система упрощается или отсутствует также у многих ногохвосток (Ruppel, 1953). Увеличение относительного объема ЦНС и мозга, уменьшение размера нейронов и смещение части ганглиев в коксальную зону, описанные у миниатюрных пауков (Quesada et al., 2011), также наблюдаются и у микронасекомых.

Другие беспозвоночные. Мельчайшие насекомые — одни из мельчайших многоклеточных животных, меньше них лишь отдельные представители нескольких групп беспозвоночных животных. Самые мелкие многоклеточные животные — коловратки, длина *Ascomorpha minima* Hofstein, 1909, мельчайшего их представителя, — всего 43 мкм (von Hofstein, 1909). Среди других типов взрослые животные длиной тела менее 140 мкм (длина самца *Dicopomorpha echmepterygis*) описаны у лорицифер, мельчайший представитель которых имеет длину 108 мкм (Kristensen, 2002), гастротрихов, мельчайший из которых равен 70 мкм в длину (McClain, Boyer, 2009); мельчайшие аннелиды — 50 мкм (Westheide, 1990), мельчайшие ракообразные — 94 мкм (Boxshall, Huys, 1989).

Миниатюризация беспозвоночных животных чаще всего связана с интерстициальным образом жизни (Swedmark, 1964; Kirsteurer, 1972; Noodt, 1974; Westheide, 1984, 1987; Rundell, Leander, 2010; Worsaae et al., 2012) или паразитизмом (Спасский, 1983; Корнеев, Чесунов, 2005; Petrunina, Kolbasov, 2012; Петрунина, Колбасов, 2013), в том числе и паразитизмом многоклеточных организмов в одноклеточных формах (Чесунов и др., 2000). Миниатюризация в большинстве случаев сопровождается регрессивной эволюцией и множественными редукциями (Swedmark, 1964; Rundell, Leander, 2010). Несмотря на это,

некоторые миниатюрные беспозвоночные имеют и новообразования, например, оригинальные глоточные мышечные органы и непарные копулятивные органы самцов у полихет (Westheide, 1987). К новообразованиям можно отнести и сотовидную структуру с неясной функцией у тантулокарид (Петрунина, Колбасов, 2013). Во многих случаях миниатюризация у беспозвоночных животных связана с изменениями в ходе индивидуального развития в виде гетерохронии (Laurin, Garcia-Joral, 1990; Snyder, Bretsky, 1971), пedomорфоза (Serban, 1960; Rundell, Leander, 2010) или прогенеза (Westheide, 1987; Mooi, 1990). Некоторые виды имеют карликовых самцов (Turner, Yakovlev, 1983; Schuchert, Rieger, 1990; Rouse et al., 2004; Vortsepneva et al., 2008; Worsaae, Rouse, 2010). Отдельное явление в рамках миниатюризации животных представляет уменьшение размеров отдельных особей у колониальных животных, но его сложно сравнивать с другими случаями миниатюризации (Городков, 1984).

Из общих с насекомыми следствий миниатюризации можно отметить редукцию кровеносной системы и отсутствие сердца, которые наблюдаются у мельчайших архианнелид (Rensch, 1948), моллюсков (Brenzinger et al., 2013), ракообразных (Boxshall, 1982) и тихоходок (Вестхайде, Ригер, 2008). Для многих мелких беспозвоночных характерны непарные гонады, например для тихоходок и коловраток (Вестхайде, Ригер, 2008). У некоторых микронасекомых гонады также становятся непарными. У большинства миниатюрных беспозвоночных животных упрощается дыхательная система (Городков, 1984).

У большинства очень мелких животных (Rotatoria, Loricifera, Namatoda) насчитывается около тысячи клеток, у многих наблюдается эвтелия — постоянное число и расположение клеток (Вестхайде, Ригер, 2008). Так, тело коловратки *Epiphanes senta* (Müller, 1773) состоит из 959 клеток, из которых 183 — нейроны (Martini, 1912), а *Asplanchna brightwelli* — из 900 клеток, из которых 196–200 — нейроны (Ware, Lopresti, 1975). В теле даже не самой мелкой нематоды *Caenorhabditis elegans* Gosse, 1850 всего 959–1031 клеток, 302–381 из них — нейроны (White et al., 1986; White, 1988). Между тем даже у мельчайшего летающего насекомого *Megaphragma mymaripenne* (Hymenoptera: Trichogrammatidae, длина тела 220 мкм) в теле (без конечностей и придатков) насчитывается 8350–8600 клеток, из них около 7400 — клетки ЦНС, 111 — клетки кишечника, 44 — мальпигиевых сосудов, 585 — мускулатуры, 160 — половой системы, 139 — жирового тела. Таким образом, у мельчайших насекомых клеток на порядок больше, чем у других представителей микромира. Также насекомых отличает отсутствие эвтелии. Число клеток во всех органах различается между экземплярами, положение клеток также не одинаково, и даже парные органы одного экземпляра состоят из разного количества клеток и их ядра имеют различное расположение. Например, одна из крупных летательных мышц (*Idvml*) у одного экземпляра *M. mymaripenne* содержит левая — 27, правая — 30 ядер, а у другого экземпляра — 18 и 17 соответственно. Удивительно, что жизнедеятельность всего организма поддерживают всего 240–350 клеток метаболических систем и тканей внутренней среды, то есть менее 4% клеток обеспечивают пищеварение, выделение, транспорт и запасание продуктов обмена.

Позвоночные. Основное влияние миниатюризации на строение позвоночных животных относится к редукциям и структурным упрощениям и сводится к слиянию элементов скелета у рыб (Te Winkel, 1935; Myers, Bohlke, 1956; Tyler, 1970; Miller, 1979; Springer, 1983; Roberts, 1986; Kottelat et al., 2006), амфибий (Hanken, 1982, 1983, 1985, 1993; Wake, 1986; Yeh, 2002), рептилий (Rieppel, 1984; Griffith, 1990), млекопитающих (Shea, 1992) и упрощению органов чувств (Te Winkel, 1935; Linke et al., 1986; Roth et al., 1988, 1990). Также у многих мелких позвоночных наблюдается аллометрия ЦНС (Roth et al., 1990, 1994, 1995, 1997; Rehkamper et al., 1991; Kaas, 2000; Perge et al., 2012). Таким образом, можно видеть, что для позвоночных животных и насекомых следствия миниатюризации на

их строение во многом схожи, но степень изменений у насекомых существенно выше, что при столь различных масштабах уменьшения размеров тела закономерно.

9.3. Ступени миниатюризации

Как можно было видеть в предыдущих разделах, микронасекомые демонстрируют много общего при миниатюризации. Но, вместе с тем, имеются существенные расхождения. Их можно объяснить, выделив ступени миниатюризации.

Мы выделяем две ступени миниатюризации. Первая характеризуется сохранением всех основных функций жизнедеятельности на всех стадиях жизненного цикла. Она характерна в основном для свободно живущих организмов (например, Ptiliidae, Corylophidae, Thripidae). Вторая определяется потерей одной или нескольких основных функций на одной или нескольких стадиях жизненного цикла. Потеря функций сопровождается значительными редукциями в системах, за них ответственных. Например, большинство Mymaridae и Trichogrammatidae, имаго которых сохраняют все функции жизнедеятельности, а личинки, кроме первого возраста, лишены органов чувств, движения. Самец *Dicopomorpha echmepterygis* — самый яркий пример второй ступени у насекомых — его личинки теряют часть функций жизнедеятельности, как все наездники-яйцееды, а имаго лишены крыльев и ротового аппарата.

Ступени миниатюризации не только обуславливают количество и характер морфологических изменений, но и, главное, определяют факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров. Предел миниатюризации насекомых на первой ступени — 300 мкм (длина тела мельчайшего жесткокрылого). Только насекомые, утратившие часть основных жизненных функций, имеют меньшие размеры.

Глава 10. ФАКТОРЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ УМЕНЬШЕНИЕ РАЗМЕРОВ ТЕЛА

Вопрос о факторах, ограничивающих размеры животных, является важным и интересным для общей биологии. Предложено много гипотез о факторах, ограничивающих максимальные размеры насекомых, и лишь несколько общих предположений о факторах, лимитирующих минимальные размеры (Rensch, 1948; Чернышев, 1996).

Основываясь на наших данных, можно сформулировать гипотезы о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела. Первая из них затрагивает размеры нервной системы. Размеры и число нейронов у микронасекомых значительно меньше, чем у других насекомых (рис. 11 А–Д). Однако, несмотря на это, относительный объем центральной нервной системы у мельчайших насекомых во много раз выше, чем у крупных представителей (рис. 6 Е, Ж; 11 Ж, З). Аллометрия ЦНС и мозга описана у многих животных и обсуждается в предыдущих разделах. Многократно возрастающий относительный объем ЦНС у мельчайших насекомых не только геометрически ограничивает конструкцию насекомых, но и приводит к значительному увеличению метаболических затрат из-за увеличения относительного объема ЦНС и увеличения относительной площади нейрона, которая приводит к росту его энергетических затрат (Chittka, Niven, 2009). Минимальный размер нервной системы ограничен консерватизмом ее строения и ультраструктурной организации, числом и размером нейронов. Сохранение большого числа нейронов необходимо для выполнения функций ЦНС, так как именно числом нейронов определяется эффективность нервной системы (Kaas, 2000).

Ядерно-цитоплазматический индекс для нейронов у микронасекомых значительно выше, чем у других насекомых. В нейронах мельчайших насекомых ядро занимает до 90% объема клетки. Следовательно, размер нейронов приближается к минимальному значению, ограниченному размером ядер. А размер ядра в свою очередь определяется размером генома (Gregory, 2001). Но для многих животных (Gregory et al., 2000), в том числе и для насекомых (Ferrari, Rai, 1989; Finston et al., 1995), была показана положительная корреляция размеров тела и генома. Поэтому для проверки предположения о том, что размер генома

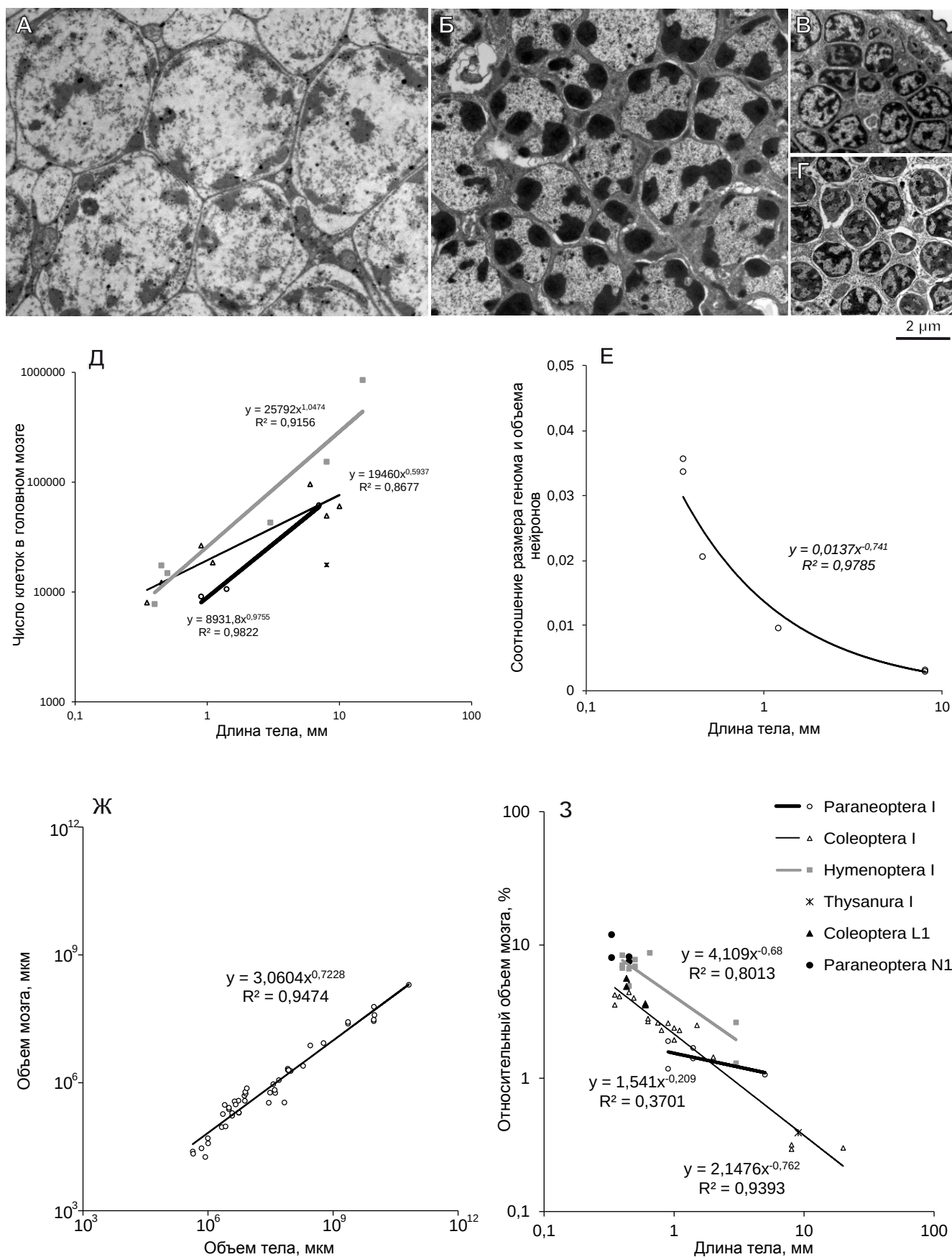


Рис. 11. Факторы, ограничивающие уменьшение размеров ЦНС: А–Г – размер тел нейронов Staphylinidae (А) и Ptiliidae (Б–Г); А – *Aleochara* sp.; Б – *Acrotrichis grandicollis*; В – *Mikado* sp.; Г – *Nanosella* sp.; Д – число клеток в головном мозге; Е – соотношение размера генома и размера нейронов; Ж – абсолютный объем мозга, имаго; Б – относительный объем мозга, все объекты по группам.

может ограничивать уменьшение размеров клеток, был определен размер генома 7 видов жуков из надсемейства Staphylinoidea по методу денситометрии по Фельгену (DeSalle et al., 2005) совместно с лабораторией Раяна Грегори (Department of Integrative Biology University of Guelph). Полученные результаты показали, что размер генома в пределах надсемейства уменьшается более чем в 5 раз при уменьшении размеров тела. При этом относительный размер генома (соотношение размера генома и объема клетки) на примере нейронов значительно возрастает (рис. 11 Е). Таким образом, можно сделать вывод, что, несмотря на уменьшение размера генома у микронасекомых, размер генома ограничивает уменьшение размеров нейронов. Об этом свидетельствует и то, что уменьшение размера ядер нейронов мельчайших насекомых происходит за счет увеличения степени компактизации хроматина.

Вторым фактором, ограничивающим миниатюризацию нервной системы, является диаметр отростков нейронов. Согласно математическим моделям, предложенным Файзалом (Faisal, 2005), уменьшение диаметра отростков нейрона приводит к повышению шумовых эффектов ионных каналов, и в результате нарушается проведение потенциала действия. Исходя из этих моделей, аксоны диаметром меньше 80 нм не способны передавать сигнал (Faisal, 2005). У мельчайших насекомых обнаружены единичные отростки имеющие диаметр 30 нм, но большинство аксонов не преодолевает уровень теоретического предела.

Для изученных перепончатокрылых очевидно, что ЦНС ограничивает размеры имагинальной стадии, поскольку личинки имеют лишь зачатки ЦНС. Для жесткокрылых, видимо, имеют значение стадия личинки первого возраста и имаго, поскольку для первой характерен наивысший относительный объем ЦНС в ходе постэмбрионального развития (относительный объем ЦНС у личинки первого возраста *Sericoderus* больше в 1,6 раза, чем у имаго; у *Mikado* — в 2,7 раза), а для второй — значительно более сложная организация и большее число нейронов. Для насекомых с неполным превращением критической стадией является нимфа первого возраста, так как относительный объем ЦНС значительно выше, чем на других стадиях жизненного цикла (у *Liposcelis* относительный объем ЦНС нимфы первого возраста больше, чем у имаго, в 3,8 раза; у *Heliothrips* — в 4,7 раза), дифференциация ЦНС и мозга практически не отличается от имаго.

На основе полученных данных можно сделать вывод, что размер ЦНС ограничивает миниатюризацию насекомых. А консервативность строения и ультраструктурной организации, с одной стороны, число и минимальный размер нейронов, а также диаметр аксонов, с другой, лимитируют уменьшению нервной системы.

Животные, размер которых меньше или сравним с мельчайшими насекомыми, имеют принципиально более просто устроенную нервную систему, состоящую из двух-трех сотен нейронов (Martini, 1912; White, 1988; Meinertzhagen, 2010). Поэтому их размеры менее лимитированы размером ЦНС.

Вторая гипотеза касается размера яйца и объема половой системы. Для исследования этого явления были проанализированы литературные данные о размере яиц Staphylinoidea и Chalcidoidea. У жесткокрылых на примере Staphylinoidea относительный размер яйца увеличивается более чем в 6 раз при уменьшении размеров тела (рис. 10 В). У Ptiliidae одновременно развивается только одно яйцо, которое занимает более половины длины тела самки (рис. 10 Г, Д). Вероятно, именно предельный размер яйца ограничивает дальнейшее уменьшение размеров жесткокрылых. Необходимость развития такого яйца объясняется повышением относительного объема половой системы. У Chalcidoidea наблюдается значительно меньшее увеличение относительного размера яйца (рис. 10 В), поскольку личинка развивается в яйце хозяина, и благодаря этому возможна сильная дзэмбрионизация и обеднение яйца желтком, вплоть до полной алецитальности (Иванова-Казас, 1961). Это объясняет и относительно невысокий объем половой системы у Mymaridae и Trichogrammatidae. Увеличение относительного размера яиц при уменьшении размеров тела отмечено и у других насекомых (Garcia-Barros, 1999, 2000, 2002).

У четырехногих клещей, так же как и у мельчайших жесткокрылых, одновременно развивается только одно яйцо, и во время его развития кишечник лизирован, и оно занимает большую часть объема тела (Сильвер, Штейн-Марголина, 1976). У пауков также наблюдается увеличение относительных размеров яиц и сокращение их числа при уменьшении размеров тела (Eberhard, 2011). Таким образом, предположение Ренша о том, что минимальный размер животных ограничен размером яйца (Rensch, 1948) справедливо и для насекомых, за исключением перепончатокрылых, имеющих сильно упрощенных паразитических личинок.

Среди факторов, ограничивающих минимальные размеры насекомых, следует также рассматривать и размер органов чувств. Влияние миниатюризации на органы чувств проявляется в многократном сокращении числа структурных единиц (сенсилл, омматидиев), но размеры отдельных сенсилл и омматидиев меняются незначительно. Конструктивная и функциональная организация сенсилл и омматидиев ограничивает их миниатюризацию и уменьшение органов чувств в целом. Вместе с конструктивными ограничениями, видимо, существует и энергетический предел уменьшения размеров рецепторов, поскольку показано, что при уменьшении размеров относительные энергетические затраты увеличиваются (Niven et al., 2007; Niven, Laughlin, 2008).

Таким образом, конструктивная и функциональная организация сенсилл и омматидиев ограничивает их миниатюризацию и уменьшение органов чувств в целом. Вместе с конструктивными ограничениями, видимо, существует и энергетический предел уменьшения размеров рецепторов, поскольку показано, что при уменьшении размеров относительные энергетические затраты увеличиваются (Niven et al., 2007; Niven, Laughlin, 2008).

Последняя 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные эффекты миниатюризации на строение животных объединяются в три группы (Hanken, Wake, 1993): редукции и структурные упрощения, новообразования, увеличение изменчивости. Изучение последней группы, касающейся изменчивости, не входило в задачи нашей работы, и на данный момент эта тема разработана только для амфибий (Hanken, 1982, 1983, 1985, 1993). Согласно геометрическому подходу к анализу влияния размеров тела на строение животных, масштабирование (масштабное копирование, scaling) может происходить тремя путями: изометрические изменения, аллометрические изменения и появление новой конструкции (Шмидт-Ниельсен, 1987). У насекомых обнаружены все перечисленные варианты эффектов миниатюризации.

Городков в своей статье (1984) приводит порог миниатюризации (пумилизации) — около 1 мм, за которым следует резкое упрощение, называемое им пумилистической дегенерацией. Отметим, что это справедливо для многих групп беспозвоночных животных (Swedmark, 1964; Rundell, Leander, 2010). Тем не менее микронасекомые переходят этот порог без заметного упрощения строения и даже мельчайшие из них не только не демонстрируют значительного упрощения, но и имеют ряд новообразований. Таким образом, у насекомых наблюдается поразительная возможность масштабирования биологических структур и процессов: мельчайшие насекомые отличаются от большинства других сопоставимых по размеру животных принципиально более высоким уровнем структурной организации и значительно большим числом клеток.

Значительные структурные преобразования при миниатюризации у насекомых связаны с отказом от определенных функций жизнедеятельности (отсутствие крыльев, ног, ротового аппарата, органов чувств) или значительным изменением соотношения

действующих физических сил и относительных параметров среды, таких как капиллярные силы, вязкость воздуха, скорость диффузии (редукция трахейной и кровеносной систем, птилоптерия).

Миниатюризация тесно связана с несколькими другими эволюционными трендами. Паразитизм во многих группах насекомых и других беспозвоночных сопряжен с миниатюризацией, а миниатюризация — с паразитизмом. Невозможно сказать, что является причиной, а что следствием. Паразитизм позволяет животным терять часть основных функций жизнедеятельности, и, следовательно, упрощать строение и становится мельче. Миниатюризация, в свою очередь, дает паразитам дополнительные возможности в выборе хозяина, и в развитии большего числа паразитов на одном хозяине. Интерстициальный образ жизни также тесно связан с миниатюризацией, особенно у водных беспозвоночных и почвенных микроартропод. Образование карликовых форм внутри вида, например карликовых самцов, также связано с миниатюризацией во многих других группах животных. *Dicopomorpha* является самым ярким примером карликовых самцов у насекомых, и при этом не единственным: карликовые самцы известны и у некоторых других мелких насекомых (Grebennikov, 2008).

Описанные морфологические особенности, связанные с миниатюризацией, и закономерности масштабирования органов насекомых открывают целый ряд новых направлений в изучении влияния миниатюризации на физиологию и экологию животных, а также могут быть использованы для поиска новых биотехнологических решений.

ВЫВОДЫ

1. Миниатюризация не приводит к значительному упрощению строения у большинства микронасекомых. Несмотря на многократное уменьшение размеров тела, большинство систем органов сохраняют план строения и в них обнаружены лишь единичные перестройки. Редукции органов при миниатюризации связаны с потерей функций при изменении образа жизни (личинки наездников-яйцеедов) или с замещением их другими органами (сердце и гемолимфа Ptiliidae). Поэтому предположения о резком упрощении и морфологическом регрессе, связанном с миниатюризацией, нельзя считать обоснованными для насекомых.
2. Большинство органов насекомых демонстрирует колоссальные возможности к масштабированию, сохраняя организацию и эффективность работы, а некоторые даже неизменный относительный объем, несмотря на многократные уменьшения размеров (в работе рассмотрены объекты, отличающиеся по объему более чем в 150 000 раз).
3. У микронасекомых в целом системы органов, эффективность которых определяется площадью поверхности (метаболические системы) или скоростью диффузии (ткани внутренней среды и трахейная система), возрастающими при уменьшении размеров тела, меняются изометрически или уменьшают свой относительный объем при уменьшении размеров тела.
4. Уменьшение размеров тела у насекомых сопровождается сокращением числа оформленных элементов экзоскелета, упрощением эндоскелета и сокращением числа элементов в некоторых членистых структурах. Однако объем скелета у изученных насекомых в целом меняется изометрически.
5. Миниатюризация слабо влияет на мускулатуру, у всех микронасекомых (кроме *Megaphragma*) сохраняются практически полный набор мускулатуры, характерный для крупных представителей родственных групп насекомых. Высокая степень стабильности набора мускулатуры, слабо зависящая от многократного изменения размеров тела, делает этот комплекс признаков незаменимым для таксономических

целей, в том числе для макросистематики, поскольку позволяет сравнивать крупные таксоны, сильно различающиеся по размерам тела.

6. Ткани внутренней среды принципиально перестраиваются у мельчайших насекомых; у большинства микронасекомых кровеносная система сильно упрощена, а у Ptiliidae и Mymaridae сердце отсутствует и транспорт осуществляется в основном за счет диффузии.
7. Трахейная система сильно упрощается при миниатюризации, и в отдельных случаях микронасекомые переходят к частично кожному дыханию (личинки Ptiliidae).
8. Миниатюризация приводит к сильной олигомеризации и концентрации ганглиев, а в некоторых случаях и к значительной асимметрии ЦНС. При этом ультраструктура нервной системы и строение головного мозга демонстрируют высокую степень консервативности, практически не меняясь при уменьшении размеров тела (за исключением *Megaphragma*). ЦНС в целом и мозг в частности демонстрируют значительное аллометрическое увеличение объема при уменьшении размеров тела. Вследствие этого максимальным церебральным индексом среди всех животных обладает нимфа первого возраста *Liposcelis* (11,95%).
9. Влияние миниатюризации на органы чувств проявляется в многократном сокращении числа структурных единиц (сенсилл, омматидиев), но размеры отдельных сенсилл и омматидиев меняются незначительно. Конструктивная и функциональная организация сенсилл и омматидиев ограничивает их миниатюризацию и уменьшение органов чувств в целом.
10. В единичных случаях миниатюризация может приводить к принципиальным изменениям в ЦНС. У двух видов рода *Megaphragma* описано уникальное явление лизиса более 95% тел и ядер нервных клеток на поздних стадиях развития куколки. Практически безъядерная нервная система имаго способна работать относительно продолжительное время с сохранением основных поведенческих функций.
11. Половая система подвержена сильной олигомеризации при уменьшении размеров тела и становится асимметричной, и в конечном случае у некоторых микронасекомых гонады и придаточные железы становятся непарными (Ptiliidae), а копулятивный аппарат сильно упрощается. Половая система при уменьшении размеров тела меняется аллометрически, сильно увеличивая свой относительный объем у всех свободноживущих микронасекомых.
12. В разных группах насекомых есть как общие, так и уникальные особенности строения, связанные с уменьшением размера тела. Значительная часть перестроек, связанных с миниатюризацией, в различных отрядах насекомых является параллелизмами и в некоторой степени схожа с эффектами миниатюризации в строении других животных.
13. Выделены две ступени миниатюризации: первая характеризуется сохранением всех жизненных функций (самый мелкий представитель на этой ступени имеет длину тела 300 мкм); вторая — потерей части функций (140 мкм). Ступени миниатюризации отражают характер морфологических изменений и факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров.
14. Сформулированы гипотезы о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела у насекомых. Первая относится ко всем насекомым: минимальные размеры тела ограничены увеличивающимся объемом ЦНС, который, в свою очередь, лимитирован консервативностью строения и ультраструктуры, числом и размером нейронов, а также минимальным диаметром отростков. Вторая справедлива только для свободноживущих насекомых: их уменьшение ограничено размером яйца, а соответственно объемом половой системы.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Перечень основного материала работы, промеры длины тела основных объектов, таблицы мускулатуры изученных объектов и представителей родственных групп насекомых, таблица типов сенсилл, таблицы гомологии мускулатуры.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Полилов, А.А. Фауна жуков-перистокрылок (Coleoptera: Ptiliidae) Московской области / А.А. Полилов // Бюллетень МОИП. — 2003. — Т. 108, вып. 5. — С. 11–17.
2. Полилов, А.А. Новые виды позднеэоценовых жуков-перистокрылок из ровенского и балтийского янтарей / А.А. Полилов, Е.Э. Перковский // Палеонтологический журнал. — 2004. — Т. 38, № 6. — С. 73–77. [Paleontological Journal. — 2004. — Vol. 38, № 6. — P. 664–668.]
3. Полилов, А.А. Анатомия жуков-перистокрылок *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum* / А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2005. — Т. 84, № 2. — P. 181–189. [Entomological review. — 2005. — Vol. 85, № 5. — P. 467–475.]
4. Полилов, А.А. Анатомия мельчайших жесткокрылых — жуков-перокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera, Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых / А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2008. — Т. 87, № 2. — С. 181–188. [Entomological review. — 2008. — Vol. 88, № 1. — P. 26–33.]
5. Polilov, A.A. Miniaturization effects in larvae and adults of *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae), one of the smallest free-living insects / A.A. Polilov, R.G. Beutel // Arthropod Structure and Development. — 2009. — Vol. 38, № 3. — P. 247–270.
6. Polilov, A.A. Developmental stages of the hooded beetle *Sericoderus lateralis* (Coleoptera: Corylophidae) with comments on the phylogenetic position and effects of miniaturization / A.A. Polilov, R.G. Beutel // Arthropod Structure and Development. — 2010. — Vol. 39, № 1. — P. 52–69.
7. Полилов, А.А. Мускулатура грудных сегментов *Sericoderus lateralis* (Coleoptera, Corylophidae): эффект миниатюризации и дегенерация крыловых мышц, связанная с развитием половой системы / А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2011. — Т. 90, № 6. — С. 698–705. [Entomological Review. — 2011. — Vol. 91, № 6. — P. 735–742.]
8. Polilov, A.A. The smallest insects evolve anucleate neurons / A.A. Polilov // Arthropod Structure and Development. — 2012. — Vol. 41, № 1. — P. 27–32.
9. Макарова, А.А. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией: I. Мельчайшие жесткокрылые — жуки-перокрылки (Coleoptera: Ptiliidae) / А.А. Макарова, А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2013. — Т. 92, № 5. — С. 523–533. [Entomological review. — 2013. — Vol. 93, № 6. — P. 703–713.]
10. Макарова, А.А. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией: II. Мельчайшие перепончатокрылые (Hymenoptera, Mymaridae, Trichogrammatidae) / А.А. Макарова, А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2013. — Т. 92, № 6. — С. 695–706. [Entomological review. — 2013. — Vol. 93, № 6. — P. 714–724.]
11. Schneeberg, K. The adult head morphology of the hessian fly *Mayetiola destructor* (Diptera, Cecidomyiidae) / K. Schneeberg, A. Polilov, M.O. Harris, R.G. Beutel // Journal of Morphology. — 2013. — Vol. 274, № 10. — P. 1299–1311.
12. Yavorskaya, M. Unique rostrate larvae and basidiomycophagy in the beetle family Corylophidae / M. Yavorskaya, A.A. Polilov, R.A.B. Leschen, R.G. Beutel // Arthropod structure and development. — 2014. — Vol. 43, № 2. — P. 1–10.

Главы в коллективных монографиях

13. Полилов, А.А. Семейство Ptiliidae — Перокрылки Ptiliidae / А.А. Полилов // Насекомые Лазовского заповедника. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 114–116.

14. Полилов, А.А. Семейство Ptiliidae — Перокрылки, перистокрылки / А.А. Полилов, А.Р. Бибин, Н.Б. Никитский // Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) республики Адыгея / под ред. А.С. Замотайлова и Н.Б. Никитского; отв. ред. М.И. Шаповалов. — Майкоп: Изд-во Адыгейского государственного университета, 2010. — С. 71–73. — (Конспекты фауны Адыгеи; 1).

Статьи в сборниках и журналах, не входящих в список ВАК

15. Полилов, А.А. Анатомические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых / А.А. Полилов // Zeiss сегодня. — 2004. — № 25. — С. 2.
16. Polilov, A.A. An introduction to the Ptiliidae (Coleoptera) of the Caucasian reserve with the description of new and little known species / A. Polilov, A. Bibin // Russian Entomological Journal. — 2004. — Vol. 13, № 3. — P. 1–5.
17. Полилов, А.А. Анатомия жуков-перистокрылок и миниатюризация насекомых / А.А. Полилов // Микроскопические исследования: Сборник научно-практических статей специалистов МГУ им. М.В. Ломоносова: К 250-летию Московского Государственного Университета. — М.: МГУ, 2005. — С. 7–12.
18. Полилов, А.А. Морфологические особенности Мумариде, связанные с миниатюризацией / А.А. Полилов // Исследования по перепончатокрылым насекомым. Сборник научных работ. — М.: КМК, 2007. — С. 50–64.
19. Полилов, А.А. Введение в фауну жуков-перокрылок (Coleoptera: Ptiliidae) Приморского края с описанием трех новых родов, новых и малоизученных видов / А.А. Полилов // Russian Entomological Journal. — Vol. 17, № 2. — С. 1–28.

Материалы и тезисы конференций

20. Полилов, А.А. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых / А.А. Полилов // Тезисы докладов XI международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004». — М.: МГУ, 2004. — С. 126–127.
21. Полилов, А.А. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых / А.А. Полилов // Вестник молодых ученых: Выпуск I: Сборник лучших докладов XI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004». — М.: Гарт, 2004. — С. 30–35.
22. Полилов, А.А. Пределы миниатюризации насекомых / А.А. Полилов // «Ломоносов-2005»: XII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология»: 12–15 апреля, Москва, МГУ, Биологический факультет: Тезисы докладов. — М.: МАКС Пресс, 2005. — С. 178–179.
23. Полилов, А.А. Объемы внутренних органов и пределы миниатюризации насекомых / А.А. Полилов // «Ломоносов-2006»: XIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология»: 12–15 апреля, Москва, МГУ, Биологический факультет: Тезисы докладов. — М.: МАКС Пресс, 2006. — С. 181–182.
24. Polilov, A.A. Limits to insects miniaturization by the example of the smallest Coleoptera / A.A. Polilov // VIII-th European Congress of Entomology, Izmir, Turkey, September 17–22, 2006: Supplementary abstract book. — 2006. — P. 15.
25. Полилов, А.А. Морфологические особенности Мумариде, связанные с миниатюризацией / А.А. Полилов // Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым: Россия, Москва, 26–29 сентября 2006 г.: Программа и тезисы докладов. — М.: МГУ, 2006. — С. 69.
26. Полилов, А.А. Пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых / А.А. Полилов // Проблемы и перспективы общей энтомологии: Тезисы докладов XIII съезда РЭО, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. — Краснодар: Типография КубГАУ, 2007. — С. 281.
27. Polilov, A. Volume of organs and limits to insect miniaturization / A. Polilov // Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft vom 19–22 September 2008 in Jena: Abstracts. — Jena: FSU Jena, 2008. — P. 162.

28. Полилов, А.А. Изменение относительного объема органов в ходе постнатального развития одного из мельчайших насекомых — *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых / А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. — Ставрополь: АГРУС, 2009. — Вып. 5: Материалы II Международной научно-практической интернет-конференции «Актуальные вопросы энтомологии» (г. Ставрополь, 1 марта 2009 г.) / Ставропольский государственный аграрный университет. — С. 25–29.
29. Polilov, A.A. How many neurons does the smallest winged insect *Megaphragma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) have? / A.A. Polilov // XI-th European congress of entomology, 22–27 August 2010, Budapest, Hungary: Programme and book of abstracts. — Budapest, 2010. — P. 189.
30. Polilov, A.A. Anatomy of *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae), one of the smallest free-living insects and limits to insects miniaturization / A.A. Polilov, R.G. Beutel // XI-th European congress of entomology, 22–27 August 2010, Budapest, Hungary: Programme and book of abstracts. — Budapest, 2010. — P. 70.
31. Makarova, A.A. The peculiarities of the structure and ultrastructure of the brain of the smallest insects (Coleoptera: Ptiliidae; Hymenoptera: Mymaridae) as a result of miniaturization / A.A. Makarova, A.A. Polilov // XI-th European congress of entomology, 22–27 August 2010, Budapest, Hungary: Programme and book of abstracts. — Budapest, 2010. — P. 189.
32. Полилов, А.А. Сколько нейронов у *Megaphragma mymaripenne* Timberlake (Hymenoptera: Trichogrammatidae)? Явление лизиса тел нейронов на имагинальной стадии / А.А. Полилов // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, Санкт-Петербург, сентябрь 2010: Программа и тезисы докладов. — СПб.: Зоологический институт РАН, 2010. — С. 112.
33. Макарова, А.А. Связанные с миниатюризацией особенности строения и ультраструктурной организации головного мозга *Anaphes flavipes* Foerster (Hymenoptera: Mymaridae) / А.А. Макарова, А.А. Полилов // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, Санкт-Петербург, сентябрь 2010: Программа и тезисы докладов. — СПб.: Зоологический институт РАН, 2010. — С. 94.
34. Полилов, А.А. Строение центральной нервной системы *Sericoderus lateral*is (Coleoptera: Corylophidae) / А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. — Ставрополь: АГРУС, 2010. — Вып. 6: Материалы III Международной научно-практической интернет-конференции / Ставропольский государственный аграрный университет. — С. 11–13.
35. Полилов, А.А. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией / А.А. Полилов // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке»: Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. — СПб.: Издательство СПбГУ, 2011. — С. 129.
36. Макарова, А.А. Особенности строения и ультраструктуры центральной нервной системы мельчайших насекомых / А.А. Макарова, А.А. Полилов // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке»: Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. — СПб.: Издательство СПбГУ, 2011. — С. 96.
37. Polilov, A.A. Neurons of the smallest insects lack a nucleus / A.A. Polilov // Second International Congress of Invertebrate Morphology, Boston, Harvard University, 20–23 June 2011. — Boston: Harvard University, 2011. — P. 124.
38. Полилов, А.А. Вертикальное распределение жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) в муссонном тропическом лесу национального парка Кат Тиен (Ю. Вьетнам) в начале влажного сезона / А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. — Ставрополь: Ставропольское издательство «Параграф», 2011. — Вып. 7: Материалы IV Международной научно-практической интернет-конференции (20 марта 2011 г.). — С. 126–129.
39. Полилов, А.А. За пределами миниатюризации: загадки строения мельчайшего летающего насекомого *Megaphragma mymaripenne* Timberlake (Hymenoptera, Trichogrammatidae) /

А.А. Полилов // XIV съезд Русского энтомологического общества: Россия, Санкт-Петербург, 27 августа — 1 сентября 2012 г.: Материалы съезда. — СПб.: Галаника, 2012. — С. 349.

40. Макарова, А.А. Особенности строения и ультраструктуры центральной нервной системы личиночной и имагинальной стадий *Liposcelis* sp. (Psocoptera, Liposcelididae) / А.А. Макарова, А.А. Полилов // XIV съезд Русского энтомологического общества: Россия, Санкт-Петербург, 27 августа — 1 сентября 2012 г.: Материалы съезда. — СПб.: Галаника, 2012. — С. 226.
41. Макарова, А.А. Пределы миниатюризации зрительной системы насекомых / А.А. Макарова, А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. — Ставрополь: Ставропольское издательство «Параграф», 2013. — Вып. 9: Метриалы V Международ. научно-практической инетернет-конференции. — С. 20–23.
42. Polilov, A.A. Array tomography vs. confocal microscopy for studying the nervous system of the smallest insect / A.A. Polilov, E.V. Vortsepneva // Proceedings of Microscopy Conference: August 25–30, 2013, University of Regensburg, Regensburg/Germany. — Regensburg: University of Regensburg, 2013. — P. 272–273.
43. Полилов, А.А. Число клеток в теле одного из мельчайших насекомых — *Megaphragma mumaripenne* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) / А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского Энтомологического Общества. — Ставрополь: Ставропольское издательство «Параграф», 2014. — Вып. 10. — С. 27–29.
44. Яворская, М.И. Стабильность мускулатуры головы при миниатюризации на примере *Sericoderus lateral*is (Coleoptera: Corylophidae) / М.И. Яворская, А.А. Полилов // Труды Ставропольского отделения Русского Энтомологического Общества. — Ставрополь: Ставропольское издательство «Параграф», 2014. — Вып. 10. — С. 30–34.

Статьи в печати

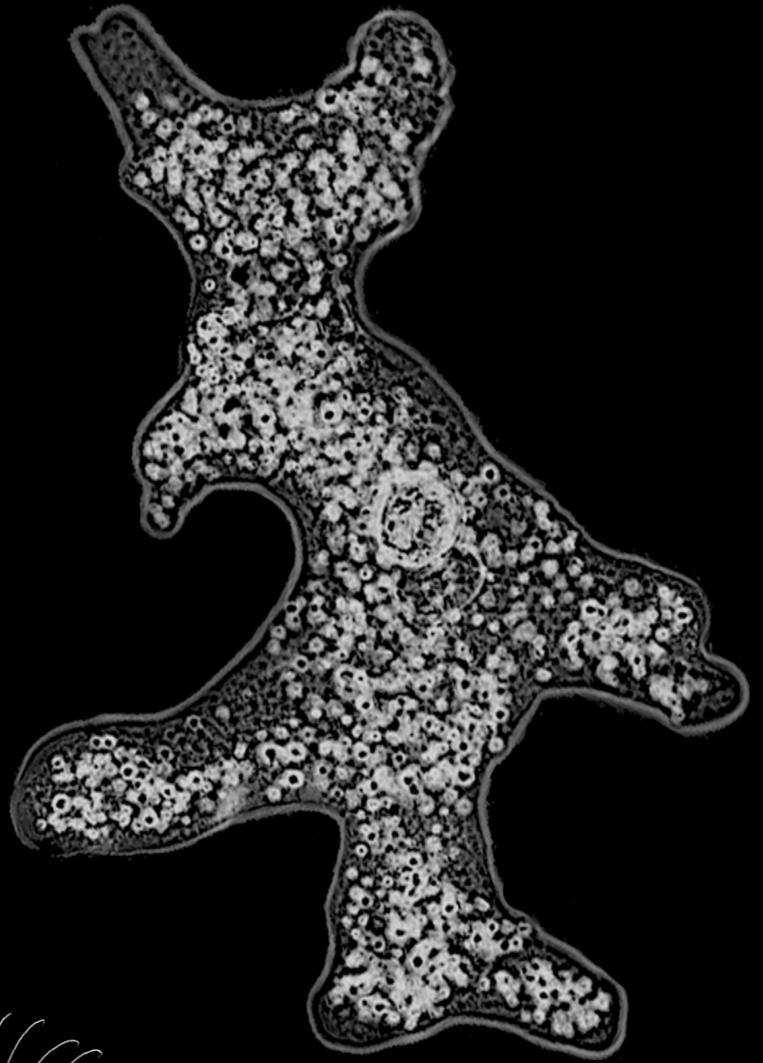
45. Polilov, A.A. Small is Beautiful: Features of the Smallest Insects and Limits to Miniaturization / A.A. Polilov // Annual Review of Entomology. — 2014. — Vol. 60. — (В печати).
46. Makarova, A.A. Comparative morphological analysis of compound eye miniaturization in minute Hymenoptera / A.A. Makarova, A.A. Polilov, S. Fisher // Arthropod structure and development. — 2014. — (В печати).
47. Frantsevich, L. Lehr's fields of campaniform sensilla in beetles (Coleoptera): functional morphology. II. Wing reduction and the sensory field / L. Frantsevich, S. Gorb, V. Radchenko, D. Gladun, A. Polilov, L. Cherney, V. Browdy, M. Kovalev // Arthropod structure and development. — 2014. — (В печати).
48. Frantsevich, L. Lehr's fields of campaniform sensilla in beetles (Coleoptera): functional morphology. I. General part and allometry / L. Frantsevich, S. Gorb, V. Radchenko, D. Gladun, A. Polilov // Arthropod structure and development. — 2014. — (В печати).
49. Яворская, М.И. Функциональная морфология ротового аппарата *Sericoderus lateral*is (Coleoptera, Corylophidae) и ее особенности, связанные с миниатюризацией / М.И. Яворская, А.А. Полилов // Зоологический журнал. — 2014. — (В печати).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен и благодарен своим учителям, научному руководителю и консультанту профессору Р.Д. Жантиеву и профессору С.Ю. Чайке; коллективу межкафедральной лаборатории электронной микроскопии за постоянную техническую поддержку; Е.Л. Мокфорду (E.L. Mockford), Р.Г. Бойтелю (R.G. Beutel), В.В. Гребенникову за предоставленный материал; а также Е.В. Ворцепневой, К.А. Маликову, А.А. Макаровой, Ю.М. Марусику, П.Н. Петрову и В.С. Полиловой.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ (МК-558.2010.4, МК-375.2012.4), РФФИ (07-04-00483, 10-04-00457, 11-04-00496, 13-04-00357) и фонда Александра фон Гумбольдта (1128047).

Рисунок на обложке — соотношение размеров мельчайших насекомых и одноклеточных животных (*Nanosella* sp., *Dicopomorpha echmepterygis*, *Megaphragma tymaripenne*, *Amoeba proteus*, *Paramecium caudatum*).



200 μ m