

Морфологические особенности Мymaridae, связанные с миниатюризацией

Miniaturization-related structural features of Mymaridae

А.А. Полилов

A.A. Polilov

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия; apolilov@mail.ru
M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia;
apolilov@mail.ru

Изучено наружное и внутреннее строение мельчайших насекомых — представителей семейства Мymaridae, включая *Dicopomorpha echmepterygis*, с использованием оптической и электронной микроскопии. Выделены особенности строения микронасекомых, связанные с миниатюризацией. Впервые изменение относительного объема органов при уменьшении размеров тела проанализировано с применением трехмерного компьютерного моделирования. Показано, что при миниатюризации скелет и выделительная система изменяются изометрически. Мускулатура, нервная, пищеварительная и половая системы демонстрируют увеличение относительного объема. Выделены возможные факторы, лимитирующие уменьшение размеров тела насекомых. Основной из них — объем нервной системы, ограниченный размером и числом нейронов.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Hymenoptera, Mymaridae, миниатюризация, морфология, анатомия, *Dicopomorpha echmepterygis*, пределы миниатюризации насекомых.

External and internal structure of Mymaridae (including the smallest insect — *Dicopomorpha echmepterygis*) is studied with light and electron microscopy. Structural features related to miniaturization are listed. For the first time, internal structure is analyzed using 3D computer models, thus allowing detection of the changes in organ volume during the process of size diminution. It is shown that the excretory system and the skeleton change isometrically, and the other systems allometrically. Relative volumes of the muscular, nervous, digestive and reproductive systems in-

crease. Possible limiting factors of further diminution of the body size in the Mymaridae are outlined. The most important is the size of the nervous system, restricted by the number and size of nerve cells.

KEYWORDS: Hymenoptera, Mymaridae, miniaturization, morphology, anatomy, *Dicopomorpha echmepterygis*, limits of insect miniaturization.

Миниатюризация — одно из основных направлений эволюции насекомых (Четвериков, 1915). В результате миниатюризации многие насекомые по размерам становятся сравнимы с одноклеточными организмами, а некоторые — даже существенно меньше (рис. 1). Мельчайшее насекомое — мимарид *Dicopomorpha echmepterygis* Mockford имеет длину всего 140 мкм. Структурные изменения, связанные с миниатюризацией, подробно описаны для многих позвоночных (Hanken, 1983, 1985, 1993; Шмидт-Ниельсен, 1987; Hanken, Wake, 1993) и некоторых насекомых (Rensch, 1948; Городков, 1984; Beutel, Haas, 1998; Grebennikov, Beutel, 2002; Полилов, 2004а, б, 2005а, б; Beutel et al., 2005), а для перепончатокрылых известны

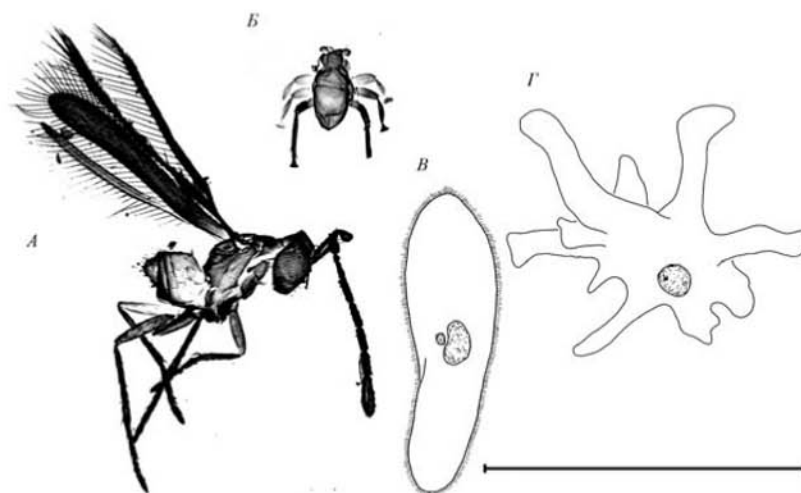


Рис. 1. Соотношение размеров мельчайших насекомых и одноклеточных организмов (ориг.): А — *Anaphes* sp., Б — *Dicopomorpha echmepterygis*, самец, В — *Paramecium caudatum*, Г — *Amoeba* sp.; масштаб — 0.5 мм.

только закономерности преобразования жилкования (Расницын, 1969; Danforth, 1989). По этой причине строение Мумариде представляет большой интерес для изучения вопросов миниатюризации животных.

Мумариде, как наездники-яйцееды, привлекали внимание исследователей, но вопросы морфологии и особенно анатомии мумарид в литературе отражены недостаточно. Подробно наружное строение описано только в одной работе (Debauche, 1948). Кратко строение Мумариде представлено в ряде крупных работ по систематике (Никольская, 1952; Schauff, 1984; Noyes, Valentine, 1989a; Huber, 1997) и биологии отдельных представителей семейства (Sahad, 1982). Строение личинок также слабо изучено (Balduf, 1928; Bakkendorf, 1934; Jackson, 1961). Внутреннее строение имаго не изучено, имеется лишь несколько частных работ о строении половой системы (King, Copland, 1969; Jackson, 1969; Viggiani, 1988). Внутреннее строение личинок описано в ряде работ (Balduf, 1928; Bakkendorf, 1934; Иванова-Казас, 1961; Jackson, 1961). Наружное строение мельчайшего насекомого — самца *Dicopomorpha echmepterygis* известно только по краткому описанию вида (Mockford, 1997) и небольшой научно-популярной статье (Huber, Landry, 1999). Внутреннее строение *D. echmepterygis* не исследовано.

Согласно современным данным по систематике и филогении Hymenoptera, Мумариде относятся к надсемейству Chalcidoidea (Никольская, 1952; Gibson, 1986; Лелей, 1995; Gibson et al., 1999), поэтому для интерпретации результатов мы будем сравнивать строение Мумариде с литературными данными по другим Chalcidoidea. Обобщающих работ о строении Chalcidoidea немного. Сравнительная морфология имаго разных семейств Chalcidoidea описана в ряде работ (Никольская, 1952; Расницын, 1980; Gibson, 1985, 1986, 1999; Noyes, Valentine, 1989b). Строение личинок различных Chalcidoidea представлено в работах, посвященных развитию и биологии отдельных видов надсемейства (Hanna, 1934; Иванова-Казас, 1954, 1956, 1961; Саакян-Баранова, Музафаров, 1972). Наиболее полно наружное и внутреннее строение хальцид описано на примере *Proconura* (= *Euchalcidia*) *caryobori* (Hanna) (Chalcididae; Hanna, 1934, 1935). Из других семейств Chalcidoidea подробно описано строение Eurytomidae (James, 1926) и Torymidae (Bucher, 1948).

Материалом для работы послужили имаго *Anaphes* sp., *Mymar* sp., собранные методом воздушного кошения в Московской области в 2005 г., и имаго *Dicopomorpha echmepterygis*, предоставленные Е.Л. Мокфордом. Личинки Мумариде, в связи с паразитическим образом жизни, крайне упрощены, и их строение описано в литературе, поэтому мы не проводили их специального изучения. Для сравнения были использованы литературные данные.

Для изучения наружного строения собранный материал был фиксирован в 70-процентном этиловом спирте. Исследование морфологии было проведено в три этапа: изучение общего плана наружного строения с использованием стереоскопического микроскопа, изучение наружного строения с использованием просвечивающего микроскопа, изучение деталей строения с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Для изучения анатомии материал фиксировали в растворе глицеронового альдегида, затем дополнительно фиксировали и контрастировали однопроцентным раствором осмиевой кислоты, обезживали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, и затем заключали в заливочную среду Эпон 812.

Внутреннее строение изучали в несколько этапов. Вначале, на пиромитоме были сделаны серии продольных и поперечных полутонких срезов толщиной 1–2 мкм. После окраски гистологическими красителями (азур и эозин) срезы заключали в эпоксидную смолу. Полученные постоянные препараты исследовали под световым микроскопом. По сериям срезов проводили трехмерную реконструкцию с использованием программы Reconstruct (Fiala, 2005). Детали внутреннего строения изучали на ультратонких срезах, контрастированных уранилацетатом и цитратом свинца, с использованием трансмиссионного электронного микроскопа (JEM-100B).

Результаты и обсуждение

У Мумариде было выявлено более 35 особенностей, связанных с миниатюризацией, которые были классифицированы по следующей системе. Все структурные преобразования делятся на три группы: модификации, редукции и новообразования.

Перед рассмотрением морфологических особенностей мимарид необходимо выделить **три ступени миниатюризации**. Первая определяется сохранением всех основных жизненных функций, она свойственна свободноживущим организмам. Вторая характеризуется потерей функций на одной из стадий жизненного цикла, она свойственна большинству *Mymaridae* (так как личинки многих яйцеядов лишены движения, зрения и обоняния). И третья, которая характеризуется потерей функций на всех стадиях жизненного цикла (самец *Dicopomorpha echmepterygis* лишен полета, питания, зрения).

Изученные представители *Anaphes* sp. и *Mymar* sp. относятся ко второй ступени миниатюризации и имеют следующие морфологические особенности, характерные и для большинства других мимарид.

Модификации. Имаго и личинки: редукция мускулатуры кишечника. Имаго: редукция фронтотрипеального шва, сокращение числа омматидиев, члеников антенн, члеников максиллярных и лабиальных щупиков, уменьшение числа сенсилл на антеннах и щупиках, мезоплебра не разделена на эпистерн и эпимер, сокращение числа жилок в крыле, уменьшение числа видимых стернитов и тергитов брюшка; редукция парамер, кутикула со слабо разделенной прокутикулой, слияние брюшных ганглиев в единый синганглий, слияние нейросекреторных желез с ЦНС, сокращение числа мальпигиевых сосудов, редукция сердца, практически полное вытеснение гемолимфы паренхимоподобным жировым телом, упрощение трахейной системы, слияние среднегрудного и заднегрудного ганглиев, смещение брюшного синганглия на латеральную сторону, уменьшение размеров одного из семенников. Личинка: слабо выраженная или не выраженная сегментация, редукция нервной и мышечной систем (Bakkendorf, 1934).

Редукции. Личинка: отсутствие антенн, максилл и склеритов, отсутствие мальпигиевых сосудов, сердца и кровеносных сосудов, трахейной системы.

Новообразования. Имаго. 1) Система мембранозных складок на голове. Эта система представлена хорошо развитыми фронтальными и медиальными швами, имеющими вид мембранозной складки (рис. 2). Возможно, они участвуют в выходе имаго из яйца хозяина (Noyes, Valentine, 1989a). 2) Птилоптерия (узкая крыловая пластинка, часто не достигающая до основания крыла, с бахромой из длинных щетинок по переднему и заднему краю). Личинка: С-образная личинка с вытянутой вершиной брюшка и длинными хетами (Bakkendorf, 1934).

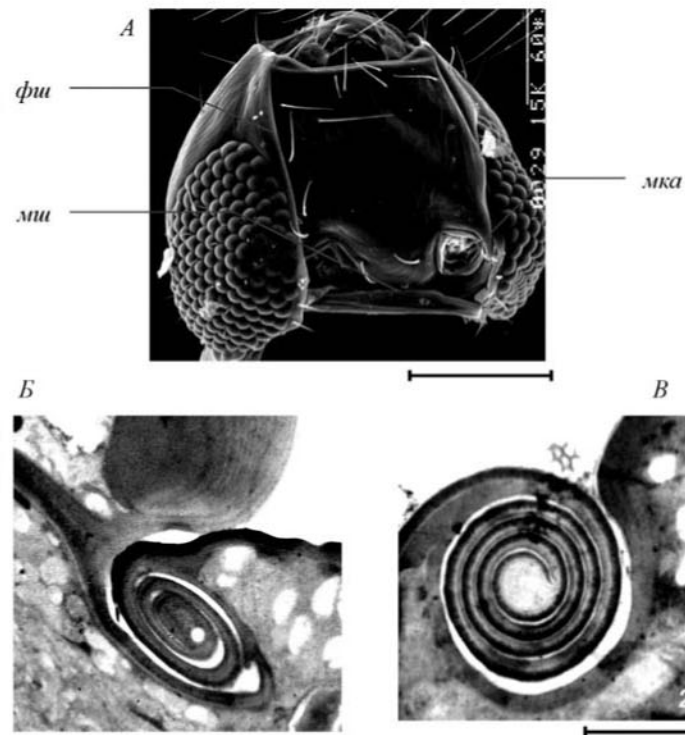


Рис. 2. Система швов головной капсулы мимарида *Anaphes* sp.: А — голова, вид сверху, СЭМ; Б — фронтальный шов, поперечный срез, ТЭМ; В — медиальный шов, поперечный срез, ТЭМ; масштаб: А — 100 мкм, Б–В — 2 мкм. Обозначения: мка — место крепления антенны, мш — медиальный шов, фш — фронтальный шов.

Самец *Dicopomorpha echmepterygis*, пример третьей ступени миниатюризации, имеет очень необычное строение (рис. 3, 4). Головная капсула, лишенная швов, несет одночлениковые антенны, на которых имеется по одной щетинке и продольной складке, возможно, гомологичной сенсориуму других мимарид. Ротовой аппарат, глаза, глазки отсутствуют. Грудной отдел представлен узкой переднеспинкой, щитом среднеспинки, не разделенным швами на мезоскутум и мезоскутеллум, плейритом среднегруды, узкой заднеспинкой и хорошо развитым пропододеумом, несущим пару дыхалец; стернальная часть слабо склеротизована (Mockford, 1997). Крылья

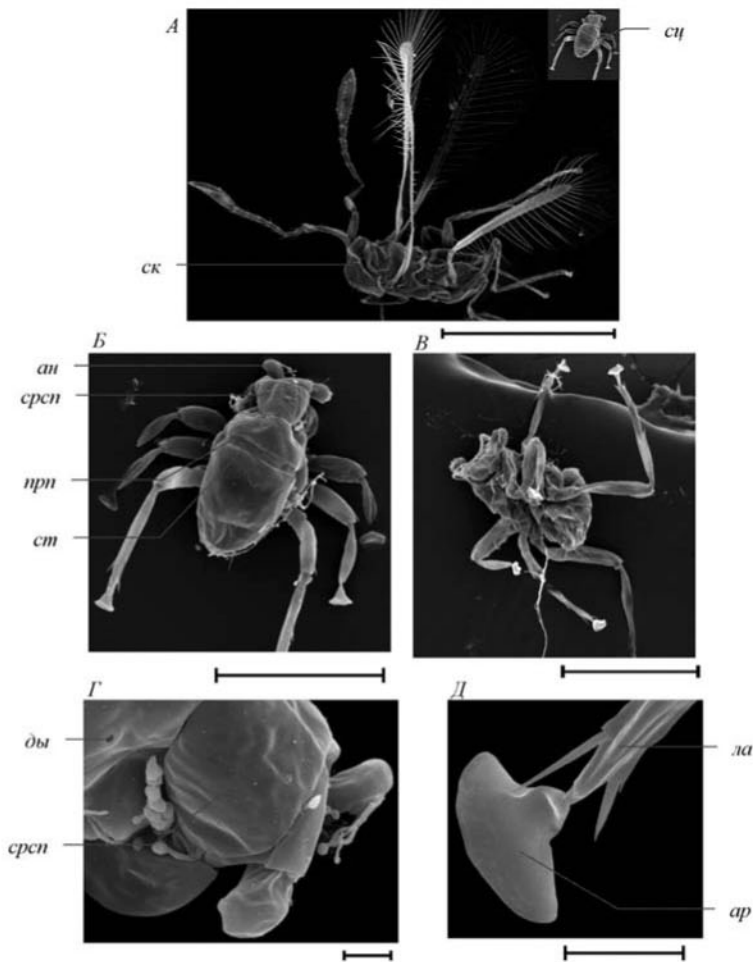


Рис. 3. Строение мимарида *Dicopomorpha echmepterygis*, СЭМ: А — самка и самец, Б — самец, вид сверху; В — самец, вид снизу; Г — самец, грудной отдел, вид сверху; Д — нога самца; масштаб: А — 500 мкм, Б–В — 100 мкм, Г–Д — 10 мкм. Обозначения: ан — антенна, ар — аролий, бр — брюшко, ды — дыхальце, ла — лапка, прп — пропodeум, ск — самка, ст — стебелек, сц — самец.

отсутствуют. Ноги состоят из тазика, одночленикового вертлуга, бедра, голени, членики лапки редуцируются и сливаются с голенью, предлапка представлена только аролием. Стебелек выражен слабо. Брюшко состоит из четырех слабо различимых сегментов.

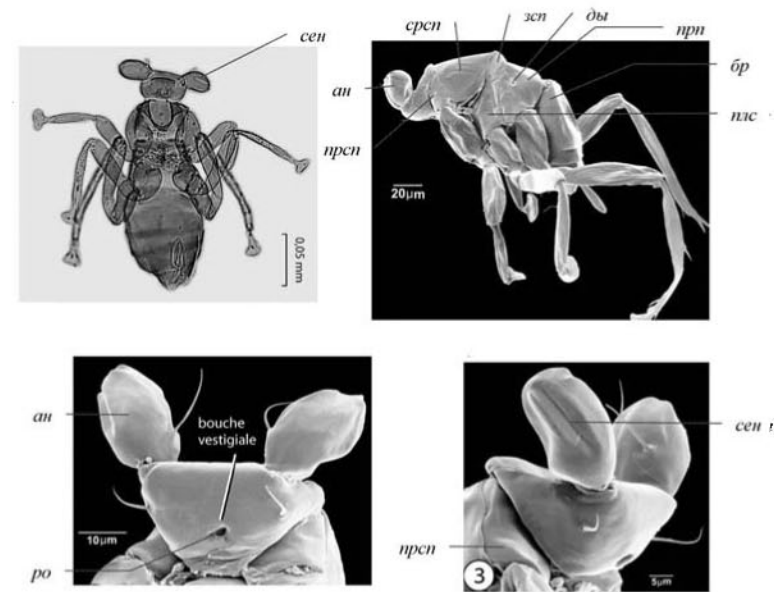


Рис. 4. Строение самца *Dicopomorpha echmepterygis* (по: Huber, Landry, 1999): А — вид снизу; Б–Г — СЭМ; Б — вид сбоку; В — голова, вид снизу; Г — голова, виз сбоку. Обозначения: ан — антенна, бр — брюшко, ды — дыхальце, зс — заднеспинка, плс — плейрит среднегруды, прп — пропodeум, прсп — переднеспинка, ро — ротовое отверстие, сен — сенсориум.

К сожалению, внутреннее строение *D. echmepterygis* исследовать не удалось, поскольку материал, предоставленный Мокфордом, был плохо фиксирован.

При уменьшении размеров тела **относительный объем** органов изменяется по-разному (рис. 5). Скелет и выделительная системы изменяются изометрически, остальные — аллометрически, и их относительный объем увеличивается. Из-за крайне малого диаметра трахей объем дыхательной системы вычислить не удалось, но, учитывая сильную редукцию трахейной системы, можно предположить, что ее относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела.

Распределение структурных особенностей по функциональным системам (таблица 1) и изменение относительного объема органов показывают, что наиболее сильной трансформации

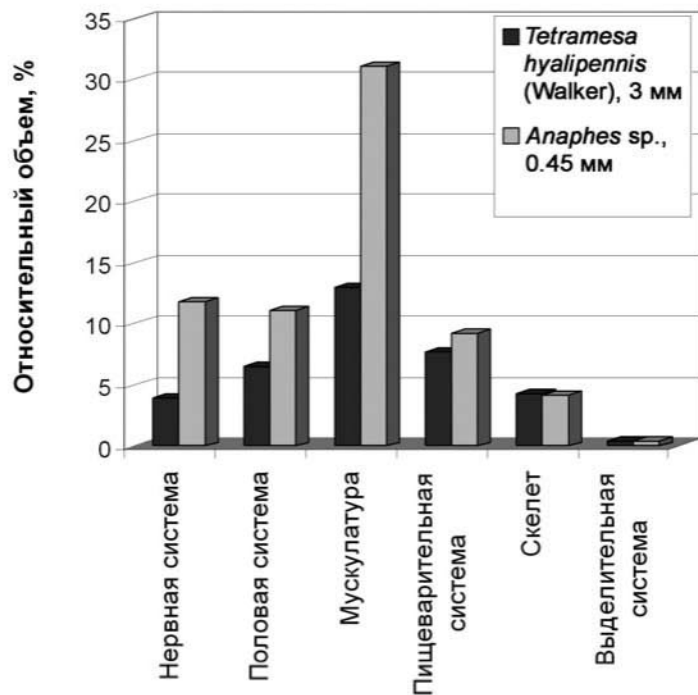


Рис. 5. Изменение относительного объема органов (*Tetramesa* — по результатам трехмерного моделирования по литературным данным (James, 1926)), *Anaphes* — по результатам трехмерной реконструкции по сериям срезов).

Таблица 1. Распределение морфологических особенностей по функциональным системам

Функциональная система органов	Характер перестроек			Сумма
	Модификации	Редукции	Новообразования	
Опорно-двигательная	13	4	2	19
Метаболическая	5	6	0	11
Нервная	7	2	0	9
Половая	1	0	0	1

вследствие уменьшения размеров тела подвержены метаболические системы (пищеварительная, кровеносная и трахейная); наименьшее количество изменений наблюдается в нервной и половой сис-

темах, эти же системы демонстрируют и повышение относительного объема.

Преобразования в метаболических системах можно объяснить повышением эффективности диффузии и возрастающей ролью капиллярных сил при столь мелких размерах. Меньшее количество изменений в нервной и половой системах, а также увеличение их относительного объема, говорит о невозможности их принципиальных перестроек. Поэтому данные о строении этих систем представляют особый интерес при рассмотрении вопроса о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела.

Вопрос о **факторах, ограничивающих минимальные размеры насекомых**, является важным и интересным для общей энтомологии. Гипотезы, выдвинутые нами при изучении мельчайших жесткокрылых (Полилов, 2004а, б, 2005а, б), существенно дополняются результатами изучения строения Mymaridae.

Первая гипотеза касается размеров яйца, которое при уменьшении размера тела у многих насекомых уменьшается непропорционально мало (García-Barros, 1999, 2000, 2002; Полилов, 2004б, 2005а). У Chalcidoidea подобного увеличения относительного размера яйца не наблюдается, поскольку личинка развивается в яйце хозяина, и, благодаря этому, наблюдаются сильная дезэмбрионизация и обеднение яйца желтком (Иванова-Казас, 1961).

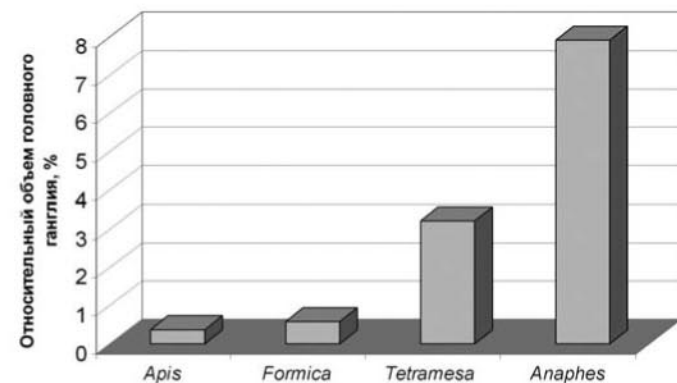


Рис. 6. Относительный объем головного ганглия (*Apis* и *Formica* — по литературным данным; Wigglesworth, 1953).

Вторая гипотеза затрагивает размеры нервной системы. Размер тела нейронов у мимарид — 1–4 мкм, что много меньше, чем у большинства насекомых (Плотникова, 1979; Свидерский, 1980), но сходен с Ptiliidae (Полилов, 2005а) и четырехногими клещами (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Он приближается к абсолютно минимальному значению, ограниченному размером ядра. Несмотря на это, относительный объем нервной системы увеличивается при уменьшении размеров тела (рис. 5) и у мимарид он много выше, чем у других насекомых (рис. 6).

Таким образом, основными факторами, лимитирующими уменьшение размеров тела у перепончатокрылых, являются: размер нервной системы, ограниченный количеством и размером нейронов, а также, возможно, объем мускулатуры.

Благодарности

Автор глубоко признателен Е.Л. Мокфорду (E.L. Mockford) за предоставленный материал, а также А.П. Расницыну за плодотворные консультации.

Список литературы

- Городков К.Б. 1984. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур. 2. Олигомеризация и уменьшение размеров тела // Зоол. журн. Т. 63. № 12. С. 1765–1778.
- Иванова-Казас О.М. 1954. Вопросы эволюции эмбрионального развития у перепончатокрылых (Hymenoptera) // Тр. Всес. энтомолог. об-ва. Т. 44. С. 301–335.
- Иванова-Казас О.М. 1956. Сравнительное изучение эмбрионального развития афидиид (*Aphidius* и *Ephedrus*) // Энтотомол. обозр. Т. 35. № 2. С. 245–261.
- Иванова-Казас О.М. 1961. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л.: Изд-во ЛГУ. 266 с.
- Лелей А.С. 1995. Отряд Hymenoptera — перепончатокрылые. Введение // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 4. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 82–126.
- Никольская М.Н. 1952. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea) // Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР. Т. 44. 565 с.
- Плотникова С.И. 1979. Структурная организация центральной нервной системы насекомых. Л.: Наука. 118 с.
- Полилов А.А. 2004а. Анатомические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Zeiss сегодня. № 25. С. 2.
- Полилов А.А. 2004б. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Вестник молодых ученых. Вып. I. Сб. лучших докладов XI Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». М.: Гарт. С. 41–47.
- Полилов А.А. 2005а. Анатомия жуков-перистокрылок *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum* (Coleoptera: Ptiliidae) // Зоол. журн. Т. 84. № 2. С. 181–189. [English translation: Polilov A.A. 2005. Anatomy of the feather-winged beetles *Acrotrichis montandoni* and *Ptilium myrmecophilum* (Coleoptera, Ptiliidae) // Entomol. Review. Vol. 85. № 5. P. 467–475].
- Полилов А.А. 2005б. Анатомия жуков-перистокрылок и миниатюризация насекомых // Микроскопические исследования. Сб. научно-практ. статей специалистов МГУ им. М.В. Ломоносова. К 250-летию МГУ. С. 7–12.
- Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123. 196 с.
- Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174. 192 с.
- Саакян-Баранова А.А., Музафаров С.С. 1972. Строение, биология и взаимоотношения северного кермеса *Kermococcus quercus* L. (Homoptera, Kermococcidae) и его паразитов (Hymenoptera, Chalcidoidea). II. Гиперпаразиты и отношения северного кермеса и его паразитов // Энтотомол. обозр. Т. 51. № 4. С. 697–715.
- Свидерский В.Л. 1980. Основы нейрофизиологии насекомых. Л.: Наука. 280 с.
- Сильвере А.П., Штейн-Марголина В. 1976. Tetrapodili — четырехногие клещи. Электронномикроскопическая анатомия, проблемы эволюции и взаимоотношения с возбудителями болезней растений. Таллин: Валгус. 165 с.
- Четвериков С.С. 1915. Основной фактор эволюции насекомых // Изв. Мос. энтомолог. об-ва. Т. 1. С. 14–24.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны. М.: Мир. 225 с.

- Bakkendorf O. 1934. Biological investigations on some Danish hymenopterous egg-parasites, especially in homopterous and heteropterous eggs, with taxonomic remarks and descriptions of new species // Ent. Meddel. Bd. 19. S. 1–134.
- Baldus W.V. 1928. Observations on the buffalo tree-hopper *Ceresa bubalus* Fabr. (Membracidae, Homoptera) and the bionomics of an egg parasite, *Polynema striaticorne* Girault (Mymaridae, Hymenoptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 21. No. 3. P. 419–435.
- Beutel R.G., Haas A., 1998. Larval head morphology of *Hydroscapha natans* LeConte 1874 (Coleoptera, Myxophaga, Hydroscaphidae) with special reference to miniaturization // Zoomorphology. Vol. 18. P. 103–116.
- Beutel R.G., Pohl H., Hunefeld F. 2005. Strepsipteran brain and effect of miniaturization (Insecta) // Arthrop. Struct. Devel. Vol. 34. P. 301–313
- Bucher G. 1948. The anatomy of *Monodontomerus dentipes* Boh., an entomophagous chalcid // Canad. J. Res. Vol. 26. P. 230–281.
- Danforth B.D. 1989. The evolution of hymenopteran wings: The importance of size // J. Zool. Vol. 218. No. 2. P. 247–276.
- Debauche H.R. 1948. Etude sur les Mymarommidae et les Mymaridae de la Belgique (Hymenoptera: Chalcidoidea) // Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique. Vol. 108. P. 1–248.
- Fiala J.C. 2005. Reconstruct: a free editor for serial section microscopy // J. Microscopy. Vol. 218. P. 52–61.
- García-Barros E. 1999. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos // Bol. SEA. Vol. 26. P. 657–678.
- García-Barros E. 2000. Body size, egg size, and their interspecific relationship with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 70. P. 251–284.
- García-Barros E. 2002. Taxonomic patterns in the egg to body size allometry of butterflies and skippers (Papilionoidea & Hesperioidea) // Nota Lepid. Vol. 25. No. 2/3. P. 161–175.
- Gibson G.A.P. 1985. Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures // Can. Entomol. Vol. 117. P. 1395–1443.
- Gibson G.A.P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymaromatidae (Hymenoptera: Terebrantes) // Can. Entomol. Vol. 118. P. 205–240.
- Gibson G.A.P. 1999. Sister-group relationship of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) — an alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988) // Zool. Scripta. Vol. 28. P. 125–138.
- Gibson G.A.P., Heraty J.M., Woolley J.B. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea — a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita) // Zool. Scripta. Vol. 28. No. 1–2. P. 87–124.
- Grebennikov V.V., Beutel R.G. 2002. Morphology of the minute larva of *Ptinella tenella*, with special reference to effects of miniaturization and the systematic position of Ptiliidae (Coleoptera: Staphylinoidea) // Arthrop. Struct. Devel. Vol. 31. P. 157–172.
- Hanken J. 1983. Miniaturization and its effect on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia, Plethodontidae): The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution // J. Morphol. Vol. 177. P. 255–268.
- Hanken J. 1985. Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders // Science. Vol. 229. P. 871–874.
- Hanken J. 1993. Adaptation of bone growth to miniaturization of body size // Hall B.K. (ed.). Bone. Vol. 7. Bone Growth. Pt. B. Boca Raton: CRC Press. P. 79–104.
- Hanken J., Wake D.B. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 24. P. 501–519.
- Hanna A.D. 1934. The male and female genitalia and the biology of *Euchalcidia caryobori* Hanna (Hymenoptera, Chalcidinae) // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. Vol. 82. P. 107–136.
- Hanna A.D. 1935. The morphology and anatomy of *Euchalcidia caryobori* Hanna (Hymenoptera-Chalcidinae) // Bull. Soc. Roy. Entomol. Egypte. Vol. 19. P. 326–361.
- Huber J.T. 1997. Review of the genus *Stephanodes* (Hymenoptera: Mymaridae) // Proc. Entomol. Soc. Ontario. Vol. 128. P. 27–63.
- Huber J.T., Landry J.-F. 1999. *Cutio nanissimus incredibilis* // Nouv. Ailes. Bull. Nouv. Assoc. entomol. Amat. Quebec. Vol. 9. No. 3. P. 11.
- Jackson D.J. 1961. Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera, Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae. II. Immature stages and seasonal history with a review of mymarid larvae // Parasitology. Vol. 51. P. 269–294.
- Jackson D.J. 1969. Observation on the female reproductive organs and the poison apparatus of *Caraphractus cinctus* Walker (Hy-

- menoptera: Mymaridae) // J. Linn. Soc. London. Ser. Zool. Vol. 48. P. 59–81.
- James H.C. 1926. The anatomy of a British phytophagous chalcidoid of the genus *Harmolita* (*Isosoma*) // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 75. P. 182.
- King P.E., Copland M.J.W. 1969. The structure of the female reproductive system in the Mymaridae (Chalcidoidea: Hymenoptera) // J. Nat. Hist. Vol. 3. P. 349–365.
- Mockford E.L. 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 90. No. 2. P. 115–120.
- Noyes J.S., Valentine E.W. 1989a. Mymaridae (Insecta: Hymenoptera) — introduction, and review of genera // Fauna New Zealand. Vol. 17. P. 1–95.
- Noyes J.S., Valentine E.W. 1989b. Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera) - introduction, and review of genera in smaller families // Fauna New Zealand. Vol. 18. P. 1–91.
- Rensch B. 1948. Histological change correlated with evolutionary change in body-size // Evolution. Vol. 2. P. 218–230.
- Sahad K.A. 1982. Biology and morphology of *Gonatocerus* sp. (Hymenoptera, Mymaridae), an egg parasitoid of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Homoptera, Deltocephalidae). II Morphology // Kontyu. Vol. 50. No. 3. P. 467–476.
- Schauff M.E. 1984. The Holarctic genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) // Mem. Entomol. Soc. Wash. Vol. 12. P. 1–67.
- Viggiani G. 1988. A preliminary classification of the Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) based on external male genitalic characters // Boll. Lab. Entomol. Agrar. 'Filippo Silvestri' Portici. Vol. 45. P. 141–148.
- Wigglesworth V.B. 1953. The Principles of Insect Physiology. London: Methuen & Co. LTD. 546 p.