

УДК 595.763.31

АНАТОМИЯ МЕЛЬЧАЙШИХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ – ЖУКОВ-ПЕРИСТОКРЫЛОК ТРИБЫ NANOSELLINI (COLEOPTERA, PTILIIDAE) И ПРЕДЕЛЫ МИНИАТЮРИЗАЦИИ НАСЕКОМЫХ

© 2008 г. А. А. Полилов

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119899, Россия
e-mail: apolilov@mail.ru

Поступила в редакцию 17.01.2006 г.

Описано внутреннее строение *Nanosella* sp., *Primorskella* sp. и *Porophilla* sp., изученное по срезам срезов и тотальным препаратам с использованием оптического и трансмиссионного электронного микроскопов. Показаны структурные особенности, связанные с миниатюризацией. Основные из них: отсутствие мышц средней кишки, редукция двух мальпигиевых сосудов, сокращение числа брюшных дыхалец и сильная редукция трахейной системы, отсутствие сердца, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом, сильная олигомеризация и концентрация нервной системы, уменьшение размера и сокращение числа нервных клеток, редукция левого семенника и левого яичника. Впервые внутреннее строение перистокрылок проанализировано с использованием трехмерных компьютерных моделей, что позволило точно показать изменения объема органов при уменьшении размеров. Выделительная и пищеварительная системы изменяются изометрически, остальные – аллометрически. Относительный объем мышечной системы уменьшается, а нервной, половой и скелета – увеличивается. Выделены возможные факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров тела у Ptiliidae: размеры яйца и половой системы, размеры нервной системы, масса скелета.

Триба Nanosellini включает мельчайших жесткокрылых, все представители этого таксона имеют длину менее 1 мм. Самые маленькие из них – *Scydosella musawasensis* (300 мкм длиной), *Vitusella fijiensis* (310 мкм) и виды рода *Nanosella* (300–400 мкм) (Hall, 1999) – являются мельчайшими непаразитическими насекомыми и одними из мельчайших многоклеточных животных. По размерам они сравнимы со многими одноклеточными организмами. Такая важная характеристика как размер тела, особенно предельно малый, во многом определяет морфологию, физиологию и биологию вида. Анатомические особенности, связанные с миниатюризацией, подробно описаны для многих позвоночных, в то время как для насекомых имеются лишь отрывочные сведения (Rensch, 1948; Шмидт-Ниельсен, 1987; Hanken, Wake, 1993; Beutel, Naas, 1998; Grebennikov, Beutel, 2002; Beutel et al., 2005). Поэтому строение мельчайших свободно живущих насекомых представляет большой интерес при обсуждении вопросов миниатюризации животных. Внутреннее строение Nanosellini не изучено, кроме отдельных фактов о строении метэндо-стернита и тенториума (Sorensson, 1997; Hall, 1999).

Данная работа продолжает серию работ автора по изучению строения Ptiliidae и явления миниатюризации насекомых (Полилов 2004, 2004а, 2005, 2005а).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили: *Primorskella* sp. (Россия, Приморский край, о-в Русский, на трутовом грибе, 8.08.2005, сборы автора); *Porophilla* sp. (Россия, Приморский край, Лозовский заповедник, на трутовом грибе, 9.07.2005, сборы автора); *Nanosella* sp. (Австралия, Новый южный Уэльс, Дорриго, 17.06.2003, сборы В.В. Гребенникова).

Сборы автора фиксировали в растворе глутарового альдегида, сборы В.В. Гребенникова – в жидкости Буэна. Затем дополнительно фиксировали и контрастировали 1%-ным раствором осмиевой кислоты, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне и заключали в заливочную среду Эпон 812.

Анатомию изучали в несколько этапов. Вначале на пиромитоме были сделаны серии продольных и поперечных полутонких срезов толщиной 2 мкм. После окраски гистологическими красителями (Азур и Эозин) срезы заключали в эпоксидную смолу. Полученные постоянные препараты исследовали под оптическим просвечивающим микроскопом. По сериям срезов проводили трехмерную реконструкцию с использованием программы Reconstruct. Детали внутреннего строения изучали на ультратонких срезах контрастированных уранилацетатом и цитратом свинца с использованием трансмиссионного электронного

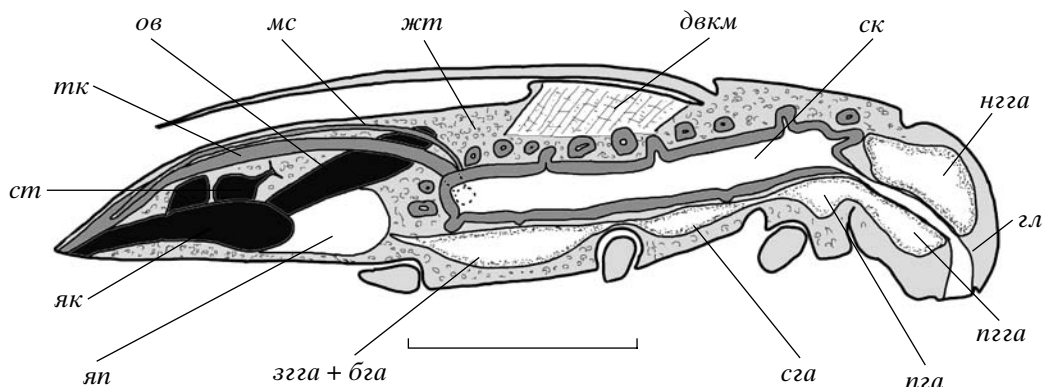


Рис. 1. Схема внутреннего строения *Nanosella* sp., продольный срез. Масштаб 100 мкм.

микроскопа (JEM-100B). Кроме того, некоторые системы органов были исследованы отдельно на тотальных препаратах, окрашенных гистологическими красителями или с использованием системы фазового контраста (Zeiss Axioskop 40).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследовали перистокрылок трех видов — *Nanosella* sp. (380 мкм), *Primorskella* sp. (490 мкм), *Porophila* sp. (630 мкм). Несмотря на различия в размере, их внутреннее строение оказалось сходным и различалось только по размерным характеристикам.

На общем плане внутреннего строения *Nanosellini*, как и других *Ptiliidae* (рис. 1, 2), можно видеть, что медиальную часть полости тела занимает кишечник, большую часть груди занимает мускулатура, пространство между всеми органами заполнено жировым телом, единственная крупная свободная полость — яйцевая полость у самок; нервная система подвержена сильной олигомеризации и концентрации в грудных отделах, половая система занимает значительную часть брюшка, сердце и диафрагмы отсутствуют.

В последующих разделах более подробно рассматриваются отдельные системы органов.

Покровы изученных видов состоят из кутикулы, гиподермы и базальной мембраны. Кутикула *Nanosella* имеет толщину 1–3 мкм. Экзо- и эндокутикула слабо разграничены, имеют ламеллярное строение. Гиподерма 0.5–1.5 мкм, состоит из сильно уплощенных клеток.

Основными элементами эндоскелета имаго жесткокрылых являются тенториум и метэндостернит. Тенториум *Nanosellini* сильно упрощен по сравнению с другими *Ptiliidae*, состоит из основания, корпоротенториума, передних и задних рук (рис. 3А, Б). Верхние руки и ламинотенториум отсутствуют. У некоторых *Nanosellini* задние руки сильно редуцируются, а корпоротенториум

утончается и сливается с головной капсулой (рис. 3Б). Метэндостернит имеет два типа строения, в обоих стебель сильно укорочен, как и у других перокрылок. В первом случае руки метэндостернита хорошо развиты, во втором они сильно укорочены (рис. 3В, 3Г).

Пищеварительный канал подразделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишку, из которых передняя и задняя имеют тонкую кутикулярную выстилку, средняя такой выстилки не имеет. Кишечный канал несколько длиннее тела и образует небольшой изгиб в заднегруди. Из пищеварительных желез у перистокрылок были выявлены только лабиальные слюнные железы.

Передняя кишка подразделяется на глотку и пищевод, зоб и мышечный желудок не развиты. В отличие от *Acrotrichis montandoni* *Nanosellini* не имеют глоточного насоса. Пищевод прямой, его диаметр у *Porophila* sp. 20–25 мкм, *Primorskella* sp. 10–15 мкм и у *Nanosella* sp. 8–12 мкм. Он имеет один слой кольцевых мышц, в отличие от других жуков, у которых есть еще и слой продольных мышц (Crowson, 1981).

Средняя кишка имеет вид трубки с многочисленными короткими дивертикулами, в кардиальном отделе эти дивертикулы несколько длиннее и направлены вперед. Дивертикулы увеличивают площадь всасывающей поверхности и компенсируют редукцию транспортной системы, так как сокращают расстояние от кишечника до других органов. Диаметр средней кишки у *Porophila* sp. 50–65 мкм, *Primorskella* sp. 25–37 мкм, у *Nanosella* sp. 18–28 мкм. Стенка состоит из однослойного эпителия, на поперечном срезе видны 7–12 гомогенных клеток, что гораздо меньше, чем у других насекомых. На всем протяжении средней кишки имеется тонкая однослойная перитрофическая мембрана. Мышцы средней кишки не обнаружены, возможно, передвижение пищи по кишечнику осуществляется за счет соматической мускулатуры. Это отличает *Ptiliidae* от других жуков, у ко-

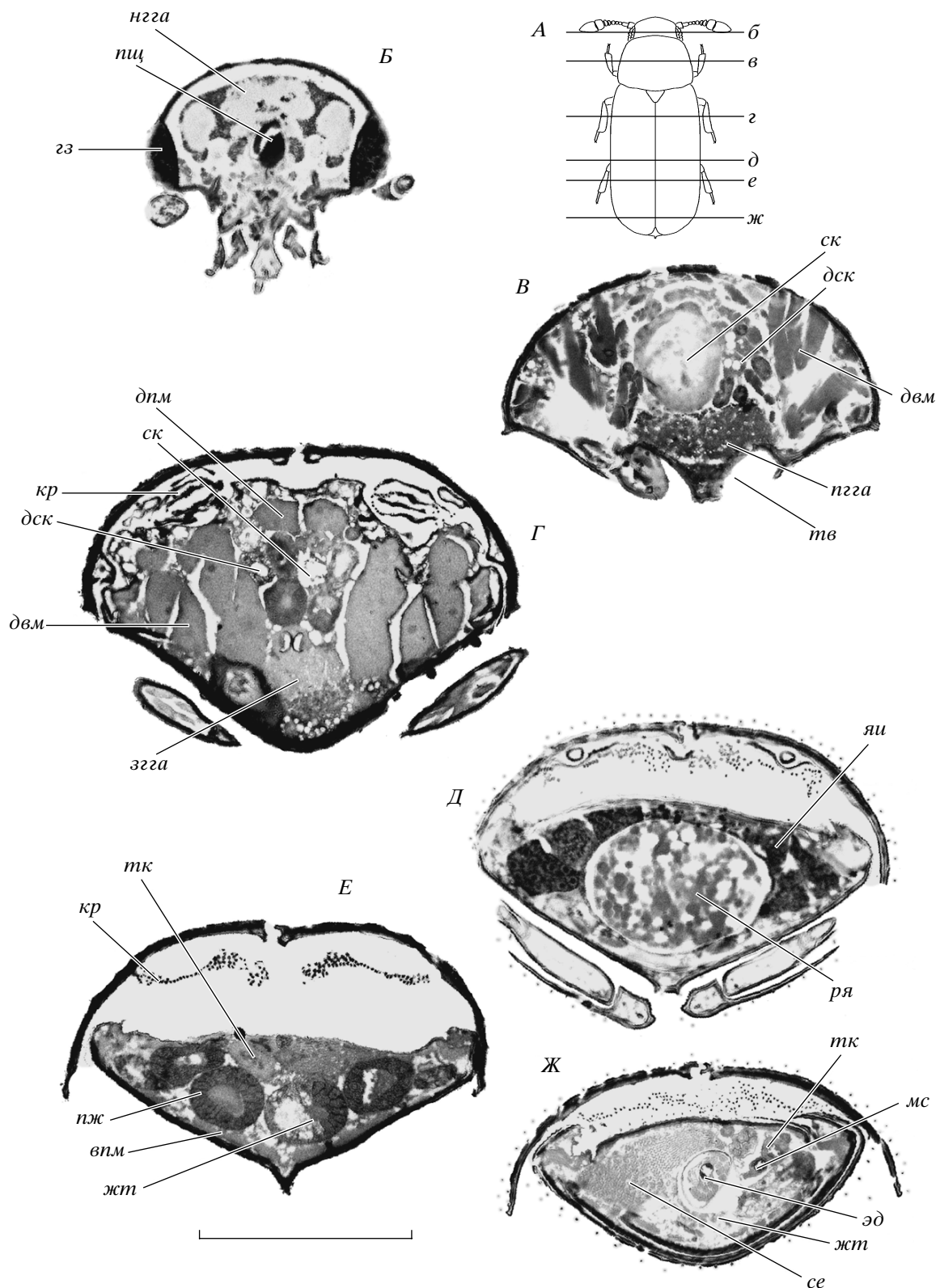


Рис. 2. Внутреннее строение *Porophila* sp.: А – схема срезов (б – плоскость среза Б, в – плоскость среза В, г – плоскость среза Г, д – плоскость среза Д, е – плоскость среза Е, ж – плоскость среза Ж); Б–Г, Е–Ж – поперечные срезы, самец (Б – голова, В – среднегрудь, Г – заднегрудь, Е – основание брюшка, Ж – вершина брюшка); Д – поперечный срез брюшка, самка. Масштаб 100 мкм.

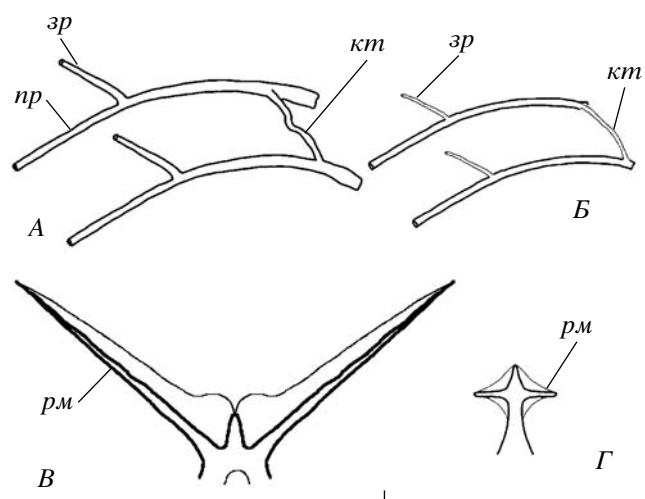


Рис. 3. Внутренние элементы скелета перистокрылок: А, В – *Porophila* sp.; Б, Г – *Nanosella* sp. (А, Б – тенториум; В, Г – метэндостернит). Масштаб 50 мкм.

торых средняя кишка имеет два слоя мышц (Crowson, 1981).

Задняя кишка слабо дифференцируется на тонкую и прямую кишку. Тонкая кишка у *Porophila* sp. имеет диаметр 18–25 мкм, *Primorskella* sp. 16–20 мкм, у *Nanosella* sp. 9–14 мкм; диаметр прямой кишки несколько больше.

На границе между средней и задней кишкой отходят два мальпигиевых сосуда, что отличает Ptiliidae от других Staphylinoidae, у которых их четыре. Мальпигиевы сосуды прямые, идут параллельно задней кишке почти до вершины брюшка. Их диаметр у *Porophila* sp. 6–10 мкм, *Primorskella* sp. 4–7 мкм и у *Nanosella* sp. 4–6.

К тканям внутренней среды у насекомых относят гемолимфу и жировое тело. В связи с крайне малыми размерами у Ptiliidae кровеносная система сильно редуцирована, сердце отсутствует, а гемолимфа занимает малую часть объема полости тела. Такую редукцию можно объяснить мелкими размерами, при которых для транспорта веществ достаточно простой диффузии. Жировое тело у перистокрылок занимает почти все свободные полости тела, вытесняя гемолимфу (рис. 1, 2). Подобная картина наблюдается у многих, особенно мелких, клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976), у которых гемолимфа полностью замещена паренхимной тканью, выполняющей функции жирового тела и гемолимфы. Жировое тело состоит из клеток различной формы, содержащих электронно-прозрачные включения.

В строении трахейной системы Ptiliidae наблюдается сильное упрощение. Имеются только небольшое количество слабо ветвящихся трахей, отходящих от дыхалец. Дыхальца расположены на мембранозном участке между переднегрудью

и среднегрудью, а также на первых 6 (*Nanosella* sp., *Primorskella* sp.) или 7 тергитах (*Porophila* sp.). У некоторых родов (*Garicaphila*, *Mikado*, *Throscidium* и др.) обнаружены дыхальца на первых 8 тергитах (Hall, 1999), как у других Ptiliidae (Полилов, 2004а). Редукция дыхалец не обнаружена у имаго других групп перокрылок, но отмечена у личинок (Grebennikov, Beutel, 2002; Полилов, 2004а, 2005а). Продольные и поперечные стволы, а также воздушные мешки отсутствуют. Упрощение, очевидно, связано с тем, что при таких мелких размерах для транспорта кислорода достаточно простой диффузии. Трахеи имеют типичное для насекомых строение, состоят из гиподермы и интимы, в интимае присутствуют спиральные утолщения – тенидии. Трахеоллы (без тенидиев, заполненные гемолимфой) обнаружить не удалось, возможно, при уменьшении диаметра трахей капиллярные силы делают невозможным трахеоллярный контроль дыхания.

В строении центральной нервной системы (ЦНС) у Nanosellini наблюдается сильная олигомеризация и концентрация ганглиев. Надглоточный ганглий занимает практически весь объем задней половины головы, а у *Nanosella* sp. и *Primorskella* sp. часть тритоцеребрума заходит в переднегрудь (рис. 4); подглоточный практически слит с переднегрудным. Среднегрудной ганглий отдельный, брюшные слиты с заднегрудным. План строения ганглиев Ptiliidae сходен со стандартной схемой. Тела нейронов расположены по периметру, а центральную часть занимает нейропил. Нейропил гомогенный, ядра не выражены. Размер тела нейронов у *Nanosella* sp. 0.8–1.2 мкм, тогда как у *Acrotrichis montandoni* их диаметр составляет 2–4 мкм, а у других насекомых 6–50 мкм (Плотникова, 1979; Свидерский, 1980). Близкие по размеру нейроны (2 мкм) отмечены у других мелких насекомых (Beutel, Naas, 1998; Beutel et al., 2005) и четырехногих клещей (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976). Ядро занимает 80–90% объема тела нейрона. Сравнивая строение нейронов *Primorskella* sp. и *Acrotrichis montandoni* (рис. 5), можно заметить, что изменение объема происходит за счет изменения объема ядра, чему способствует изменение степени компактизации хроматина. Учитывая число ядер на поперечном срезе, средний размер нейронов, объем ганглиев и объем, занимаемый телами нейронов, можно подсчитать приблизительно число нейронов в ганглиях. По таким расчетам, у *Primorskella* sp. в надглоточном ганглии около 2.3×10^4 нейронов, в переднегрудном 4.5×10^3 , в среднегрудном 6×10^3 , синганглии заднегрудного и брюшных 1.3×10^4 . Таким образом, в ЦНС перистокрылок приблизительно 5×10^4 нейронов, что значительно ниже среднего числа нейронов у насекомых (10^5 – 10^6) и принципиально меньше, чем у высших позвоночных (10^{10}).

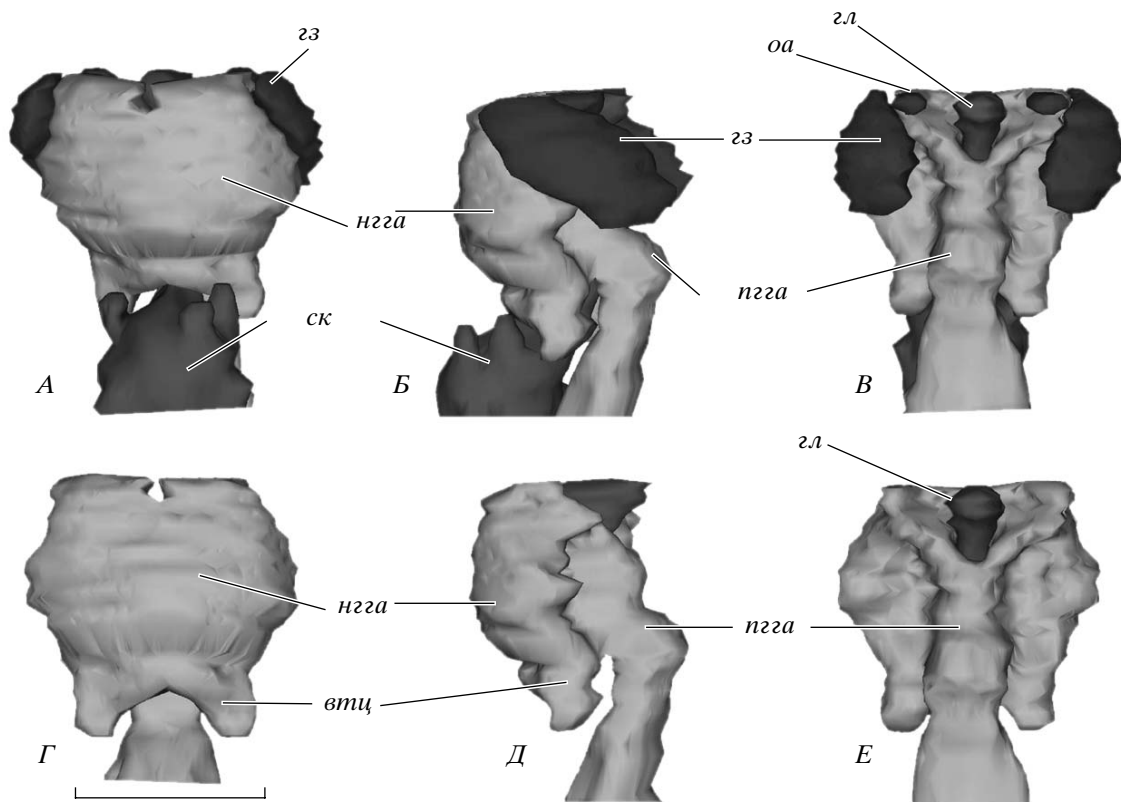


Рис. 4. Головной мозг *Primorskella* sp.: А, Г – вид сверху; Б, Д – вид сбоку; В, Е – вид снизу; трехмерная реконструкция. Масштаб 50 мкм.

(Мандельштам, 1983; Свидерский, 1980). Несмотря на малый размер и небольшое число нейронов, ЦНС занимает относительно большой объем тела. Так, у *Porophila* sp. головной мозг занимает 1/35 объема тела, у *Primorskella* sp. 1/25, у *Nanosella* sp. 1/23, что гораздо больше, чем у других насекомых – например, у *Ditiscus* – 1/4200 объема тела, у *Formica* 1/280, у *Apis* 1/174 (Wigglesworth, 1953).

В связи с крайне малыми размерами исследовать периферическую нервную систему не удалось. Элементы симпатической системы не были выявлены, возможно, они сливаются с ЦНС.

Строение **мышечной системы** перистокрылок, несмотря на малые размеры, соответствует плану, общему для насекомых. Имеются все главные группы мышц: мышцы ротового аппарата; грудные дорсальные и вентральные продольные, дорсовентральные, плейральные, ножные; брюшные дорсальные и вентральные продольные, дорсовентральные; мышцы копулятивного аппарата. Основные отличия заключаются в числе миофибрилл. Крыловая мускулатура хорошо развита и занимает значительную часть груди. Длина саркомера около 4 мкм, что соответствует средней величине для насекомых (Мандельштам, 1983).

Половая система самца состоит из непарного, судя по расположению, правого семенника, семяпровода, придаточных желез и копулятивного аппарата. Последний имеет вид трубки, немного сужающейся к вершине, парамеры отсутствуют. Сперматозоид *Primorskella* sp. 190 мкм, но у некоторых видов Ptiliidae может быть длиннее тела (Dybas L., Dybas H., 1981, 1987; De Marzo, 1992). Половая система самки состоит из непарного (судя по расположению, правого) яичника, яйцевода, семяприемника (сперматеки) и придаточных желез. Яичник состоит из 2–3 телеотрофических овариол. Яйцевод образует расширение – яйцевую камеру, где происходит развитие яйца. Одновременно развивается только одно яйцо (рис. 2Д); готовое к откладке, оно занимает до 1/2 длины тела самки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые внутреннее строение перистокрылок было проанализировано с использованием трехмерных компьютерных моделей, что дало возможность точно определять объемы органов. Подобные модели были построены не только для *Nanosellini*, исследуемых в данной работе, но и для Ptiliidae, изученных ранее. Эти реконструкции позволили провести сравнительный анализ и уточнить

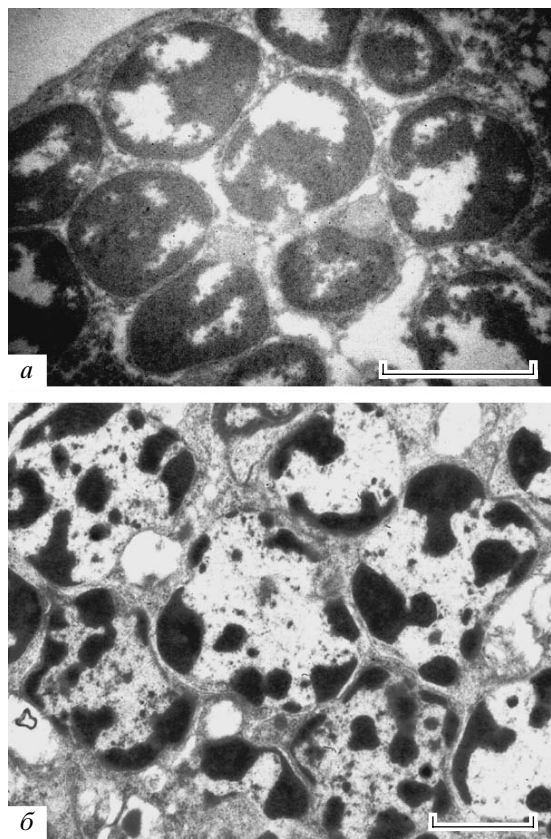


Рис. 5. Строение коркового слоя надглоточного ганглия: *а* – *Nanosella* sp., *б* – *Acrotrichis montandoni*. Масштаб 1 мкм.

ряд количественных показателей во внутреннем строении перокрылок, описанном до использования методов трехмерного моделирования. Так, по уточненным расчетам головной мозг *Acrotrichis montandoni* занимает 1/50 объема тела и содержит 3.4×10^4 нейронов. Данные по объему мозга и количеству нейронов, приведенные в предыдущих работах автора, следует считать ошибочными (Полилов, 2005, 2005а).

При изменении размеров тела объемы органов изменяются по-разному (рис. 6). Выделительная и пищеварительная системы изменяются изометрически, остальные – аллометрически. Относительный объем мышечной массы сильно сокращается при уменьшении размеров тела. Снижение относительного объема, видимо, компенсируется увеличением относительной силы мышц (Городков, 1984). Наиболее интересные изменения наблюдаются в скелете, половой и нервной системе, относительный объем которых растет при уменьшении размеров тела. Относительный объем скелета возрастает, несмотря на то, что при уменьшении размеров тела относительная прочность скелета увеличивается. Это можно объяснить тем, что наружный скелет выполняет

не только опорную функцию, но и защитную, а при уменьшении размеров тела площадь относительной поверхности увеличивается. В связи с крайне малым диаметром трахей объем дыхательной системы вычислить не удалось, но, учитывая сильную редукцию трахейной системы, можно предположить, что ее относительный объем уменьшается при уменьшении размеров тела.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что наиболее сильной трансформации вследствие уменьшения размеров тела подвержены метаболические системы (пищеварительная, кровеносная и трахейная), наименьшее количество изменений наблюдается в нервной и половой системах, 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 их строение наиболее интересно при рассмотрении вопроса о факторах, лимитирующих уменьшение размеров тела.

Существенное увеличение относительного объема половой системы, видимо, объясняется необходимостью обеспечить развитие очень большого яйца (у Ptiliidae одновременно развивается только одно яйцо, и оно занимает до 1/2 длины тела самки). Это подтверждает гипотезу, выдвинутую автором в предыдущих работах, относительно размеров яйца как фактора, лимитирующего уменьшение размеров тела.

Повышение относительного объема нервной системы (рис. 6, 7) показано не только для Ptiliidae, но и для других мелких насекомых (Rensch, 1948; Beutel, Haas, 1998; Beutel et al., 2005). Уменьшение размеров нейронов также описано для многих мелких насекомых и клещей, и у перокрылок размер нейронов приближается к минимуму, ограниченному объемом хроматина. Из этого можно заключить, что предел уменьшения нервной системы, обусловленный размером и числом нейронов, лимитирует минимальные размеры жуков.

Относительный объем скелета, а соответственно, и его масса, также могут лимитировать дальнейшее уменьшение размеров, но, учитывая сложную зависимость массы скелета от размеров тела (при увеличении размеров относительная масса тоже возрастает) и отсутствие точных данных по объему скелета у представителей родственных групп насекомых, этот вопрос требует дальнейшего детального изучения.

Таким образом, данные, полученные при изучении *Nanasellini*, подтверждают гипотезы, выдвинутые при изучении строения других Ptiliidae (Полилов, 2004, 2004а, 2005, 2005а), строения го-

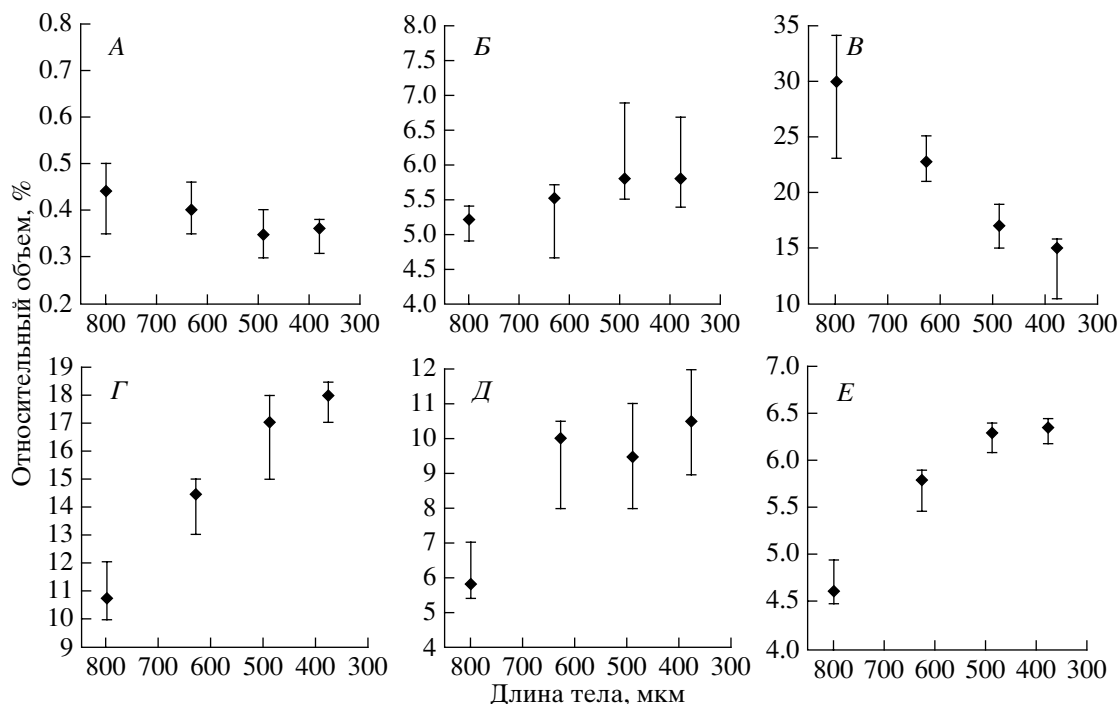


Рис. 6. Зависимость относительных объемов внутренних органов от размера тела перокрылок *Acrotrichis montandoni* (800 мкм), *Porophila* sp. (630 мкм), *Primorskella* sp. (490 мкм) и *Nanosella* sp. (380 мкм): А – пищеварительная система, Б – выделительная система, В – мускулатура, Г – скелет, Д – половая система, Е – нервная система.

ловы личинок Мухорhaga (Beutel, Haas, 1998) и мозга личинок Strepsiptera (Beutel et al., 2005). Основными факторами, лимитирующими уменьшение размеров тела у насекомых, являются размер

нервной системы, ограниченный количеством и размером нейронов, и размер яйца (соответственно, и половой системы), а также, возможно, масса скелета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен Р.Д. Жантиеву (кафедра энтомологии Биологического факультета МГУ) за помощь в выполнении работы и подготовке статьи, В.В. Гребенникову за предоставленный материал из Австралии, С.Ю. Чайке и сотрудникам межкафедральной Лаборатории электронной микроскопии МГУ за содействие в обработке материала.

Буквенные обозначения на рисунках: *бга* – брюшной ганглий, *втиц* – выросты тритоцеребрума, *впм* – вентральная продольная мышца, *вр* – верхние руки тенториума, *гз* – глаз, *гл* – глотка, *двкм* – дорсовентральная крыловая мышца, *двм* – дорсовентральная мышца, *дпм* – дорсальная продольная мышца, *дск* – дивертикул средней кишки, *жт* – жировое тело, *згга* – заднегрудной ганглий, *зр* – задние руки тенториума, *кр* – крыло, *кт* – корпоротенториум, *мс* – мальпигиев сосуд, *нгга* – надглоточный ганглий, *оа* – основание антенн, *ов* – овариолла, *пга* – переднегрудной ганглий, *пгга* – подглоточный ганглий, *пж* – придаточные железы, *пк* – прямая кишка, *пр* – передние руки тенториума, *пиц* – пищевод, *рм* – руки метэндостернита, *ря* – развивающееся яйцо, *се* – семенник, *сга* –

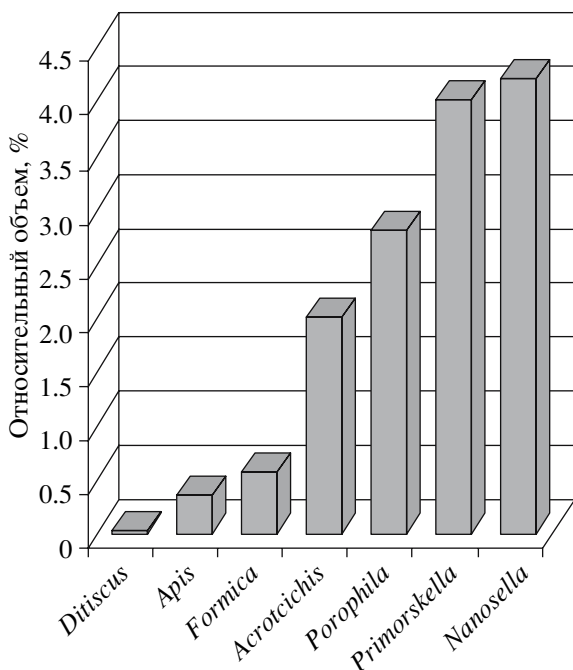


Рис. 7. Относительный объем мозга у насекомых разного размера.

среднегрудной ганглий, *ск* – средняя кишка, *тв* – тазиковая впадина, *тк* – тонкая кишка, *эд* – эдеагус, *як* – яйцевая камера, *яп* – яйцевая полость, *яи* – яичник.

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.
- Мандельштам Ю.Е., 1983. Нейрон и мышца насекомого. Л.: Наука. 168 с.
- Плотникова С.И., 1979. Структурная организация центральной нервной системы насекомых. Л.: Наука. 118 с.
- Полилов А.А., 2004. Анатомические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Zeiss сегодня. № 25. С. 2. – 2004а. Морфологические пределы миниатюризации насекомых на примере мельчайших жесткокрылых // Вестник молодых ученых. Вып. I. Сб. лучших докладов XI Междунар. научн. конфер. студентов, аспирантов и молодых ученых “Ломоносов”. М.: Гарт. С. 41–47. – 2005. Анатомия жуков-перистокрылок *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum* (Coleoptera: Ptiliidae) // Зоол. журн. Т. 84. № 2. С. 181–189. – 2005а. Анатомия жуков-перистокрылок и миниатюризация насекомых // Микроскопические исследования. Сб. научно-практических статей специалистов МГУ к 250-летию Московского Государственного Университета. С. 7–12.
- Свидерский В.Л., 1980. Основы нейрофизиологии насекомых. Л.: Наука. 280 с.
- Сильверс А.П., Штейн-Марголина В., 1976. Tetrapodili – четырехногие клещи. Электронномикроскопическая анатомия, проблемы эволюции и взаимоотношения с возбудителями болезней растений. Таллин: Валгус. 165 с.
- Шмидт-Нюельсен К., 1987. Размеры животных: почему они так важны. М.: Мир. 225 с.
- Beutel R.G., Haas A., 1998. Larval head morphology of *Hydroscapha natans* LeConte 1874 (Coleoptera, Myxophaga, Hydroscaphidae) with special reference to miniaturization // Zoomorphology. V. 18. P. 103–116.
- Beutel R.G., Pohl H., Hunefeld F., 2005. Strepsipteran brain and effect of miniaturization (Insecta) // Arthropod Structure and Development. V. 34. P. 301–313.
- Crowson R.A., 1981. The Biology of Coleoptera. N. Y.: Academic Press. 802 p.
- De Coninck E., Coessens R., 1982. The structure of internal genitalia of *Acrotrichis intermedia* (Gillm., 1845) (Col. Ptiliidae) // Dt. Entom. Z. N. F. Bd. 29 (1–3). S. 51–55.
- De Marzo L., 1992. Osservazioni anatomiche sui genitali interni maschili in alcuni ptilidi (Coleoptera) // Entomologica. Bari. V. 37. P. 107–115.
- Dybas L.K., Dybas H.S., 1981. Coadaptation and taxonomic differentiation of sperm and spermathecae in featherwing beetles // Evolution. V. 35(1) P. 168–174. – 1987. Ultrastructure of mature spermatozoa of a minute featherwing beetle from Sri Lanka (Coleoptera, Ptiliidae: Bambara) // J. of Morphology. V. 191. P. 63–76.
- Grebennikov V.V., Beutel R.G., 2002. Morphology of the minute larva of *Ptinella tenella*, with special reference to effects of miniaturisation and the systematic position of Ptiliidae (Coleoptera: Staphylinoidea) // Arthropod Structure & Development. V. 31. P. 157–172.
- Hall W.E., 1999. Generic revision of the tribe Nanosellini (Coleoptera: Ptiliidae: Ptiliinae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. V. 125(1–2). P. 36–126.
- Hanken J., Wake D.B., 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 24. P. 501–519.
- Rensch B., 1948. Histological change correlated with evolutionary change in body-size // Evolution. V. 2. P. 218–230.
- Sorensson M., 1997. Morphological and taxonomical novelties in the world's smallest beetles, and the first Old World records of Nanosellini // Syst. Ent. V. 22. P. 257–283.
- Wigglesworth V.B., 1953. The Principles of insect physiology. L.–N.Y.: Chapman and Hall. 546 p.

ANATOMY OF THE SMALLEST COLEOPTERA – FEATHER-WINGED BEETLES OF THE TRIBE NANOSELLINI (COLEOPTERA, PTILIIDAE) AND LIMITS OF INSECT MINIATURIZATION

A. A. Polilov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia
e-mail: apolilov@mail.ru

The internal structure of *Nanosella* sp., *Primorskella* sp., and *Porophilla* sp. studied on a series of sections and total preparations was described using light and transmission electron microscopes. The structural features related to miniaturization are shown. The most important among them are the following: the absence of midgut muscles, reduction of two malpighian tubules, the decrease in the number of abdominal stigmas, the strong reduction of the tracheal system, the absence of the heart reduction of the circulatory system and its substitution for fat body, the strong oligomerization and concentration of the nervous system, the decrease in the size and number of neurons, and the reduction of the left testicle and left ovary. The internal structure of feather-winged beetles was first analyzed using 3D computer models that allowed to demonstrate changes in the volume of organs upon diminution of their sizes. The excretory and digestive systems change isometrically, the other systems change allometrically. A relative capacity of the muscular system decreases, that of the nervous and sexual systems increases, as well as the skeleton mass becomes greater. The factors possibly limiting further diminution of the body size (egg size, capacity of sexual and nervous systems, skeleton mass) in Ptiliidae were distinguished.