

АНАТОМИЯ ЖУКОВ-ПЕРИСТОКРЫЛОК *ACROTRICHIS MONTANDONI* И *PTILIUM MYRMECOPHILUM* (COLEOPTERA, PTILIIDAE)

© 2005 г. А. А. Полилов

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119899

Поступила в редакцию 09.12.2003 г.

После доработки 30.03.2004 г.

Описано внутреннее строение имаго и личинки *Acrotrichis montandoni* и имаго *Ptilium myrmecophilum*, изученное по сериям 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, отсутствие сердца, редукция кровеносной системы и замещение ее жировым телом, отсутствие трахейной системы в брюшке личинок, сильная олигомеризация и концентрация нервной системы имаго, уменьшение размера и сокращение числа нервных клеток, редукция правого семенника и яичника. Выделены возможные факторы, лимитирующие дальнейшее уменьшение размеров тела у Ptiliidae: размеры яйца, размеры нервной системы.

Ptiliidae – самые мелкие жесткокрылые и самые мелкие непаразитические насекомые. Мельчайшие представители этого семейства имеют длину всего 300 мкм и уступают только отдельным паразитическим перепончатокрылым. Размер тела, особенно предельно малый, – важная характеристика животных, которая во многом определяет морфологию, физиологию и биологию вида. Анатомические особенности, связанные с миниатюризацией, показаны для многих позвоночных, но для насекомых практически не описаны (Шмидт-Ниельсен, 1987; Hanken, Wake, 1993). Вопрос о факторах, ограничивающих размеры насекомых, также является важным и интересным для общей энтомологии. Предложено много гипотез, объясняющих ограничение максимальных размеров (Чернышев, 1996), предельные минимальные размеры, как предполагается, лимитируются числом и размером клеток. Таким образом, при обсуждении поставленных вопросов, анатомия Ptiliidae может представлять большой теоретический интерес.

Внутреннее строение имаго перистокрылок практически не изучено. Есть только две работы о строении половой системы (De Marzo, 1992; De Coninck, Coessens, 1982), частные данные о строении сперматозоида (Dybas L., Dybas H., 1987, 1981) и несколько публикаций с описанием строения метэндостерна отдельных представителей семейства (Crowson, 1938, 1944; Sorensson, 1997; Hall, 1999). По анатомии личинок есть единственная работа, в которой рассмотрена топография внутренних органов (Grebennikov, Beutel, 2002). Учитывая современное систематическое положение Ptiliidae (Lawrence, Newton, 1995; Hansen, 1997), полученные данные по перистокрылкам мы будем сравнивать с другими представителями Staphylinoidea.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения внутреннего строения были собраны имаго и личинки *Acrotrichis montandoni* (Allibert 1844) и имаго *Ptilium myrmecophilum* (Allibert 1844) на территории Московской обл. и в июле 2002 года. Собранный материал фиксировали и заключали в заливочную среду (Эпон 812) по стандартной методике (Валовая, Кавтарадзе, 1993; Миронов и др., 1994).

Анатомию изучали в два этапа. Вначале, на пиромитоме были сделаны серии продольных и поперечных полутонких срезов толщиной 3 мкм. После окраски гистологическими красителями (Метиленовый синий и Эозин) срезы заключали в эпоксидную смолу и полученные постоянные препараты исследовали под оптическим просвечивающим микроскопом. Детали внутреннего строения изучали на ультратонких срезах с использованием трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Кроме того, некоторые системы органов были исследованы отдельно на тотальных препаратах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение имаго

Исследованы имаго перистокрылок двух видов – *Acrotrichis montandoni* и *Ptilium myrmecophilum*. Это представители разных подсемейств (*Acrotrichinae* и *Ptiliinae*), двух разных экологических групп (эврибионты и стенобионты-мирмекофилы, соответственно), достаточно четко дифференцирующиеся по размерам (длина тела 0.8 и 0.5 мм). Тем не менее, их внутреннее строение оказалось сходным и различалось только по размерным характеристикам.

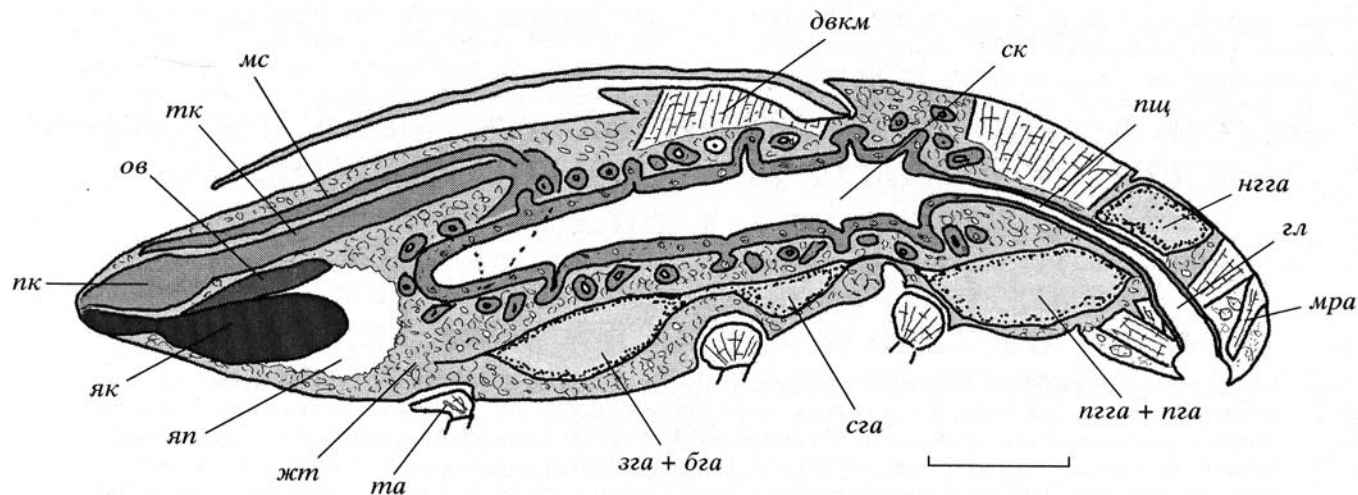


Рис. 1. Схема внутреннего строения имаго перистокрылки *Acrotrichis montandoni*, продольный срез. Масштаб 0.1 мм.

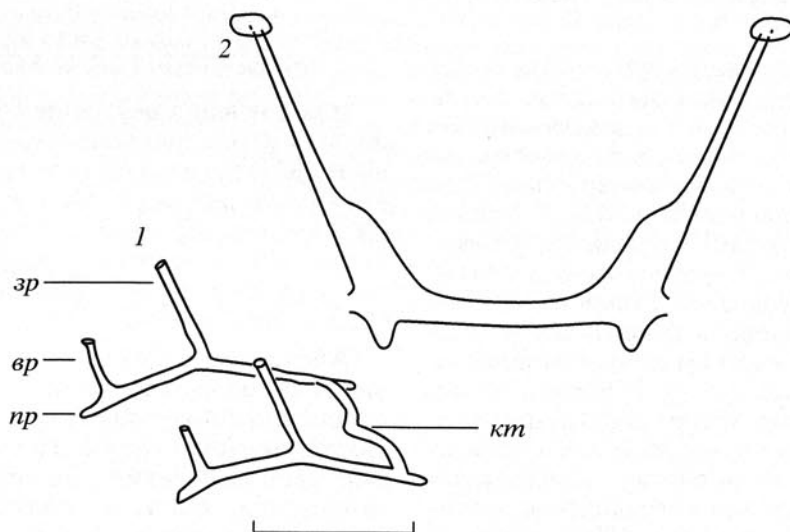


Рис. 2. Внутренние элементы скелета имаго перистокрылки *A. montandoni*: 1 – тенториум, 2 – метэндостернит. Масштаб 0.1 мм.

На общем плане внутреннего строения (рис. 1) 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 вершинных сегментов брюшка, отсутствуют сердце и диафрагмы).

В последующих разделах более подробно рассматриваются отдельные системы органов.

Покровы перистокрылок состоят из кутикулы, гиподермы и базальной мембраны. Кутикула имеет толщину 3–6 мкм. Она состоит из эпикути-

кулы толщиной около 70 нм и слабо разграниченных экзо- и эндокутикулы. Последние имеют ламелярное строение, кроме межсегментных участков, где они гомогенны. Гиподерма 2–3 мкм, состоит из уплощенных клеток.

Основными элементами **эндоскелета** имаго жесткокрылых являются тенториум и метэндостернит. Тенториум перистокрылок, как и других жуков Staphylinoidea, состоит из основания, корпоротенториума, передних, верхних и задних рук (рис. 2, 1) и отличается от других Staphylinoidea отсутствием ламинотенториума (Naomi, 1987). Строение метэндостернита, рассматриваемое как консервативный признак для высшей классификации жуков (Crowson, 1938, 1944), у перистокрылок имеет несколько вариантов. У большинства

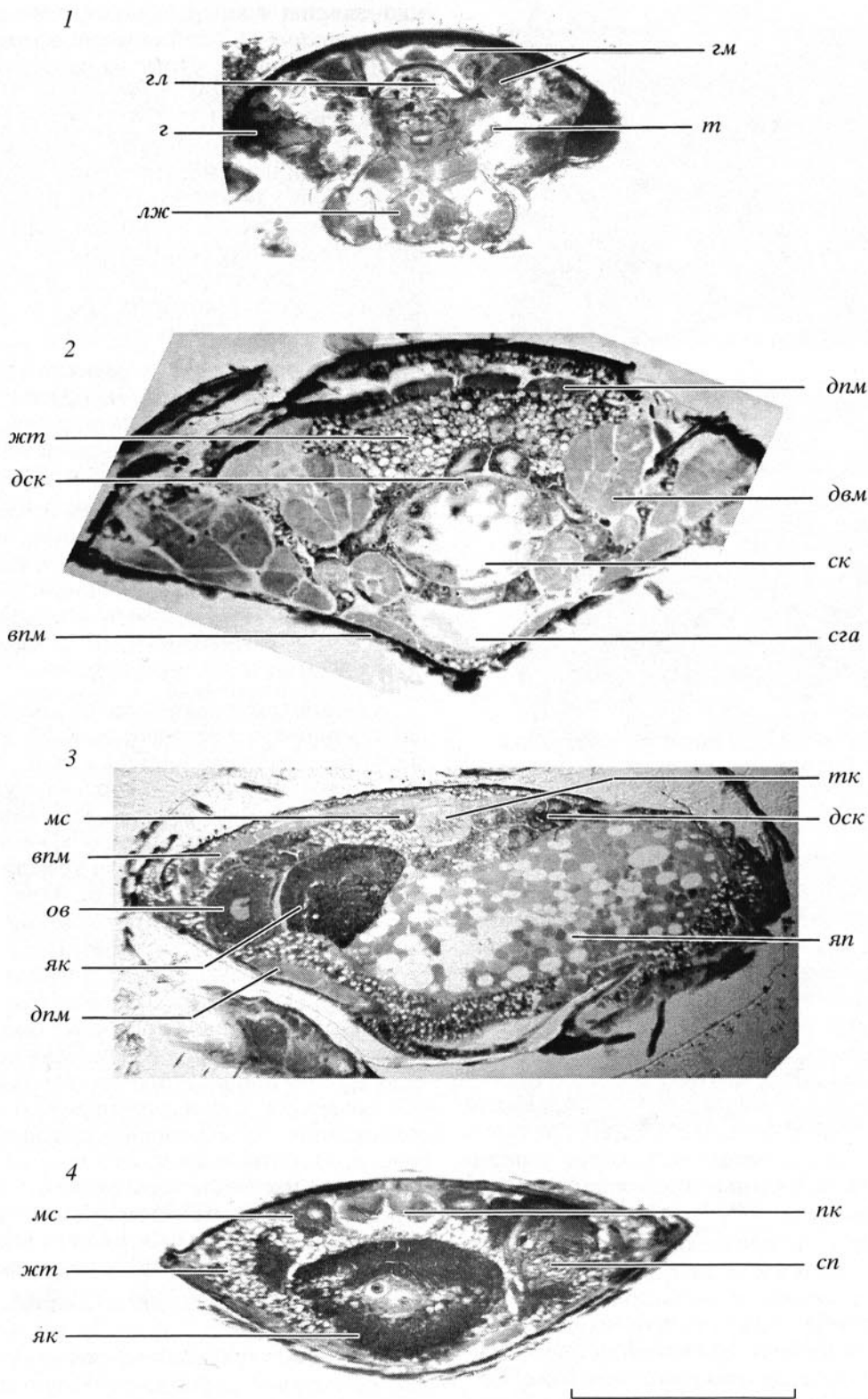


Рис. 3. Внутреннее строение имаго перистокрылки *A. montandoni*, поперечные срезы: 1 – передняя часть головы, 2 – среднегрудь, 3 – основание брюшка, 4 – вершина брюшка. Масштаб 0.1 мм.

Ptiliidae он состоит из двух широко расставленных ветвей (рис. 2, 2), у Nanosellinae наблюдается сильная редукция метэндостернита (Hall, 1999). Во всех

вариантах можно отметить отсутствие общего стебля, что отличает метэндостернит Ptiliidae от большинства Staphylinoidea (Naomi, 1989). Его от-

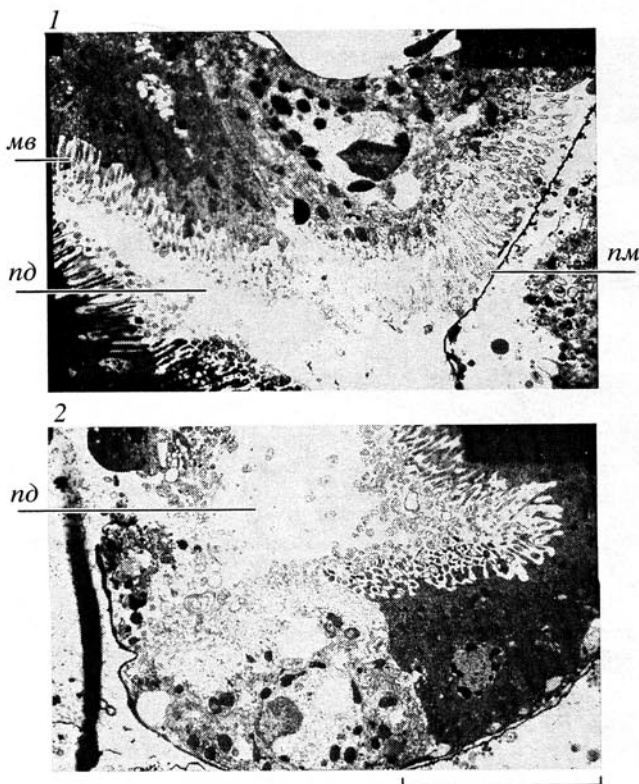


Рис. 4. Строение кишечника имаго перистокрылки *A. montandoni*, ТЭМ: 1 – клетки кишечника, 2 – клетки дивертикулов. Масштаб 1 мкм.

существование можно объяснить размерами перистокрылок и широко расставленными тазиками.

В целом строение **пищеварительной системы** перистокрылок соответствует плану строения, общему для насекомых. Пищеварительный канал подразделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишку, передняя и задняя кишка – эктодермального происхождения, с тонкой кутикулярной выстилкой. Средняя кишка энтодермального происхождения и не имеет такой выстилки. Кишечный канал несколько длиннее тела и образует петлю в заднегруди. Из пищеварительных желез у перистокрылок были выявлены только лабиальные слюнные железы (рис. 3, 1).

Передняя кишка подразделяется на глотку и пищевод, зоб и мышечный желудок не развиты. Глотка имеет достаточно большой диаметр и мощную мускулатуру (рис. 3, 1), что может свидетельствовать о питании полужидкой пищей (Павловский, 1956). Пищевод прямой, его диаметр 25–35 мкм у *A. montandoni* и 20–25 у *P. myrmecophilum*. 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. Диаметр средней кишки у *A. montandoni* 110–150 мкм, у *P. myrmecophilum* 70–90 мкм. Стенка состоит из однослойного эпителия, на поперечном срезе видны 10–15 гомогенных клеток (рис. 1; 3, 2; 4, 1, 2), 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 которых средняя кишка имеет два слоя мышц (Crowson, 1981).

Задняя кишка подразделяется на тонкую и прямую кишку (рис 3, 3, 4). Тонкая кишка имеет диаметр 30–40 мкм у *A. montandoni*, 20–30 мкм у *P. myrmecophilum*, прямая имеет овальное сечение 70 × 30 мкм у первого вида и 35 × 22 мкм у второго.

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 (рис. 1; 3, 3, 4) Их диаметр 20–25 мкм у *A. montandoni*, 15–20 мкм у *P. myrmecophilum*.

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; 3). Подобная картина наблюдается у многих, особенно мелких, клещей (Сильвер, Штейн-Марголина, 1976), у которых гемолимфа полностью замещена паренхимной тканью, выполняющей функции жирового тела и гемолимфы. Жировое тело состоит из клеток различной формы размером от 8 до 20 мкм, содержащих электронно-прозрачные включения (рис. 5, 1). Объем жирового тела сильно зависит от физиологического состояния организма, как и у других насекомых, Staphylinidae в том числе (Carstens, Storch, 1980). В полости тела обнаружены эноциты, которые имеются у многих насекомых (Шванвич, 1949), но функции которых до конца не известны.

В строении **трахейной системы** Ptiliidae наблюдается сильное упрощение. Имеется только небольшое количество слабо ветвящихся трахей, отходящих от дыхалец. Продольные и поперечные стволы, а также воздушные мешки редуцированы. 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.

Нервная система подразделяется на центральную, периферическую и симпатическую. В строении центральной нервной системы (ЦНС) у перистокрылок наблюдается сильная олигомеризация и концентрация ганглиев. Надглоточный ганглий занимает практически весь объем задней половины головы, подглоточный смещен в переднегрудь и 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 (рис. 5, 2, 3). Нейропил гомогенный, ядра не выражены. Размер тела нейронов у перистокрылок 2–4 мкм, тогда как у других насекомых их диаметр составляет 6–50 мкм (Плотникова, 1979; Свидерский, 1980). Близкие по размеру нейроны (2 мкм) отмечены у четырехногих клещей (Сильвер, Штейн-Марголина, 1976). Ядро занимает 80–90% объема тела нейрона. Учитывая средний размер нейронов, число ядер на поперечном срезе и размер ганглиев, можно подсчитать приблизительное число нейронов в ганглиях. По таким расчетам, у *A. montandoni* в надглоточном ганглии около 3000 нейронов, в синганглии подглоточного и переднегрудного ганглиев около 2500, в среднегрудном ганглии около 500, в синганглии заднегрудного и брюшных ганглиев около 1200. Таким образом, в ЦНС перистокрылок приблизительно 10^4 нейронов, что значительно ниже среднего числа нейронов у насекомых (10^5 – 10^6) и принципиально меньше, чем у высших позвоночных (10^{10}) (Мандельштам, 1983; Свидерский, 1980). Несмотря на малый размер и небольшое число нейронов, ЦНС занимает относительно большой объем тела. Так, у *A. montandoni* головной мозг занимает 1/70 объема тела, а у *P. myrmecophilum* 1/50, что гораздо больше, чем у других насекомых. Для примера у *Ditiscus* головной мозг занимает 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, плеиральные, 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 сар-

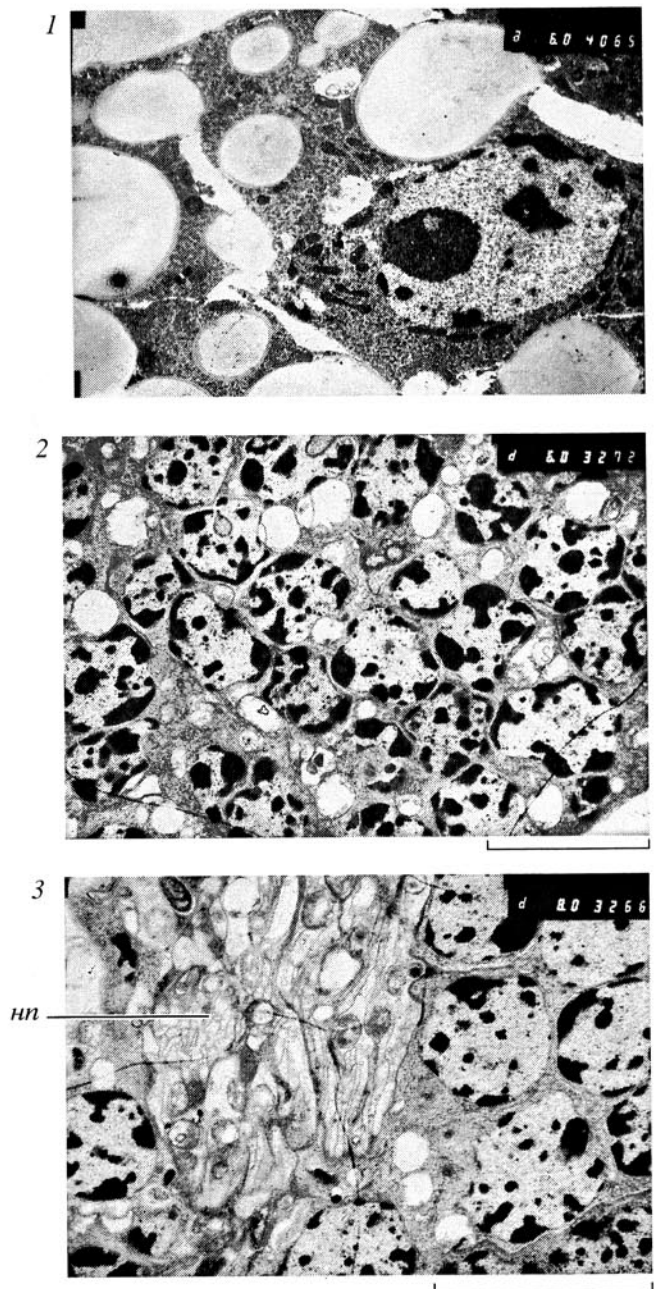


Рис. 5. Клетки жирового тела (1) и строение надглоточного ганглия (2 – корковый слой, 3 – переходный) имаго перистокрылки *A. montandoni*; ТЭМ. Масштаб 5 мкм.

комера около 4 мкм, что соответствует средней величине для насекомых (Мандельштам, 1983).

Половая система самца состоит из непарного, судя по расположению, левого семенника, семяпровода и копулятивного аппарата. Сперматозоид *Acrotrichis montandoni* имеет длину 8–9 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, левого яичника, яйцево-

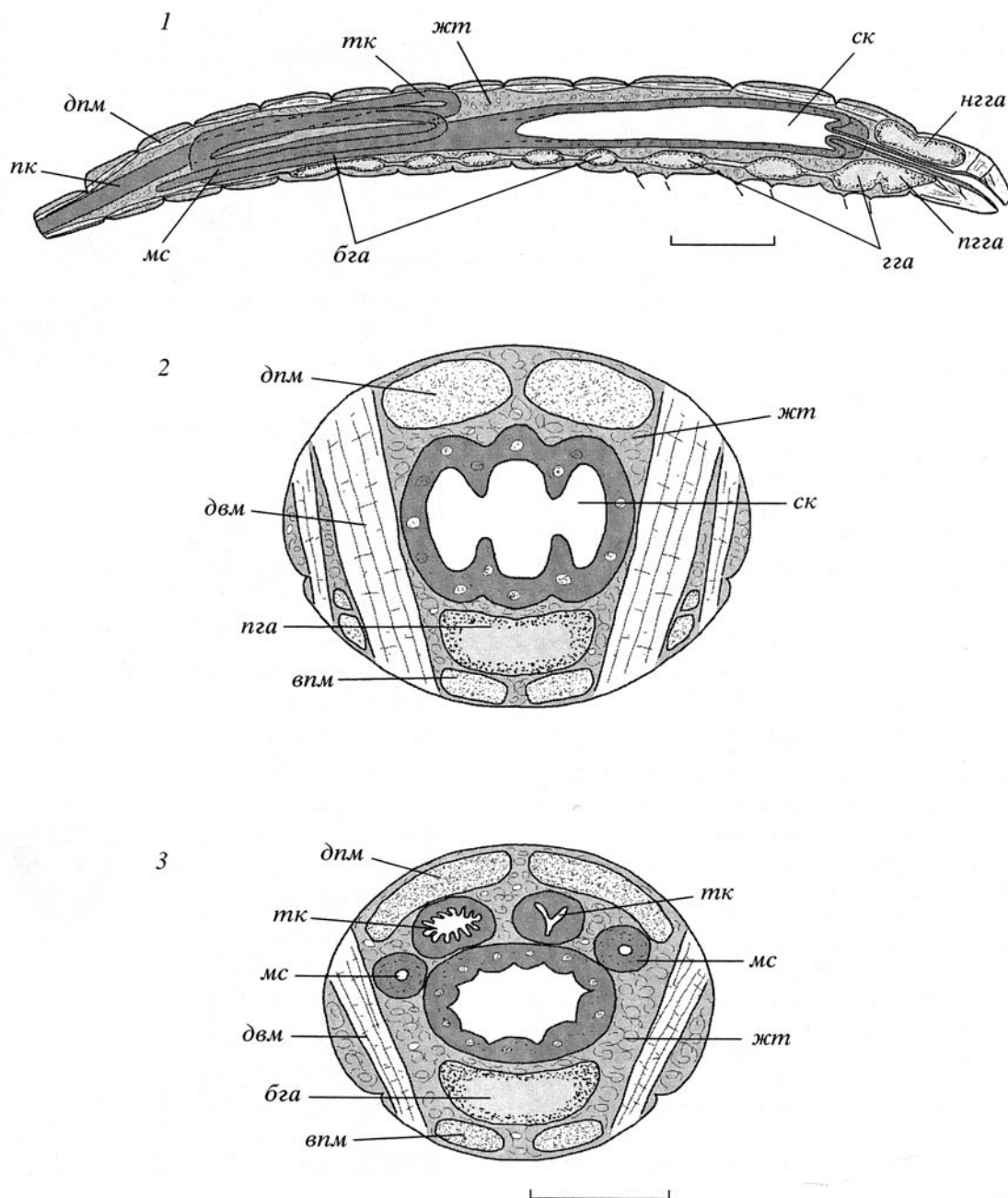


Рис. 6. Схема внутреннего строения личинки перистокрылки *A. montandoni*: 1 – медиальный срез, 2 – поперечный срез среднегруди, 3 – поперечный срез брюшка. Масштаб (мм): 1 – 0.2; 2, 3 – 0.05.

да, семяприемника (сперматеки) и придаточных желез (рис. 1; 3, 3). Яичник состоит из 2–4 телеотрофических овариол. Яйцевод образует расширение – яйцевую камеру, где происходит развитие яйца. Одновременно развивается только одно яйцо; готовое к откладке, оно занимает до 1/3 объема тела самки.

Строение личинки

Внутреннее строение личинки *Acrotrichis montandoni* от описанного в литературе строения

Ptinella tenella (Grebennikov, Beutel, 2002) отличается незначительно, поэтому будет рассмотрено кратко. Большую часть полости тела занимает кишечник (рис. 6), значительную часть груди занимает мускулатура, пространство между всеми органами заполнено жировым телом, отсутствуют диафрагмы и сердце.

Покровы личинок перистокрылок состоят из кутикулы, гиподермы и базальной мембраны. Кутикула очень тонкая (1–3 мкм) и слабо склеротизована.

Основным элементом **эндоскелета** личинки жесткокрылых является тенториум. У перистокрылок, как и других жуков Staphyloidea, он состоит из основания, корпоротенториума, верхних и задних рук, отличаясь от других Staphyloidea отсутствием передних рук (Beutel, Molenda, 1997). Подобное строение тенториума описано и у других личинок мелких жуков, например, Sphaerisidae (Beutel et al., 1999).

В целом строение **пищеварительной системы** личинок перистокрылок соответствует общему плану строения для насекомых, как и у имаго.

Передняя кишка подразделяется на глотку и пищевод, зоб и мышечный желудок не развиты. Пищевод прямой, диаметром 10–18 мкм, имеет один тонкий слой кольцевых мышц, что отличает перистокрылок от других жуков (Crowson, 1981).

Средняя кишка имеет вид трубки с двумя направленными вперед боковыми дивертикулами в кардиальном отделе (рис. 6, 1, 2). Диаметр кишки в передней и средней части 65–80 мкм, кзади она несколько сужается. Стенка состоит из однослойного эпителия, на поперечном срезе видны 8–14 гомогенных клеток, что гораздо меньше, чем у других насекомых. На всем протяжении средней кишки имеется тонкая однослойная перитрофическая мембрана. Мышцы средней кишки не обнаружены.

Задняя кишка подразделяется на тонкую и прямую кишку, диаметром, соответственно, 25–30 и 35–45 мкм.

На границе между средней и задней кишкой отходят два **мальпигиевых сосуда**. Они идут параллельно тонкой кишке и образуют вместе с ней изгиб (рис. 6, 1, 3). Диаметр мальпигиевых сосудов 20–25 мкм. У *Ptinella tenella* описано 4 мальпигиевых сосуда (Grebennikov, Beutel, 2002), что может говорить о внутрисемейственных различиях или о неточной интерпретации срезов.

У личинок перистокрылок, как и у имаго, **кровеносная система** редуцирована, сердце отсутствует, а гемолимфа занимает крайне малую часть объема полости тела. Почти все свободные полости тела заполняет **жировое тело**, вытесняя гемолимфу.

Трахеальная система сильно редуцирована. У личинок большинства видов Ptiliidae обнаружена только одна пара дыхалец между передне- и среднегрудью и небольшое количество трахей в переднегрудь и голове. В других отделах груди и брюшке трахеи отсутствуют. Исходя из этого, а также из того, что покровы личинок тонкие и слабо склеритизованные, можно предположить, что они имеют смешанный трахейно-кожный тип дыхания.

В строении **центральной нервной системы** у личинок перистокрылок наблюдается некоторая олигомеризация и концентрация ганглиев, но выраженная много слабее, чем у имаго. Надглоточ-

ный ганглий занимает большую часть задней половины головы и значительную часть передней половины среднегруды (рис. 6, 1), подобно личинкам других мелких жуков (Beutel, Naas, 1998; Beutel et al., 1999). Подглоточный ганглий смещен в переднегрудь и практически слит с переднегрудным, среднегрудной и заднегрудной ганглии отдельные. Ганглии первых пяти сегментов брюшка отдельные, 6–8-го сегментов слиты и находятся в 6-м сегменте. План строения ганглия личинок Ptiliidae, как и имаго, схож со стандартной схемой. Тела нейронов расположены по периметру, центральную часть занимает нейропиль. Нейропиль гомогенный, ядра не выражены. Средний размер тела нейронов у личинок перистокрылок 1–3 мкм.

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. Основные отличия заключаются в числе миофибрил.

ОБСУЖДЕНИЕ

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.

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

При уменьшении размеров тела сокращается относительная площадь поверхности эпителия кишечника, что у перистокрылок компенсируется развитием многочисленных коротких дивертикулов стенки средней кишки. Помимо всасывания, возможно, дивертикулы способствуют транспорту питательных веществ, сокращая расстояние от кишки до других органов тела.

Крайне малые размеры тела, с одной стороны, повышают эффективность пассивного трахейно-

го дыхания, но, с другой стороны, делают невозможной активную вентиляцию трахейной системы. В связи с этим у имаго, которые обычно имеют 9 пар дыхалец, упрощается трахейная система, а личинки, обладающие только одной парой дыхалец, переходят на частично кожное дыхание, чему способствуют обитание в условиях 100%-ой влажности и тонкие несклеротизованные покровы.

Таким образом, основные преобразования в метаболических системах можно объяснить повышением эффективности диффузии при столь мелких размерах. Отсутствие качественных изменений в нервной системе говорит о невозможности ее принципиальных перестроек.

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

Первая гипотеза, оценивающая возможную роль этих факторов, касается размера яйца, которое при сокращении размера тела насекомого уменьшается непропорционально. У Ptiliidae яйцо занимает до 1/3 объема тела самки, и, возможно, именно предельный размер яйца ограничивает дальнейшее уменьшение размеров у Ptiliidae. Эта проблема менее остро стоит у мелких паразитических перепончатокрылых, у которых яйца имеют небольшой запас питательных веществ, так как личинка развивается в яйце хозяина. У четырехногих клещей она решается иначе: у них во время развития яйца резорбируется кишечник, и яйцо занимает большую часть объема тела (Сильвере, Штейн-Марголина, 1976).

Вторая гипотеза затрагивает размеры нервной системы. Размеры нейронов у перистокрылок значительно меньше, чем у других насекомых, и приближаются к абсолютно минимальному значению, соответствующему размеру ядра. Число нейронов у Ptiliidae также меньше, но, несмотря на это, относительный объем ЦНС много выше. Из этого можно сделать вывод, что уменьшение объема нервной системы становится невозможным при достижении жуками минимальных размеров. Принципиально другое строение ЦНС и простота поведения четырехногих клещей позволяют сильнее уменьшить размеры тела. Строение нервной системы мелких паразитических перепончатокрылых слабо изучено, поэтому проблемы ее уменьшения не обсуждаются.

Таким образом, предположение о том, что уменьшение размеров тела насекомых лимитируется размером и числом клеток, на примере Ptiliidae подтверждается только для нервной системы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен Р.Д. Жантиеву (кафедра энтомологии Биологического факультета МГУ) за постоянную помощь в выполнении и написании работы, а также С.Ю. Чайке и сотрудником межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ за содействие в обработке материала.

Буквенные обозначения на рисунках: *га* – брюшной ганглий, *впм* – вентральная продольная мышца, *вр* – верхние руки тенториума, *г* – глаз, *гл* – глотка, *гм* – глоточная мышца, *двкм* – дорсовентральная крыловая мышца, *двм* – дорсовентральная мышца, *дпм* – дорсальная продольная мышца, *дск* – дивертикул средней кишки, *жт* – жировое тело, *зр* – задние руки тенториума, *кт* – корпоротенториум, *лж* – лабиальная железа, *мв* – микроворсинки, *нп* – нейропиль, *мра* – мускулатура ротового аппарата, *мс* – мальпигиев сосуд, *нгга* – надглоточный ганглий, *ов* – овариолла, *пга* – переднегрудной ганглий, *пгга* – подглоточный ганглий, *пд* – полость дивертикула, *пк* – прямая кишка, *пм* – перитрофическая мембрана, *пр* – передние руки тенториума, *пиц* – пищевод, *сга* – среднегрудной ганглий, *ск* – средняя кишка, *т* – тенториум, *та* – тазик, *тк* – тонкая кишка, *як* – яйцевая камера, *яп* – яйцевая полость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н., 1993. Микротехника. Правила, приемы, искусство, эксперимент. М.: Изд. МГУ. 239 с.
- Мандельштам Ю.Е., 1983. Нейрон и мышца насекомого. Л.: Наука. 168 с.
- Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А., 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. Спб.: Наука. 399 с.
- Павловский Е.Н., 1956. К функциональной анатомии паразита выхухоли – жука *Silphopsyllus desmanae* Ols. (Coleoptera, Leptinidae) // Энтومол. обозр. Т. 35. № 3. С. 518–529.
- Плотникова С.И., 1979. Структурная организация центральной нервной системы насекомых. Л.: Наука. 118 с.
- 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.
- Чернышев В.Б., 1996. Экология насекомых. М.: Изд. МГУ. 304 с.
- Шванвич Б.Н., 1949. Курс общей энтомологии. М.: Сов. Наука. 700 с.
- Шмидт-Ниельсен 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, Hydroscaaphidae) with special reference to miniaturization // *Zoomorphology*. V. 18. P. 103–116.
- Beutel R.G., Maddison D.R., Haas A.*, 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters // *Systematic Entomol.* V. 24. P. 1–23.
- Beutel R.G., Molenda R.*, 1997. Comparative morphology of selected larvae of Staphilinoidea (Coleoptera, Polyphaga) with phylogenetic implication // *Zool. Anz. Bd.* 236. S. 31–67.
- Carstens S., Storch V.*, 1980. Beeinflussung der Ultrastruktur von Fettkörper und Mitteldarm des Staphyliniden *Atheta fungi* (Grav.) durch Umwelteinflüsse // *Zool. J. Anat. Bd.* 103. S. 73–84.
- Crowson R.A.*, 1938. The metendosternite in Coleoptera: a comparative study // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*. V. 87. P. 397–415. – 1944. Further studies on the metendosternite in Coleoptera // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*. V. 94. P. 273–310. – 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 feather-winged 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 // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 24. P. 501–519.
- Hansen M.*, 1997. Phylogeny and classification of the staphyliniform beetle families (Coleoptera) // *Biologiske Skrifter. Bd.* 48. S. 1–339.
- Lawrence J.K., Newton A.F.*, 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data family-group names) // *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of R. A. Crowson*. P. 779–1006.
- Naomi S.-I.*, 1987. Comparative morphology of the Staphylinidae and the allied groups (Coleoptera, Staphylinidae). II. Cranial structure and tentorium // *Kontyu. Tokyo*. V. 55(4). P. 666–675. – 1989. VII. Metendosternite and wings // *Japan. J. Entomol.* V. 57(1). P. 82–90.
- 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 FEATHER-WINGED BEETLES *ACROTRICHIS MONTANDONI* AND *PTILIUM MYRMECOPHILUM* (COLEOPTERA, PTILIIDAE)

A. A. Polilov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia

The internal structure of *Acrotrichis montandoni* imago and larva and *Ptilium myrmecophilum* imago are described based on studying a series of sections and total preparations using optical and transmission electron microscopes. Particular structural features related to miniaturization are shown. The main features are as follows: the absence of mid-gut muscles, reduction of two malpighian tubules, the absence of heart, reduction of circulatory system and substitution of it for fat body, the absence of tracheal system in abdomen in larva, strong oligomerization and concentration of nervous system in imago, reduction in size and number of nerve cells, and reduction of right testis and ovary. Possible factors limiting the further reduction of body size in Ptiliidae are the size of egg and the size of nervous system.