

УДК 595.745:591.499

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕРХНОСТИ АНТЕНН У ИМАГО  
РУЧЕЙНИКОВ РОДА *ECNOMUS* MCLACHLAN  
(TRICHOPTERA, ECNOMIDAE)**

© 2019 г. М. Ю. Валуйский,\* С. И. Мельницкий,\*\* В. Д. Иванов\*\*\*

Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета  
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия  
e-mail: \*sphingonaepiopsis@gmail.com; \*\*simelnitsky@gmail.com; \*\*\*v--ivanov@yandex.ru

Поступила в редакцию 6.12.2018 г.

После доработки 5.05.2019 г.

Принята к публикации 5.05.2019 г.

В результате исследования установлен набор антеннальных сенсилл у 4 видов сем. Ecnomidae (*Ecnomus insularis*, *E. maheensis*, *E. jethet*, *E. tenellus*), включающий длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, грибовидные псевдоплакоидные, базиконические, стилоконические и хетоидные сенсиллы, а также Бёмовы сенсиллы (Бёмовы щетинки). Среднее количество структур на флагелломерах и разнообразие сенсилл уменьшаются от основания к вершине антенны. Межпопуляционные различия в размере и количестве сенсилл разных типов, главным образом изогнутых трихоидных, впервые обнаружены у насекомых и показаны на примере широко распространенного вида *Ecnomus tenellus*. Количественные различия в составе сенсилл найдены между всеми исследованными видами, что, предположительно, имеет адаптивное значение. Обсуждается эволюционное значение обнаруженных особенностей сенсорного оснащения.

*Ключевые слова:* сенсиллы, структура, антенны, *Ecnomus*, популяционная изменчивость, межвидовая изменчивость.

DOI: 10.1134/S0367144519020060

Сем. Ecnomidae распространено всемирно и включает около 500 видов, более половины которых относятся к роду *Ecnomus* McLachlan, 1864 (Morse, 2018). Помимо широко распространенного рода *Ecnomus* с типовым видом *E. tenellus* Ramb. семейство включает ряд небольших тропических родов, его монофилия подтверждена на основании анализа морфологических (Лепнева, 1964) и молекулярных данных (Johanson, Espeland, 2010). Сенсиллы на антеннах взрослых насекомых этого семейства ранее не изучались.

Антенны Trichoptera несут обычно от 7 до 10 типов сенсилл с хорошо различающейся кутикулярной частью (Melnitsky, Ivanov, 2011; Melnitsky et al., 2016). В некоторых семействах разнообразие сенсилл очень велико; например, у видов сем. Rhyacophilidae встречаются сенсиллы 13 типов, причем столь значительное разнообразие достигается за счет структурной дифференциации псевдоплакоидных сенсилл (Valuyskiy et al., 2017). Известно, что сенсорное вооружение антенн ручейников имеет особый план строения, включающий 2 яруса сенсилл, которые могут формировать 4 типа распределения: неспецифическое, специфическое, фиксированное и кластерное. Среднее количество сенсилл на сегментах и их разнообразие при этом всегда уменьшаются

по направлению от основания к вершине антенны (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018). Такое распределение сенсилл наблюдается у всех примитивных семейств ручейников и, вероятно, отражает исходный план организации сенсорной поверхности антенн у Trichoptera (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018; Валуевский и др., 2018). Функциональное значение неравномерного распределения сенсилл по антеннам ручейников неясно, и сравнительно-морфологических данных для понимания таксономической ценности особенностей распределения пока недостаточно.

Цель настоящего исследования – определение состава сенсорной поверхности антенн самцов ручейников сем. Ecnomidae, а также сравнение количества сенсилл и особенностей их расположения у нескольких видов наиболее обширного рода *Ecnomus*. Выбор исследуемых видов обусловлен тем, что они географически изолированы друг от друга, а *Ecnomus insularis* и *E. maheensis* – островные симпатричные виды. Таким образом, при разных экологических сценариях возможны разные варианты модификации антеннальных сенсилл. Сравнение количества сенсилл у представителей трех разобщенных популяций *Ecnomus tenellus* (с Курильских островов, из Крыма и Архангельской обл.) позволит оценить изменчивость сенсорных структур в пределах одного вида, широко распространенного на территории всей Палеарктики.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были изучены 4 вида: *Ecnomus insularis* Ulmer, 1910, *E. jethet* Malicky, Ivanov et Melnitsky, 2011, *E. maheensis* Malicky, 1993, и *E. tenellus* Rambur, 1842. Материал был получен из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН) (*E. tenellus*) и собран авторами на тропических островах. По широко распространенному *E. tenellus* изучен материал из 3 популяций: из окрестностей Архангельска, Крыма (окр. Феодосии) и с Курильских островов (о. Кунашир). *Ecnomus insularis* и *E. maheensis* – эндемики Сейшельских островов, представленные в материале популяциями с о. Праслин. *Ecnomus jethet* собран на о. Ломбок (Малые Зондские острова, Индонезия). Строение и число сенсилл были исследованы с применением сканирующей электронной микроскопии. Для подсчета числа сенсилл были изучены 2 антенны самцов каждого вида. В работе применен комплекс общепринятых методик микроскопирования с использованием оборудования Ресурсного центра Санкт-Петербургского государственного университета (сканирующего электронного микроскопа Jeol JCM-5000). Готовили препараты для электронной микроскопии и получали изображения сенсилл на сегментах флагеллума (флагелломерах) стандартными методами. Число сенсилл на флагеллумах антенн подсчитывали на основе полученных цифровых изображений в программе ImageJ 1.50, а полученные данные анализировали с помощью программы MS Excel 2010 (Valuyskiy et al., 2017). Методика подсчета модифицирована для антеннальных сегментов цилиндрической формы: множитель для псевдоплакоидов – 1.75, для изогнутых трихонидов – 1, для базиконических – 2, для стилоконических – 1, для хетоидов – 1.33. Для дополнительной статистической обработки данных был использован программный пакет RStudio 1.0.143. Сравнительный анализ размеров и количества сенсилл был выполнен с использованием t-критерия Стьюдента для сравнения базальных и апикальных групп сегментов (у сенсилл с нормальным размерным распределением) и U-критерия Манна–Уитни (у сенсилл с распределением, отличным от нормального); тест выбран после проверки выборок на нормальность с использованием критерия Шапиро–Уилка. Анализ размеров сенсилл разных популяций и видов при ограниченном объеме выборок был выполнен методом попарного сравнения с поправкой Бенъямини–Йекутили на множественность сравнений.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

##### Строение сенсорной поверхности антенн

Антенны ручейников рода *Ecnomus* нитевидного типа, флагеллум включает до 35 сегментов уплощенно-цилиндрической формы. Поверхность флагелломеров не-

равномерно покрыта различными кутикулярными структурами (сенсиллы, микротрихии) (рис. 1, 1–4). Среди них можно выделить 6 типов сенсилл: длинные трихоидные (рис. 2, 1: *lts*), изогнутые трихоидные (рис. 2, 1–3: *cts*), а также хетоидные (рис. 2, 4: *chs*) сенсиллы расположены в верхнем ярусе, а базиконические (рис. 2, 1, 6: *bcs*), стилоконические (рис. 2, 1, 5: *sts*) и псевдоплакоидные (рис. 2, 1–3, 6: *mps*) – в нижнем ярусе. Такое строение сенсорных поверхностей характерно для всех изученных нами видов этого рода, поэтому далее мы рассмотрим подробнее структуру и межпопуляционные различия у представителей типового вида (*E. tenellus*), а далее проведем сравнение с другими видами.

Расположение большинства сенсилл ручейников рода *Escnomus* соответствует общему плану строения антеннальной поверхности ручейников: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные и хетоидные сенсиллы расположены в верхнем ярусе, а базиконические, стилоконические и псевдоплакоидные – в нижнем. Длинные и изогнутые трихоидные, а также псевдоплакоидные сенсиллы характеризуются неспецифическим распределением, т. е. местоположение сенсилл не приурочено к каким-либо частям сегмента. Сенсиллы других типов имеют специфическую локализацию; в частности, одиночные стилоконические сенсиллы встречаются на переднем крае флагелломеров, хетоидные сенсиллы находятся в медиальной части каждого сегмента, а базиконические – в передней и задней частях сегментов на вентральной поверхности. Среднее число сенсилл на сегментах значительно уменьшается к вершине антенны. Например, при сравнении базальных (1–15-го) и субапикальных (дистальнее 15-го) сегментов флагеллума у *E. tenellus* достоверно показано различие в числе псевдоплакоидных ( $p < 0.001$ ), изогнутых трихоидных ( $p = 0.001$ ), стилоконических ( $p = 0.007$ ) и длинных трихоидных ( $p < 0.001$ ) сенсилл. Вместе с тем достоверных различий в числе хетоидных сенсилл между базальными и апикальными сегментами нет ( $p > 0.2$ ), что подтверждает гипотезу о специфическом фиксированном распределении этих сенсилл (с постоянным числом сенсилл на сегменте). Распределение базиконических сенсилл не различается на базальных и субапикальных сегментах антенны ( $p = 0.163$ ). На всем протяжении антенны, включая субапикальные сегменты, сохраняется большое число сенсилл с неспецифическим распределением, в том числе псевдоплакоидных и изогнутых трихоидных. Базиконические и стилоконические сенсиллы встречаются спорадически на отдельных сегментах, и некоторые участки антенны их лишены. Одиночные базиконические и стилоконические сенсиллы также встречаются вблизи вершины антенны, чего не наблюдается у архаичных видов кольчатощупиковых ручейников из сем. Philopotamidae. Таким образом, сокращение среднего числа сенсилл на субапикальных сегментах достигается за счет уменьшения количества псевдоплакоидных и изогнутых трихоидных сенсилл.

### Межпопуляционные различия в структуре сенсорной поверхности *E. tenellus*

*Escnomus tenellus* широко распространен на территории Евразии от Португалии до Японии и от Скандинавии до Шри-Ланки. При сравнении представителей популяций из Крыма, с Курильских островов и из Архангельской обл. было установлено, что совокупный состав сенсилл на флагеллумах антенн у них не различается. Оказалось, что у представителей крымской популяции изогнутые трихоидные сенсиллы короче, чем у особей других популяций (рис. 3, А). При попарном сравнении выяснилось, что различия в длине этих сенсилл как между насекомыми из крымской ( $12.8 \pm 0.9 \mu\text{m}$ ) и курильской ( $16.2 \pm 0.6 \mu\text{m}$ ) популяций ( $p = 0.022$ ), так и между особями из крымской

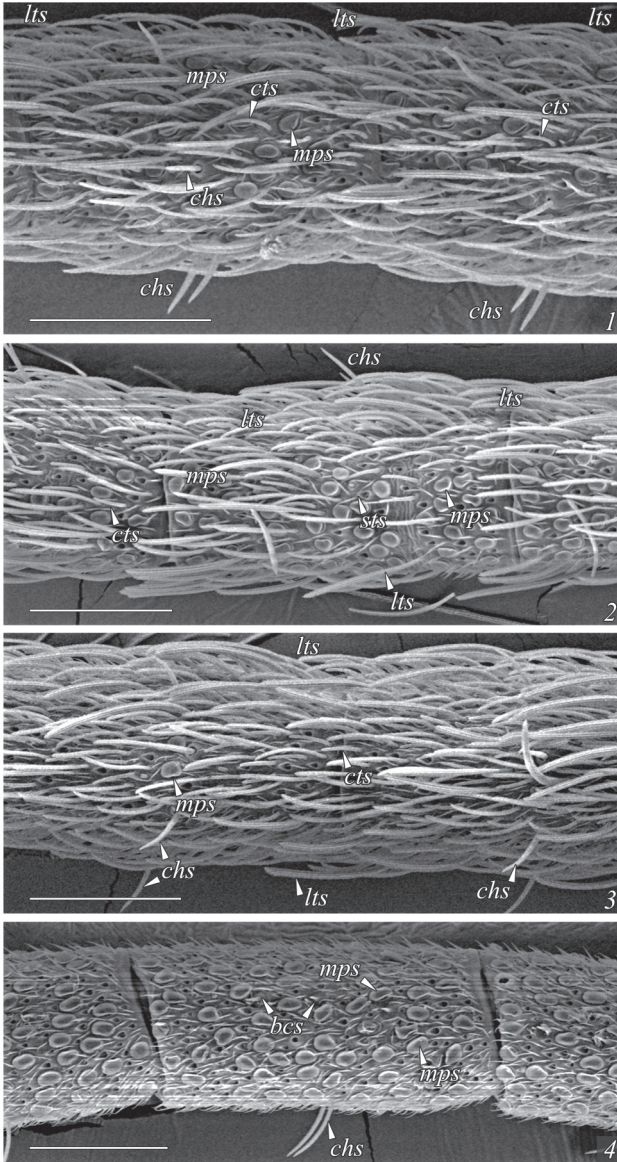


Рис. 1. Флагелломеры ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

1 – *Ecnomus tenellus* Ramb., 2 – *E. maheensis* Malicky, 3 – *E. insularis* Ulmer, 4 – *E. jethet* Malicky.

Типы сенсилл: *bcs* – базиконические, *chs* – хетоидные, *cts* – изогнутые трихонидные, *lts* – длинные трихонидные, *mps* – псевдоплакоидные, *sts* – стилоконические.

Масштабная линейка – 50  $\mu$ m.

и архангельской популяций ( $16.8 \pm 2.1 \mu\text{m}$ ,  $p = 0.004$ ) достоверны. Вместе с тем различий между архангельской и курильской популяциями не обнаружено ( $p = 1$ ). Хетоидные сенсиллы достоверно длиннее у популяции с Кунашира ( $32.6 \pm 2.6 \mu\text{m}$ ) по сравнению с крымской ( $17.3 \pm 2.5 \mu\text{m}$ ,  $p = 0.01$ ) и архангельской популяциями ( $20.6 \pm 1.0 \mu\text{m}$ ,  $p = 0.001$ ); сходство крымской и архангельской популяций недостоверно ( $p = 0.6$ ).

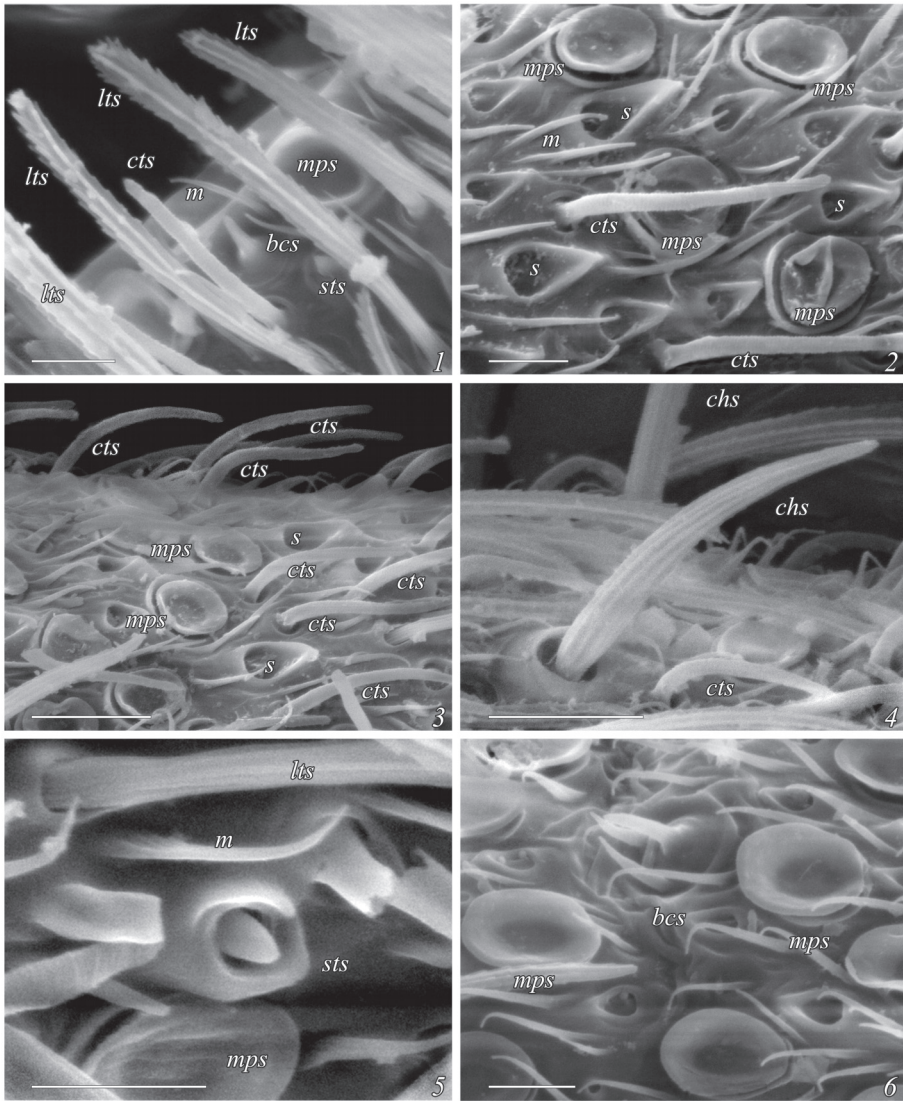


Рис. 2. Антеннальные сенсиллы ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

1 – поверхность 16-го флагелломера представителя крымской популяции *E. tenellus* Ramb. с 5 типами сенсилл: длинными трихонидными, изогнутыми трихонидными, псевдоплакоидными, одиночными стилоконической и базиконической; 2 – изогнутая трихонидная сенсилла с кольцевой исчерченностью на поверхности 5-го флагелломера *E. tenellus* (популяция с о. Кунашир); 3 – участок поверхности 5-го флагелломера того же экземпляра *E. tenellus* с псевдоплакоидными и изогнутыми трихонидными сенсиллами; 4 – хетоидная сенсилла на 24-м флагелломере того же экземпляра *E. tenellus*; 5 – одиночная стилоконическая сенсилла на поверхности 2-го флагелломера *E. maheensis* Malicky; 6 – одиночная модифицированная базиконическая сенсилла на 12-м флагелломере *E. jethet* Malicky.

Типы сенсилл: *m* – микротрихии, *s* – сенсиллярные теки выпавших длинных трихонидных сенсилл. Остальные обозначения как на рис. 1.

Масштабные линейки,  $\mu\text{m}$ : 1, 2, 5, 6 – 5; 3, 4 – 10.

Сенсиллы остальных типов имеют одинаковые размеры у всех популяций: длина длинных трихоидных сенсилл составляет  $31.5 \pm 3.5 \mu\text{m}$ , длина стилоконических сенсилл  $2 \pm 0.1 \mu\text{m}$  при диаметре  $2.5 \pm 0.1 \mu\text{m}$ , диаметр теки базиконических сенсилл  $5.5 \pm 0.5 \mu\text{m}$  при длине  $4.5 \pm 0.1 \mu\text{m}$ , диаметр шляпки грибовидных псевдоплакоидных сенсилл –  $6.4 \pm 0.3 \mu\text{m}$  при высоте менее  $1 \mu\text{m}$  (рис. 3, Б). Различия размеров сенсилл разных типов у исследованных популяций показаны на рис. 3.

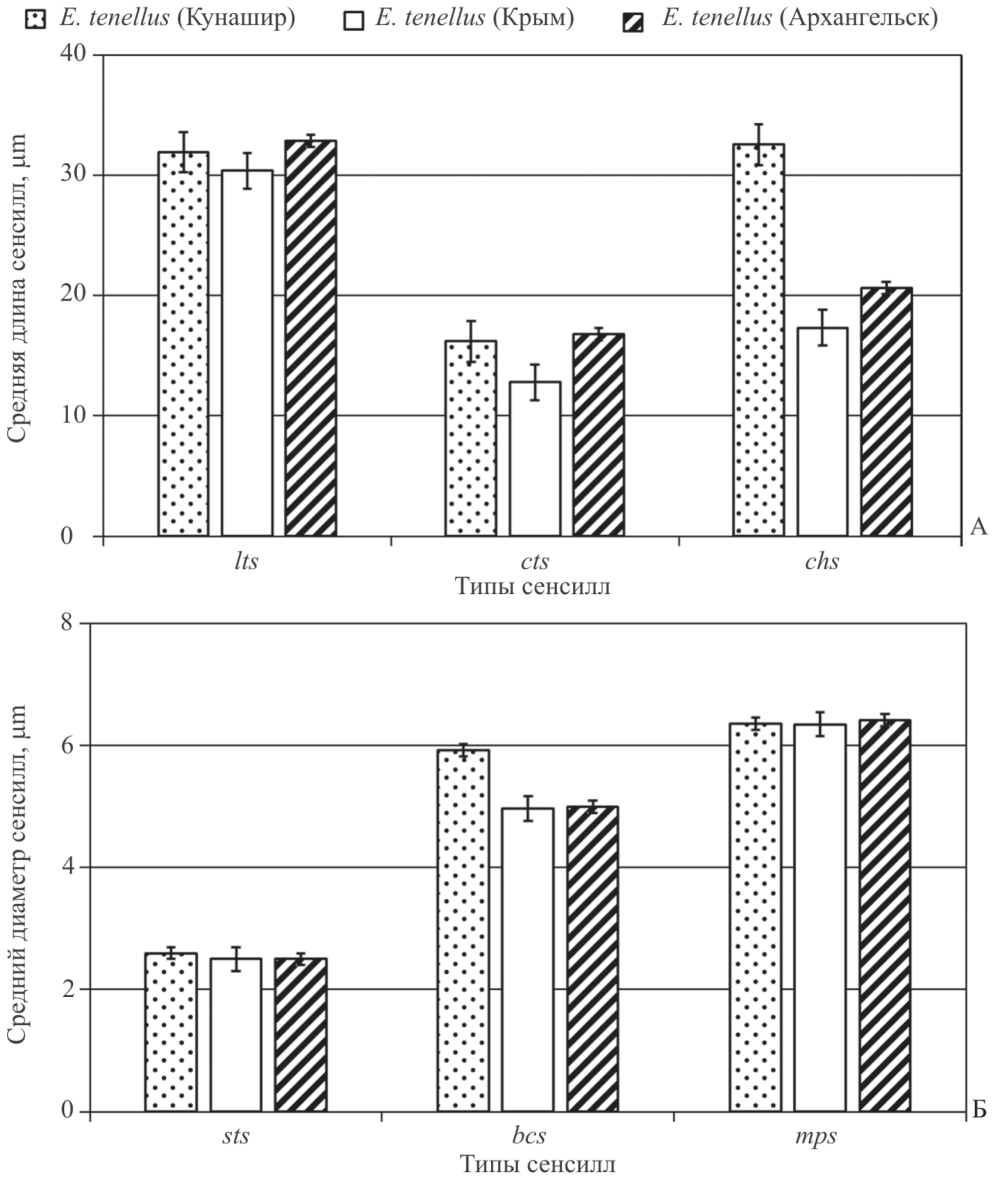


Рис. 3. Сравнение размеров антеннальных сенсилл верхнего (А) и нижнего (Б) ярусов у разных популяций *Econotus tenellus* Ramb.

Обозначения как на рис. 1, 2.

Количество сенсилл на разных сегментах флагеллума антенны (рис. 4–6) меняется, убывая от основания к вершине. Среднее число изогнутых трихoidных сенсилл на базальных (с 1-го по 15-й) флагелломерах составляет  $82.9 \pm 14.7$  на сегмент, а на апикальных флагелломерах –  $42 \pm 9.5$ . Псевдоплакоидные, длинные трихoidные и стилоконические сенсиллы демонстрируют такую же тенденцию, в то время как хетоидные и базиконические сенсиллы распределены относительно равномерно по длине антенны. Различия по числу сенсилл между соседними сегментами антенны никогда не

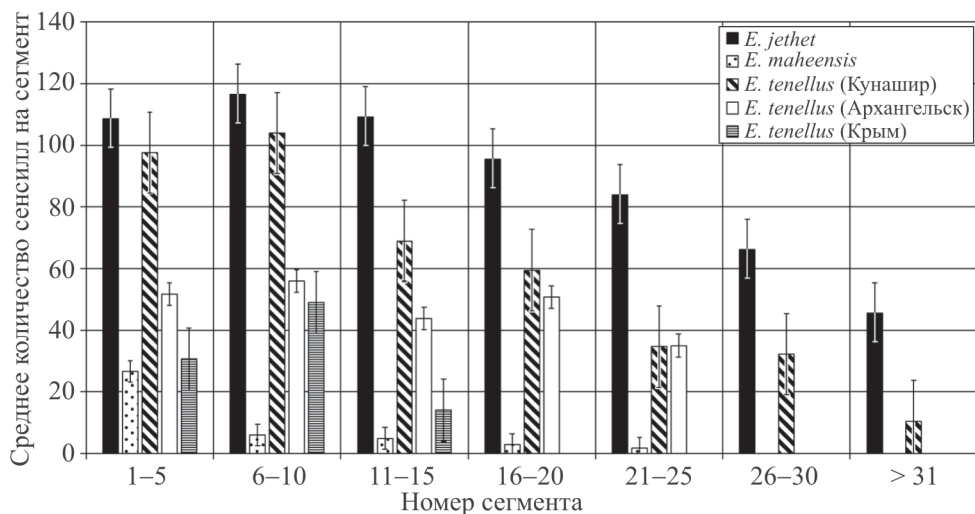


Рис. 4. Количественное распределение псевдоплакоидных сенсилл на антеннах ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

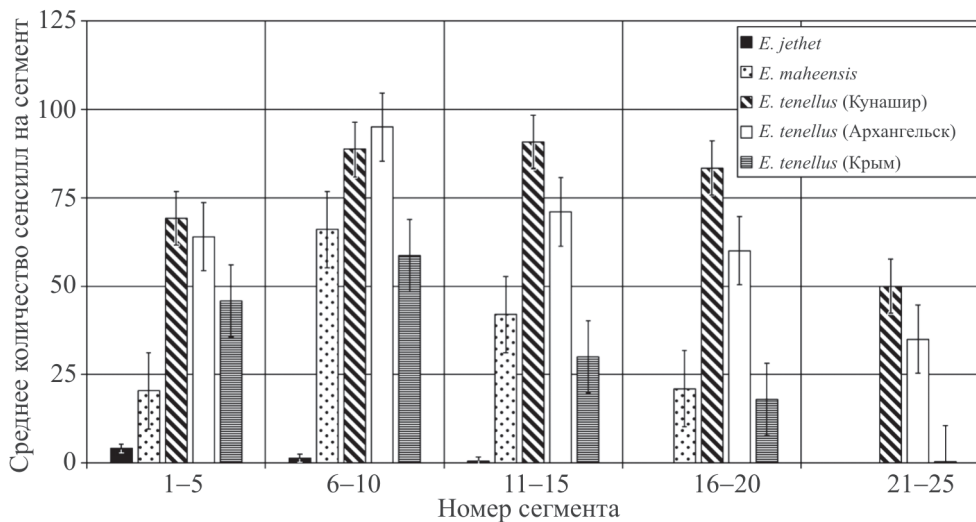


Рис. 5. Количественное распределение изогнутых трихoidных сенсилл на антеннах ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

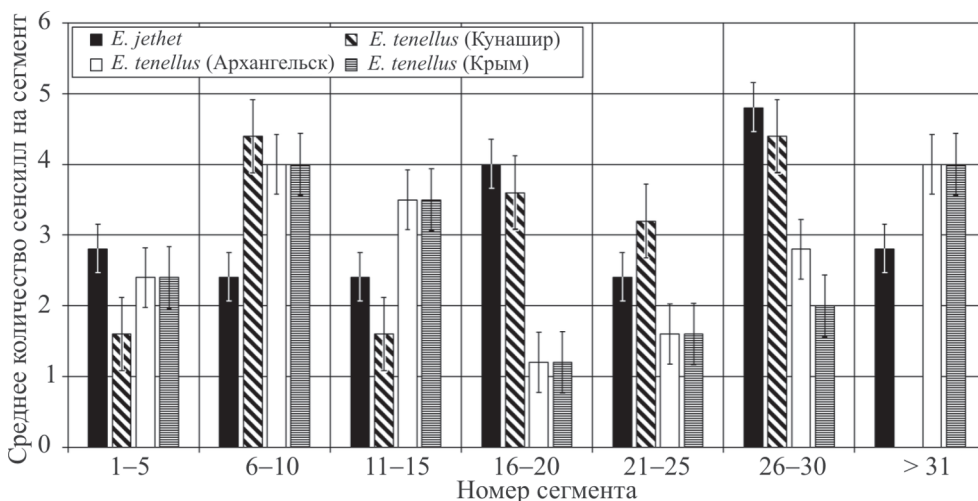


Рис. 6. Количественное распределение базиконических сенсилл на антеннах ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

достигают достоверного уровня, однако общая тенденция к убыванию числа сенсилл некоторых типов статистически достоверна (при  $p < 0.01$ ).

Число изогнутых трихонидных сенсилл у особей крымской популяции достоверно ( $p < 0.001$ ) меньше, чем у особей других популяций, а архангельская и кунаширская популяции не различаются по этому параметру. Другие типы сенсилл обладают одинаковыми количественными характеристиками у насекомых из разных популяций. У особей крымской популяции число спорадически встречающихся базиконических и стилоконических сенсилл невелико, поэтому количественный анализ их распределения имеет высокую погрешность.

### Межвидовые различия в организации сенсорной поверхности

Размеры хетоидных, базиконических и стилоконических сенсилл не имеют существенных межвидовых различий ( $p < 0.001$ ). При попарном сравнении длинных трихонидных сенсилл оказалось, что их длина у *E. tenellus* достоверно больше, чем у других видов ( $p < 0.05$ ). Длина изогнутых трихонидных сенсилл у *E. tenellus* достоверно больше, чем у других видов (кроме особей крымской популяции, у которых длина этих сенсилл такая же, как у *E. maheensis* и *E. jethet*) (рис. 7, А). Диаметр шляпки псевдоплакоидных сенсилл у *E. jethet* достоверно больше, чем у других видов (рис. 7, Б).

Количественный анализ антеннальных сенсилл у трех видов рода *Ecnomus*, для которых имелся достаточный статистический материал, *E. tenellus*, *E. maheensis* и *E. jethet*, показал, что различия между всеми исследованными видами наиболее существенны для изогнутых трихонидных (рис. 5) и псевдоплакоидных (рис. 4) сенсилл. Изогнутых трихонидных сенсилл очень мало у ориентального *E. jethet* (в среднем менее 5 на сегмент). Существенно больше этих сенсилл у сейшельского *E. maheensis*, но и у этого вида они исчезают к вершине антенны. *Ecnomus insularis* по количеству изогнутых трихонидных сенсилл сходен с *E. maheensis*. Больше всего сенсилл данного типа у широко



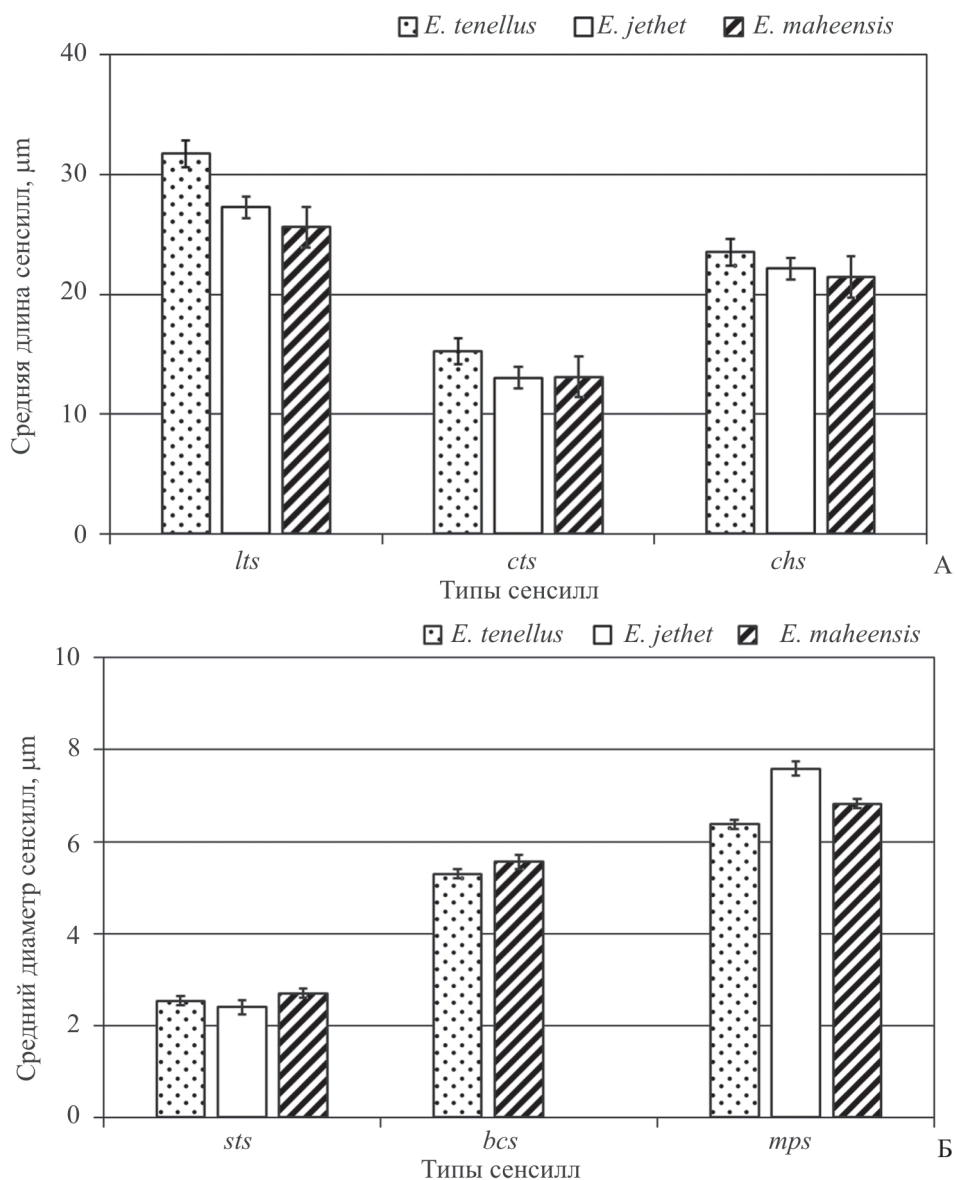


Рис. 7. Сравнение размеров антеннальных сенсилл верхнего (А) и нижнего (Б) ярусов на антеннах трех видов ручейников рода *Ecnomus* McLachlan.

Обозначения как на рис. 1.

распространенного *E. tenellus*. Число псевдоплакоидных сенсилл на одном сегменте у *E. jethet*, наоборот, максимально (в среднем по антенне  $63.6 \pm 5.7$ ) по сравнению с другими видами (в среднем по антенне  $45.6 \pm 6.9$  у *E. tenellus* и  $7.1 \pm 2.0$  у *E. maheensis*). Число стилкокнических сенсилл у *E. tenellus* в среднем больше, чем у других видов, несмотря на то, что у всех видов эти сенсиллы крайне малочисленны. Число базиконических сенсилл всегда невелико и не превышает 5 на сегмент; у *E. maheensis* и у *E. insularis* они отсутствуют (рис. 6).

### Особенности строения сенсилл ручейников рода *Ecnomus*

Антеннальные сенсиллы у исследованных ручейников рода *Ecnomus* в сравнении с другими семействами сохраняют консервативное строение и в большинстве своем не имеют уникальных модификаций в кутикулярной части. Набор рецепторов на флагеллумах, включающий длинные и изогнутые трихоидные, хетоидные, псевдоплакоидные, базиконические и стилоконические сенсиллы, сходен с имеющимся у большинства ручейников, начиная с самых примитивных семейств, таких как, например, *Philopotamidae* (Valuyskiy et al., 2017). Модификации строения кутикулярной части различных структур, которые встречаются у многих семейств (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018), у видов рода *Ecnomus* не обнаружены. Существенная особенность сенсилл у представителей этого рода связана с изменением строения базиконических сенсилл. Эти сенсиллы имеют незамкнутый кольцевой венчик микротрихий по периферии основания. Иногда число микротрихий сокращается до 1 или 2 или их нет совсем (рис. 2, 1, б). Подобная модификация, вероятно, указывает на гомологию базиконических и коронарных сенсилл с незамкнутым венчиком, известных у ручейников сем. *Rhyacophilidae* (Valuyskiy et al., 2017). Остальные типы сенсилл лишены каких-либо структурных особенностей в сравнении с другими семействами ручейников.

Представителей рода *Ecnomus* отличают от других ручейников обилие изогнутых трихоидных сенсилл в средней и дистальной частях антенны, а также отсутствие скоплений или полей этих сенсилл. В целом изогнутые трихоидные сенсиллы ручейников могут располагаться 2 способами: компактно группироваться в пределах сенсорных полей или же относительно равномерно располагаться по всей поверхности антенны (Melnitsky, Ivanov, 2011). Можно предполагать, что гладкие тонкостенные изогнутые трихоидные сенсиллы первоначально были равномерно распределены по сегментам антенн. Образование сенсорных полей, сильно различающихся по структуре и числу у разных семейств, вероятно, происходило параллельно в различных филогенетических ветвях отряда ручейников. Эволюция сенсорных структур на антеннах сем. *Ecnomidae* шла своим путем, и, в отличие от других семейств, у них не возникло обособленных сенсорных полей, а увеличивающиеся в числе изогнутые трихоидные сенсиллы сохранили неспецифическое распределение на поверхности антенн. Стабильность строения и распределения сенсилл может указывать на эволюционную консервативность коммуникационных процессов и их относительную примитивность у видов данного семейства.

### Особенности распределения сенсилл у различных популяций *Ecnomus tenellus*

Сравнение сенсорного вооружения антенн у трех популяций *E. tenellus* показало статистически достоверную обособленность крымской популяции от двух других по разным параметрам изогнутых трихоидных сенсилл. Эти образования на антеннах ручейников из Крыма более короткие и малочисленные, чем у других популяций, однако сходны по размеру и распределению с сенсиллами тропических *E. jethet* и *E. maheensis*. Стоит отметить, что внутрипопуляционная изменчивость сенсилл у всех исследованных экземпляров *E. tenellus* никогда не превышает межпопуляционных различий. Таким образом, особи в пределах одной популяции обладают практически одинаковым набором сенсилл. Обнаруженные нами межпопуляционные различия впервые отмечены для сенсорных структур насекомых и, вероятно, могут быть найдены у других

таксонов. Частота встречаемости таких вариаций у Trichoptera неизвестна, однако показаны небольшие различия в количестве сенсилл между удаленными популяциями Rhyacophilidae (Valuyskiy et al., 2017). Изменение числа изогнутых трихонидных сенсилл может быть связано с особенностями феромонной коммуникации либо является адаптацией к факторам среды обитания, которые сильно различаются в жарких аридных условиях Крыма и в более холодных и влажных местообитаниях Архангельской области и Курильских островов. В пользу последнего предположения говорит сходство размеров изогнутых трихонидных сенсилл крымской популяции *E. tenellus* с сенсиллами тропических представителей рода.

### Сравнение распределения сенсилл у разных видов рода *Ecnomus*

Все исследованные виды характеризуются стабильной структурой кутикулярных образований, однако только у двух из них, *E. maheensis* и *E. insularis*, симпатрично обитающих на Сейшельских островах, количество сенсилл почти одинаково. Они сходны между собой также отсутствием базиконических сенсилл, что обособляет их от других изученных видов. Отклонения у третьего островного тропического вида, *E. jethet*, обусловлены, с одной стороны, резким сокращением числа изогнутых трихонидных и ростом числа псевдоплакоидных сенсилл, а с другой, увеличением диаметра псевдоплакоидных сенсилл. Небольшое число изогнутых трихонидных сенсилл у *E. maheensis*, *E. insularis* и крымской популяции *E. tenellus*, а также значительное увеличение количества этих сенсилл у двух популяций *E. tenellus* из более холодных и северных местообитаний свидетельствуют о возможном влиянии на эти структуры таких факторов среды, как температура и влажность. Принимая во внимание преимущественно тропическое распространение сем. Ecnomidae, можно предполагать, что обе популяции *E. tenellus*, адаптированные к умеренному климату, оказались наиболее эволюционно продвинутыми по структуре сенсорных поверхностей среди всех видов этого семейства. В целом количественные характеристики сенсилл более разнообразны, чем структурные, и на низких таксономических уровнях остаются единственными отличительными признаками видов и, иногда, популяций. Вероятно, изменение числа, размеров и распределения сенсилл предшествует в эволюции другим способам диверсификации сенсорных поверхностей.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Научного парка СПбГУ за предоставленную помощь в работе с оборудованием.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-04-00312 и проекта № 109-4 ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» Научного парка СПбГУ. Материал для исследования собран в экспедициях Кафедры энтомологии в Южную Африку (грант СПбГУ IAS\_1.42.1278.2014) и в Индонезию (грант СПбГУ IAS\_1.42.289.2012).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Валуцкий М. Ю., Мельнички С. И., Иванов В. Д. 2018. Количественная оценка антеннальных сенсилл ручейников семейства Glossosomatidae (Insecta: Trichoptera). В кн.: Материалы Всероссийского научного семинара «Ручейники (Trichoptera) России и сопредельных территорий». Владикавказ, с. 24–29.
- Лепнева С. Г. 1964. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). Фауна СССР. М.; Л.: Наука. Том 2, вып. 1. 563 с.

- Johanson K. A., Espeland M. 2010. Phylogeny of the Ecnomidae (Insecta: Trichoptera). *Cladistics* **26**: 36–48.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2011. Structure and localization of sensilla on antennae of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* **47** (6): 593–602.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D., Valuyskiy M. Yu. 2016. Structure of antennal sensilla in Rhyacophilidae (Insecta: Trichoptera). In: 3rd International Symposium of Benthological Society of Asia. Vladivostok: Dalnauka, pp. 81–82.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D., Valuyskiy M. Yu., Zueva L. V., Zhukovskaya M. I. 2018. Comparison of sensory structures on the antenna of different species of Philopotamidae (Insecta: Trichoptera). *Arthropod Structure and Development* **47**: 45–55.
- Morse J. C. (Ed.) 2018. Trichoptera World Checklist. [URL: <http://www.clemson.edu/cafls/departments/esps/database/trichopt/index.htm>] (дата обращения: 06.12.2018).
- Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2017. Structure of antennal sensilla in the caddisfly genus *Rhyacophila* Pictet (Trichoptera, Rhyacophilidae). *Entomological Review* **97** (6): 703–722.

COMPARATIVE ANALYSIS OF ANTENNAL SURFACES IN ADULT  
CADDISFLIES OF THE GENUS *ECNOMUS* MCLACHLAN  
(TRICHOPTERA, ECNOMIDAE)

M. Yu. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov

*Key words*: sensilla, structure, antennae *Ecnomus*, intrapopulational variation, interspecific variation.

SUMMARY

Investigation of the antennal surfaces in 4 species of the family Ecnomidae (*Ecnomus insularis*, *E. maheensis*, *E. jethet* and *E. tenellus*) has revealed the presence of antennal structures including long trichoid, curved trichoid, mushroom-like pseudoplacoid, basiconic, styloconic, and chaetoid sensilla, as well as the Böhm's bristles. Average numbers and diversity of the sensilla decrease toward the antennal apex. Interpopulational differences in the size and numbers of sensilla, mostly the curved trichoid ones, were found for the first time in insects in the widespread species *Ecnomus tenellus*. Quantitative differences of sensilla found in every studied species are probably adaptive. Evolutional significance of the revealed divergence is discussed.