

УДК 595.745:591.499

**СТРУКТУРА АНТЕННАЛЬНЫХ ПСЕВДОПЛАКОИДНЫХ  
СЕНСИЛЛ РУЧЕЙНИКА *PHILOPOTAMUS MONTANUS* DONOVAN  
(TRICHOPTERA, PHILOPOTAMIDAE)**

© 2019 г. С. И. Мельницкий,<sup>1\*</sup> М. Ю. Валуйский,<sup>1\*\*</sup> В. Д. Иванов,<sup>1\*\*\*</sup>  
М. И. Жуковская,<sup>2\*\*\*\*</sup> Л. В. Зуева<sup>2\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета  
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 190034 Россия  
e-mail: \*simelnitsky@gmail.com, \*\*Sphingonaerpiopsis@gmail.com, \*\*\*v--ivanov@yandex.ru

<sup>2</sup>Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова  
пр. Тореза, 44, С.-Петербург, 194223 Россия  
\*\*\*\*e-mail: mzhukovskaya@rambler.ru, \*\*\*\*\*lidiazueva@mail.ru

Поступила в редакцию 15.01.2019 г.

После доработки 6.05.2019 г.

Принята к публикации 6.05.2019 г.

Методами сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии исследовано строение псевдоплакоидных сенсилл, характерных для Amphispenoptera, на примере грибовидных сенсилл *Philopotamus montanus*, представителя примитивного сем. Philopotamidae. Установлено, что эти сенсиллы отличаются от похожих плакоидных сенсилл наличием впадины (теки), из которой поднимается ножка сенсиллы, имеющая сверху расширенную часть с многочисленными порами на верхней и нижней поверхностях. Дендриты сенсорных нейронов внутри сенсиллы имеют субтерминальные расширения, заполненные электроннопрозрачным жидким содержимым, в то время как их тонкие терминальные части имеют электронноплотные центральные структуры. У *Philopotamus montanus* в составе псевдоплакоидных сенсилл есть 3 сенсорных нейрона.

*Ключевые слова:* сенсилла, ультраструктура, морфология, *Philopotamus*, Philopotamidae, ручейники, антенна, эволюция.

**DOI:** 10.1134/S0367144519020072

Антеннальные сенсиллы ручейников очень разнообразны по строению и особенностям распределения на поверхности члеников флагеллума (флагелломеров) антенн (Slifer, 1970; Tozer, 1982; Fauchoux, 2004b; Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018). Сенсорное вооружение антенн ручейников включает более 20 типов и подтипов сенсилл, при этом антенны отдельных видов могут нести до 13 типов различных структур (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016). Продемонстрировано принципиальное сходство в строении антеннальных сенсилл ручейников и родственных им чешуекрылых (Larsson et al., 2002; Fauchoux, 2004a, 2004b; Ivanov, Melnitsky, 2016).

Сем. Philopotamidae очень древнее: в палеонтологической летописи остатки его представителей известны начиная со средней юры (Ivanov, Sukatsheva, 2002). Сем. Philopotamidae включает 3 подсемейства: Philopotaminae Stephens, 1829, Rossodinae

Oezdikmen et Darilmaz, 2008 и Chimarrinae Rambur, 1842 и насчитывает более 1200 видов в 25 родах. Подсем. Philopotaminae – наиболее архаичное (Ross, 1956). Строение антеннальных сенсилл изучено у 16 видов из трех его подсемейств (Melnitsky et al., 2018).

Различные кутикулярные структуры расположены на антеннах ручейников неравномерно и демонстрируют различные способы распределения: неспецифическое, специфическое, групповое и фиксированное (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018). Псевдоплакоидные сенсиллы по типу расположения относятся к группе сенсилл с неспецифическим распределением. Они не образуют скоплений и перемежаются на поверхности кутикулы с другими типами сенсилл (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018). Одиночные сенсиллы, такие как стилоконические и коронарные, отличаются специфическим (регулярным) распределением: они находятся в определенных частях флагелломера, и их расположение стабильно повторяется на каждом сегменте антенны, а количество может варьировать. Расположение и количество хетоидных сенсилл на всех сегментах фиксированное. У Philopotamidae вентролатерально на базальных сегментах антенн обнаружены сенсорные поля – специализированные зоны, несущие группы изогнутых трихонидных сенсилл (Melnitsky, Ivanov, 2011). Среднее количество сенсилл на каждом сегменте и разнообразие сенсорного покрова у филопотамид снижаются от основания к вершине антенны (Melnitsky et al., 2018), что наблюдается также в других примитивных группах ручейников, например в сем. Rhyacophilidae (Valuyskiy et al., 2017).

Антенны насекомых несут многочисленные трихонидные, хетоидные, и другие сенсиллы, а также уникальные образования, встречающиеся в отдельных отрядах. Псевдоплакоидные сенсиллы, например, найдены только у представителей таксона Amphiesmenoptera и отличаются большим морфологическим разнообразием. У ручейников, включая *Philopotamus montanus*, эти структуры отсутствуют на скапусе и педицеллуме и наиболее многочисленны в основании флагеллума (Melnitsky et al., 2018).

Ультраструктурная организация сенсилл насекомых впервые описана в начале 60-х годов XX в. с появлением трансмиссионной электронной микроскопии (Slifer et al., 1959; Slifer, Sekhon, 1961). Обонятельная сенсилла насекомых обычно структурно специализирована: она покрыта множественными кутикулярными порами, обеспечивающими проникновение молекул-стимулов (Schneider, 1964). Кутикулярные поры сенсиллы имеют сложное строение и связаны с дендритами обонятельного сенсорного нейрона (Steinbrecht, 1996). До последнего времени практически отсутствовали данные о тонком строении псевдоплакоидных сенсилл ручейников (Zueva et al., 2011). Недавно (Yuvaraj et al., 2018) было показано, что кутикула грибовидной псевдоплакоидной сенсиллы *Rhyacophila nubila* очень тонкая, а на ультратонком срезе в сенсиллярной лимфе обнаружено более 25 дендритов. В этой же работе отмечено, что вильчатая псевдоплакоидная сенсилла на антеннах *Rh. nubila* морфологически сходна с базиконической сенсиллой и иннервируется более чем 20 дендритами, однако ни этот, ни другие подтипы псевдоплакоидных сенсилл подробно изучены не были.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования был выбран *Philopotamus montanus* Donovan (рис. 1), типовой вид рода *Philopotamus* Stephens. Материал для исследования был собран авторами в Мурманской обл. на р. Нижняя Лувеньга (67°06'13.0" N, 32°42'30.0" E) и для изучения внешнего строения сенсилл зафиксирован в 70%-ном этаноле. Для гистологических исследований живой материал был помещен в фиксирующий раствор (2.5% глутаральдегида с 1.5%-ным раствором



Рис. 1. *Philopotamus montanus* Donovan в естественной среде (Лувеньга, Кольский п-ов).

параформальдегида в 0.15M коллидиновом буфере при pH 7.2–7.4). Насекомые, зафиксированные таким способом, далее хранились в буферном растворе до 3 месяцев. Затем препараты были обработаны 1%-ным тетраоксидом осмия в 0.15M коллидиновом буфере, проведены через серию спиртов для дегидратации, обработаны ацетоном и залиты смолой EPON-812 при повышенной температуре (поднимавшейся с 37 до 60 °С) в течение 3 дней. Далее из залитых блоков были получены ультратонкие срезы для трансмиссионной электронной микроскопии, которые были исследованы при помощи микроскопа JEOL JEM 100B.

Для общей оценки особенностей морфологии сенсилл были использованы сканирующие электронные микроскопы JEOL NeoScope JCM-5000 и Tescan MIRA3 в Ресурсном центре СПбГУ. Подготовка препаратов для сканирующей микроскопии выполнена по стандартной методике (Melnitsky et al., 2018). Данные о размерных характеристиках сенсилл получены по серийным фотографиям, обработанным в программе ImageJ 1.50. Данные морфометрии представлены как среднее  $\pm$  стандартная ошибка.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Антенна у *Philopotamus montanus* включает около 45 члеников. У Philopotamidae на антеннах обнаружено 7 типов сенсилл, которые расположены в два яруса (рис. 2). В верхнем ярусе обнаружены 4 типа сенсилл. **Длинные трихонидные сенсиллы** слабо изогнуты и имеют ребристую поверхность, длина их в среднем  $47.5 \pm 2.6 \mu\text{m}$ . **Хетонидные сенсиллы** имеют среднюю длину  $31.7 \pm 1.5 \mu\text{m}$ . **Гладкие изогнутые трихонидные сенсиллы** имеют гладкую поверхность, длину в среднем  $17.3 \pm 0.9 \mu\text{m}$ . На скапусе есть **бёмовы сенсиллы**, их длина составляет  $18.4 \pm 1.0 \mu\text{m}$ . В нижнем ярусе расположены 3 типа сенсилл: **стилоконические сенсиллы** имеют длину от 1 до  $2 \mu\text{m}$  и средний диаметр  $1.3 \pm 0.1 \mu\text{m}$ ; **коронарные сенсиллы** немногочисленные, не более 2 на 1 флагелломер, и средней длиной  $1.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ ; **грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы** многочисленны, возвышаются на  $2 \mu\text{m}$  над поверхностью антенны, диаметр сенсиллы в среднем  $7.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ . Все псевдоплакоидные сенсиллы этого вида относятся к подтипу грибовидных.

Кутикулярная часть псевдоплакоидной сенсиллы *Ph. montanus* (рис. 2) представлена широким углубленным гнездом, или текой, окруженной приподнятым кутикулярным



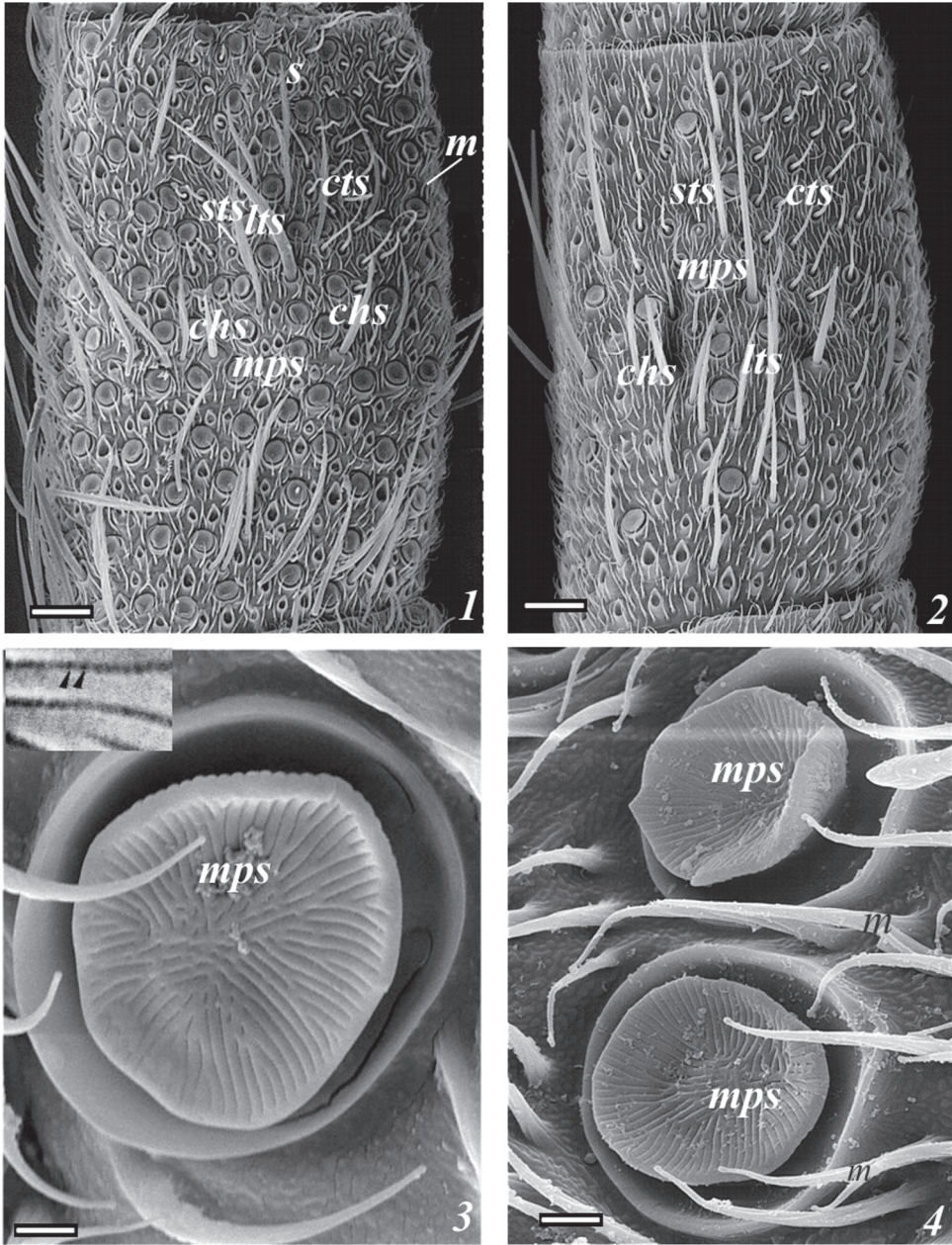


Рис. 2. *Philopotamus montanus* Donovan, сканирующая электронная микроскопия.

1 – сенсорные структуры на вентральной стороне 10-го флагелломера самца, 2 – сенсорные структуры на вентральной стороне 10-го флагелломера самки, 3 – псевдоплакоидные сенсиллы на поверхности антенны самца, 4 – псевдоплакоидные сенсиллы на поверхности антенны самки.

*chs* – хетоидные сенсиллы, *cts* – изогнутые трихонидные сенсиллы, *lts* – длинные трихонидные сенсиллы, *m* – микротрихии, *mps* – псевдоплакоидные сенсиллы, *s* – сенсиллярные теки выпавших длинных трихонидных сенсилл, *sts* – стилоконические сенсиллы. На врезке *стрелками* показаны вдавления в бороздках шляпки сенсиллы.

Масштабные линейки,  $\mu\text{m}$ : 1, 2 – 20; 3, 4 – 5.

кольцом, и телом сенсиллы в виде хорошо развитого широкого стебелька с увеличенной апикальной частью. Апикальная часть грибовидной псевдоплакоидной сенсиллы имеет вид округлой шляпки (апикальной пластинки) диаметром  $7.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$  с вогнутой дорсальной поверхностью и приподнятыми краями; сенсиллы такого типа называются грибовидными псевдоплакоидными сенсиллами. Сенсилла выходит из теки, ее шляпка слегка (на  $1-2 \mu\text{m}$ ) приподнята над уровнем хитинового кольца теки, но не выступает за пределы концов микротрихий на поверхности кутикулы. Поверхность сенсиллы покрыта многочисленными радиально расходящимися бороздками шириной  $0.05 \mu\text{m}$  (рис. 2, 3, 4). Бороздки очень редко ветвятся, и увеличение расстояния между ними при их расхождении от центра к краю почти всегда компенсируется появлением более коротких отдельных вставочных бороздок между основными длинными бороздками. В среднем расстояние между бороздками составляет  $0.8 \pm 0.2 \mu\text{m}$ , промежутки между ними выпуклые. Радиальные бороздки хорошо развиты на дорсальной поверхности шляпки сенсиллы, но имеются также и на вентролатеральной поверхности, однако не заходят на ножку сенсиллы (рис. 2, 4) и отсутствуют на краях шляпки, где дорсальная поверхность переходит в вентральную. Вдоль бороздок не вполне равномерно расположены многочисленные округлые окончатые вдавления (рис. 2, 3) со средними интервалами  $0.23 \pm 0.05 \mu\text{m}$  как на дорсальной, так и на вентральной поверхностях апикальной части сенсиллы.

На фотографиях, полученных при помощи трансмиссионной электронной микроскопии (рис. 3, 4), видно, что каждая псевдоплакоидная сенсилла имеет сложную структуру: внутренние части заполнены дендритами с локальными вакуолярными расширениями, образующими трубчатый слой под поверхностью шляпки. Эти дендриты отходят тремя пучками от 3 биполярных нейронов, которые компактно сгруппированы внутри трубки из внеклеточного вещества, представленного, вероятно, тонкой и рыхлой кутикулой как у других ольфакторных сенсилл. Еще ниже расположены тела 3 чувствительных биполярных нейронов и отходящие от них аксоны. Снаружи от хитиновой трубки и тел нейронов расположены вспомогательные клетки: трихогенная, обкладочная и тормогенная.

Сенсилла имеет очень тонкую ( $0.17 \pm 0.01 \mu\text{m}$ ) по сравнению с обычной антеннальной поверхностью однослойную кутикулу. Во внешней части теки сенсиллы кутикула многослойная и толстая ( $2-3 \mu\text{m}$ ). На срезах кутикулы видно, что вне сенсиллы кутикула антенны представлена эндокутикулой с 3 толстыми нижними темными и серией из 6-8 тонких верхних темных слоев, разделенных более светлыми промежутками; широкий светлый промежуток разделяет эти серии примерно посередине толщины кутикулярного слоя. Выше расположена экзокутикула, не имеющая слоистого строения. Поскольку слоистость в кутикуле сенсиллы не обнаружена, по структуре покров как шляпки, так и ножки сенсиллы относится к экзокутикуле. Кутикулярный покров сенсилл связан только с самыми верхними, наиболее ранними по времени образования слоями эндокутикулы, а прочие слои при приближении к сенсилле прерываются.

На кутикулярной стенке сенсиллы хорошо видны многочисленные бороздки, перфорированные порами. Кутикулярные поры исключительно малого диаметра ( $0.01 \mu\text{m}$ ), причем на части бороздки вне окончатых расширений они находятся поодиночке на дне, что обеспечивает контакт внутренних структур сенсиллы с окружающим воздухом (рис. 3, 2, 3). На участках округлых окончатых вдавлений видны серии пор, разделенных небольшими островками кутикулы (рис. 3, 3); таким образом, эти вдавления не представляют собой одиночные поры кутикулы, а соответствуют скоплениям пор на небольшом участке диаметром  $0.3-0.5 \mu\text{m}$ . Никаких следов трубочек, ведущих от



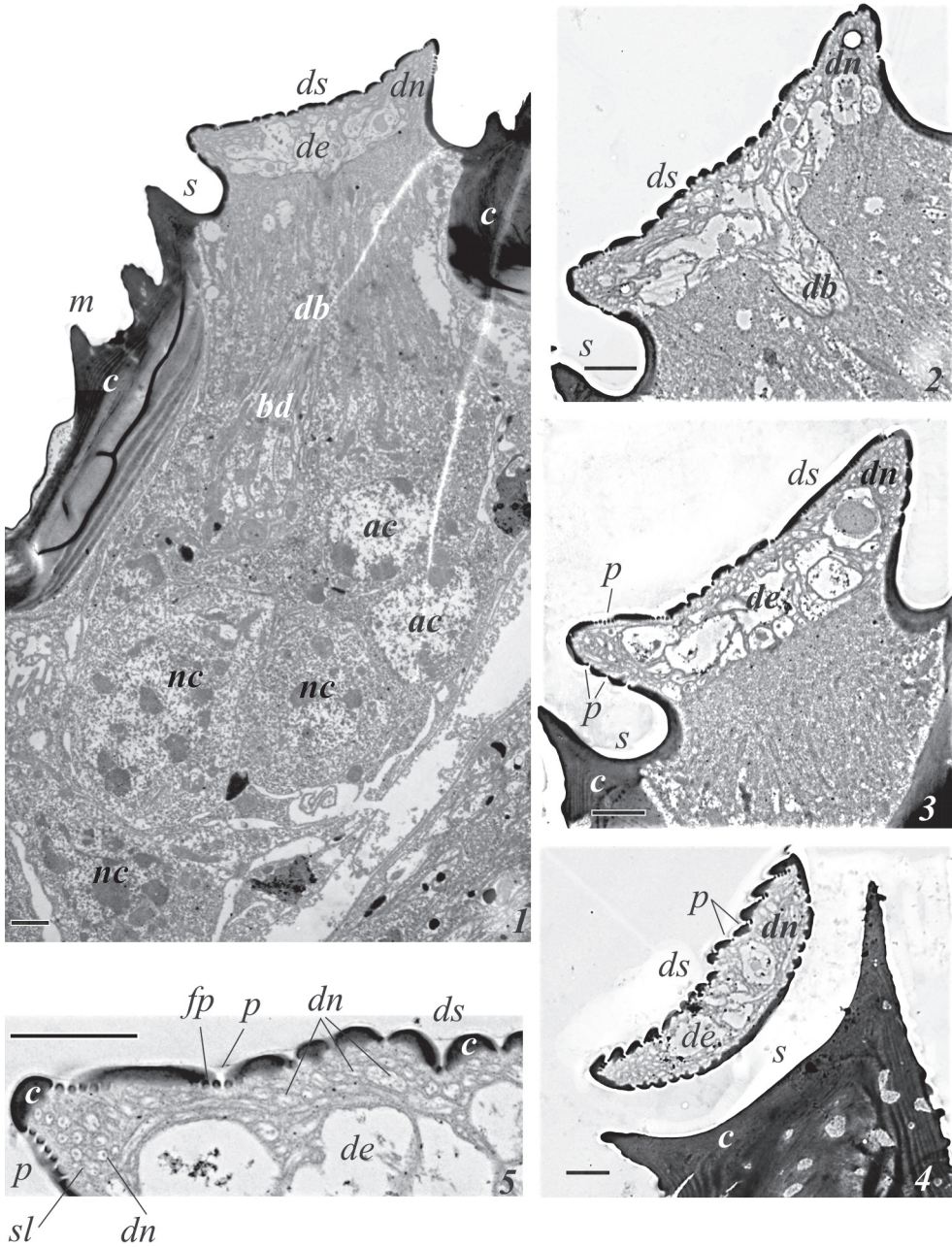


Рис. 3. *Philopotamus montanus* Donovan, структуры псевдоплакоидных сенсилл на антеннах самцов, трансмиссионная электронная микроскопия.

1 – общий вид на продольном сагиттальном срезе; 2–4 – срезы верхней части псевдоплакоидной сенсиллы: сагиттальный (2), парасагиттальный (3) и край шляпки (4); 5 – часть шляпки с порами.

ac – ядра вспомогательных клеток, bd – базальные части дендритов, c – кутикула, db – дендритный пучок в оболочке, de – апикальные расширения дендритов, dn – концевые отростки дендритов в сенсиллярной лимфе, ds – дорсальная поверхность шляпки сенсиллы, fp – ложная пора, m – микротрихии, nc – ядра нейронов, p – пора, s – тека, sl – лимфа сенсиллы.

Масштабные линейки,  $\mu\text{m}$ : 1–4 – 1; 5 – 0.5.

пор внутрь сенсиллы (порово-трубчатая система), не обнаружено; поры открываются непосредственно в полость сенсиллы. Местами, однако, можно видеть неоднородности нижнего слоя толщи кутикулы вне бороздок: на глубине, соответствующей дну окончатых вдавлений, там формируются ряды впадин, окруженных плотной кутикулой и имитирующих поры, однако какой-либо связи этих структур с окружающим воздухом не установлено, и они покрыты сверху слоем кутикулы.

Сенсиллярной лимфы внутри псевдоплакоидной сенсиллы немного, она на препаратах образует электронноплотный зернистый матрикс, не затекающий в отверстия пор. Концевые участки дендритов видны как тонкие трубки с электронноплотной сердцевиной, на поперечных срезах – как кольца с темным пятном в центре. Местами внутри шляпки дендриты сильно расширяются, образуя резервуары, заполненные электроннопрозрачной жидкостью, от которых дорсолатерально широкими основаниями отходят концевые части дендритов. Порой внутри резервуаров видны темные округлые включения (рис. 3, 4, 5). Под поверхностью шляпки диаметр дендритов уменьшается и они ветвятся. Ветвления дендритов редки, и основная масса дендритного слоя в шляпке сенсиллы образована немногими компактно уложенными и постепенно утончающимися к концу дендритными отростками. Базальные части дендритов входят в сенсиллярную лимфу апикальной части сенсиллы в виде узкого пучка, окруженного хитиновой трубкой – дендритной оболочкой. Проксимальная часть дендрита каждого из нейронов толстая, начиная от вхождения в дендритную оболочку. На срезах дендритного пучка (рис. 4, 1–3) видно, что в сенсиллу входят всего 3 дендрита. В некоторых случаях (рис. 3, 4) образование вакуолизованных расширений наблюдается уже в том месте, где эти дендриты выходят из дендритной оболочки. Глубоко под поверхностью кутикулы расположены 3 тела биполярных нейронов с большими ядрами, они плотно упакованы и окружены вспомогательными клетками. Структура базальной части сенсиллы имеет строение, достаточно типичное и для других ольфакторных сенсилл. Практически отсутствует свободное пространство между группами нейронов и вспомогательных клеток соседних сенсилл, что, по-видимому, свидетельствует о том, что распределение сенсилл на поверхности антенны ограничено пространством, необходимым для тел нейронов.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В работе Ювараджа с соавт. (Yüvaraj et al., 2018) показан лишь срез через край «шляпки» грибовидной псевдоплакоидной сенсиллы *Rhyacophila nubila* Zett., а на ультратонком срезе в сенсиллярной лимфе обнаружено более 25 дендритов. Наши микрофотографии показывают наличие лишь небольшого числа рецепторных клеток (рис. 4). Нам ни разу не удалось наблюдать ветвление отростков; вероятно, это означает, что дендриты не ветвятся, а уложены в клубок, отчего возникает иллюзия многочисленных отростков. На поверхности псевдоплакоидных сенсилл имеются бороздки с округлыми вдавлениями (рис. 2, 3). Вдавления похожи на отверстия пор, однако на поперечных срезах шляпки (рис. 3, 5; 4, 4) видно, что поры могут быть расположены на бороздке и вне вдавлений, а во вдавлениях они образуют скопления. Эти поры имеют размеры порядка 0.01  $\mu\text{m}$ , что является нижней границей для пор, обнаруженных в ольфакторных сенсиллах насекомых; такие же поры есть в сенсиллах чешуекрылых и жуков (Schneider, Steinbrecht, 1968). Наряду с открытыми порами в толще кутикулы имеются ложные поры, которые представляют собой впадины внутренней стороны кутикулы, по размеру и положению соответствующие настоящим порам, однако они покрыты сверху слоем кутикулы и не имеют наружных отверстий (рис. 4, 4). Такие ложные поры



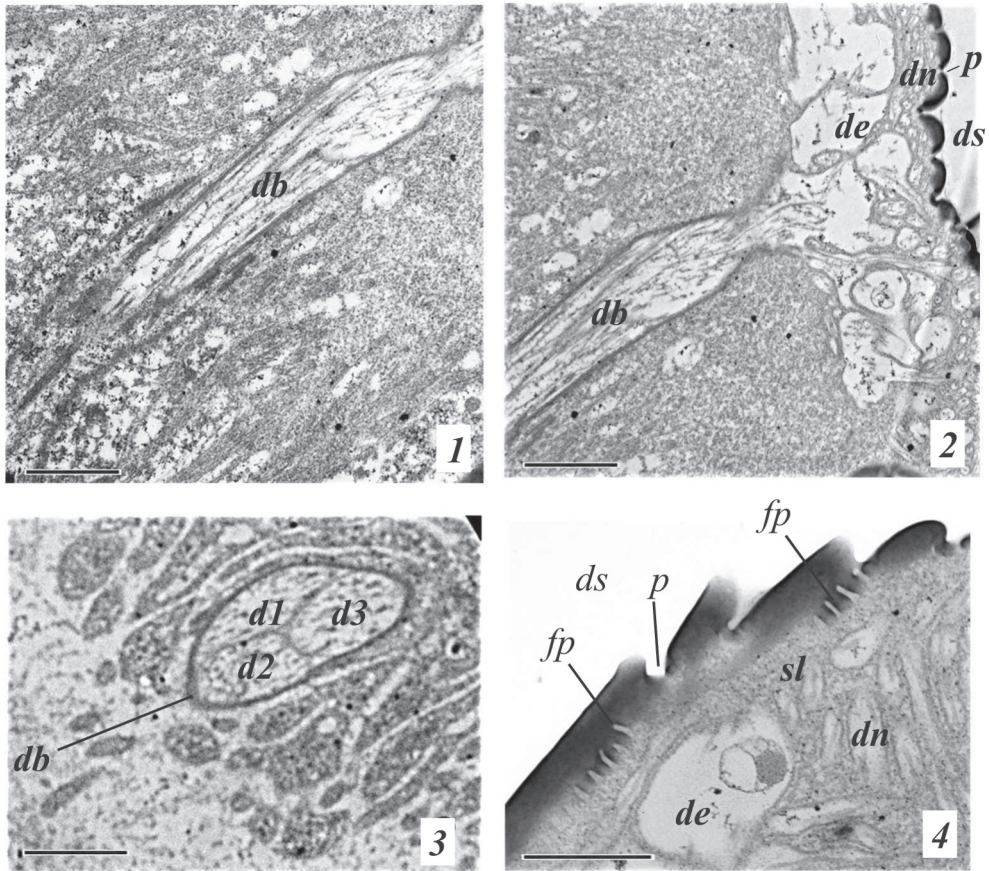


Рис. 4. *Philopotamus montanus* Donovan, структуры псевдоплакоидных сенсилл на антеннах самцов, трансмиссионная электронная микроскопия.

1, 2 – дорсомедиальная часть сенсиллы с дендритами в оболочке на сагиттальном срезе, базально (1) и апикально (2); 3 – поперечный срез дендритов в оболочке; 4 – срез поверхностного участка шляпки с ложными порами.

d1, d2, d3 – дендриты в составе пучка; остальные обозначения как на рис. 3.

Масштабные линейки,  $\mu\text{m}$ : 1–3 – 1; 4 – 0.5.

местами образуют скопления, напоминающие группы пор во вдавлениях шляпки, а в отдельных случаях представляют собой продолжение скопления пор во вдавлении (рис. 3, 5).

Псевдоплакоидные сенсиллы относятся к одностенным сенсиллам насекомых (Steinbrecht, 1996), однако характерные для этого типа сенсилл поровые трубочки, идущие расходящимся пучком от отверстия поры внутрь сенсиллы и, возможно, участвующие в транспорте гидрофобных одорантов к дендритам рецепторных клеток (Steinbrecht, 1997) нами не обнаружены. Более того, плотное расположение дендритов практически не оставляет места для сенсиллярной лимфы, гидрофильной среды, которую должны преодолеть молекулы веществ-стимулов, чтобы достигнуть рецепторов на мембране дендритов. Плотные упакованные отростки дендритов и тонкая кутикула известны также у примитивных чешуекрылых, например у моли *Micropteryx calthella* (L.) из сем. Micropterigidae (Hallberg, Hansson, 1999).



Псевдоплакоидные сенсиллы отличаются от плакоидных наличием теки, ножки, расширенной шляпки, имеющей поры как на верхней, так и на нижней поверхностях (рис. 5). Плакоидные сенсиллы перепончатокрылых отличаются по внутреннему строению от псевдоплакоидных сенсилл ручейников в наибольшей степени. Так, плакоидные сенсиллы шмелей *Bombus lapidarius* (L.) иннервируются 13–20 нейронами, кутикулярная дендритная оболочка у них не обнаруживается (Ågren, Hallberg, 1996). Поровые трубочки показаны в плакоидных сенсиллах хальцид (Barlin, Vinson, 1981), которые отличаются также более толстой кутикулой поровой пластинки. В плакоидных сенсиллах у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. находится от 12 до 18 чувствительных клеток,



Рис. 5. Схема строения плакоидной (А) и псевдоплакоидной (Б) сенсилл.

*ac* – ядра вспомогательных клеток, *an* – аксоны чувствительных нейронов, *bd* – базальные части дендритов, *c* – кутикула, *db* – дендритный пучок во внеклеточной оболочке, *de* – апикальные расширения дендритов, *dn* – концевые отростки дендритов в сенсиллярной лимфе, *ds* – дорсальная поверхность шляпки сенсиллы, *hp* – клетки гиподермы, *m* – микротрихии, *nc* – ядра нейронов, *s* – тека, *sp* – бороздки на поверхности шляпки с вдавлениями и порами, *tc* – вспомогательная трихогенная клетка, *th* – вспомогательная обкладочная клетка, *tm* – вспомогательная тормогенная клетка.

диаметр пор составляет 0.01  $\mu\text{m}$  (Slifer, Sekhon, 1961); у плавунца *Acilius sulcatus* (L.) в составе плакоидной сенсиллы обнаружены только 2 сенсорные клетки (Иванов, 1969). У жука-носорога *Oryctes rhinoceros* L. плакоидные сенсиллы характеризуются толстой кутикулой с крупными порами, снабженными поровыми трубочками, значительным объемом сенсиллярной лимфы и наличием дендритной оболочки и всего 2 нейронов, отвечающих на феромонные компоненты, эфиры и спирты (Renou et al., 1998).

Псевдоплакоидные сенсиллы *Amphiesmenoptera* могли образоваться на основе плакоидных или базиконических сенсилл. Базиконические сенсиллы широко распространены у насекомых с полным превращением, в то время как плакоидные сенсиллы среди этих насекомых отмечены только у жуков и перепончатокрылых. Как правило, кутикулярный отдел плакоидной сенсиллы имеет вид округлой или продолговатой пластинки. Базиконические и трихоидные сенсиллы насекомых крайне разнообразны по строению и ультраструктурной организации. Число рецепторных клеток в ольфакторных сенсиллах насекомых может сильно различаться у представителей разных отрядов: от одной у чешуекрылых и двукрылых до 50 у прямокрылых (Schneider, Steinbrecht, 1968).

В предыдущих исследованиях было отмечено, что феромонные железы и связанные с ними кутикулярные структуры брюшка у ручейников сем. *Philopotamidae* во многом сходны с подобными структурами у чешуекрылых сем. *Eriocraniidae* (Ivanov, Melnitsky, 1999; Мельницкий, 2004). Стернальные железы ручейников и примитивных чешуекрылых синтезируют и выделяют феромоны, которые играют важную роль в химической коммуникации *Amphiesmenoptera* (Ivanov, Melnitsky, 2002). Кроме того, было показано, что у представителей вышеуказанных семейств наблюдаются сходные компоненты в выделяемых феромонных смесях (Ivanov, Melnitsky, 2014). При сопоставлении состава, строения и распределения сенсилл на антеннах *Philopotamidae* и *Eriocraniidae* обращают на себя внимание существенные различия в сенсиллярном вооружении антенн у представителей этих семейств (Melnitsky et al., 2018; Yuvaraj et al., 2018). Так, длинные трихоидные сенсиллы *Philopotamidae* замещаются более короткими и широкими чешуйками у *Eriocraniidae*. Изогнутые трихоидные сенсиллы у этих чешуекрылых так же, как и у ручейников, образуют сенсорные поля, расположенные особым образом – вблизи проксимального края сегмента. Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы на флагелломерах *Philopotamus montanus* и других представителей этого семейства, вероятно, являются гомологами ушковидных сенсилл *Eriocraniidae*. Можно предположить, что ушковидные сенсиллы чешуекрылых также являются одним из подтипов псевдоплакоидных сенсилл *Amphiesmenoptera*.

Самое большое структурное разнообразие псевдоплакоидных сенсилл наблюдается у представителей *Amphiesmenoptera*. У ручейников обнаружено 9 типов этих структур: грибовидные, двулопастные, вильчатые, зубчатые, рожковидные, звездчатые, листовидные, мультивильчатые, рассеченные (Melnitsky, Ivanov, 2011; Valuyskiy et al., 2017). Показано, что в некоторых семействах ручейников форма апикальных частей псевдоплакоидных сенсилл изменчива и иногда в пределах вида возникают размерные подтипы, которые в ходе дальнейшей эволюции могут обособляться в уникальные структурные типы (Valuyskiy et al., 2017). Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы обнаружены во многих семействах ручейников, у которых найдены псевдоплакоидные сенсиллы, за исключением *Phryganeidae*, *Goeridae*, *Oeconesidae* и *Sericostomatidae* (Melnitsky, Ivanov, 2011). Они широко представлены в различных эволюционных ветвях *Trichoptera* и обнаружены также в некоторых таксонах чешуекрылых. Среди *Lepidoptera* грибовид-

ные псевдоплакоидные сенсиллы есть у представителей семейств Micropterigidae, Agatiphagidae, Eriocraniidae и Lophocoronidae (Faucheux, 2004a, 2004b; Melnitsky et al., 2018). Псевдоплакоидные сенсиллы встречаются у примитивных представителей обоих отрядов и, очевидно, входят в основной план строения Amphiesmenoptera.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

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

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 18-04-00312), грантами СПбГУ 1.42.1017.2016, 1.42.1011.2016, CONF 2018 1 (Id: 34829755), программой госбюджета АААА-А18-118013090245-6 и проектом Научного парка СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» № 109-5339.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В. П. 1969. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых. Труды Всесоюзного энтомологического общества **53**: 301–333.
- Мельницкий С. И. 2004. Сравнительный анализ морфологии IV и V стернитов брюшка Amphiesmenoptera. В кн.: Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Труды II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, с. 111–118.
- Ågren L., Hallberg E. 1996. Flagellar sensilla of bumble bee males (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*). *Apidologie* **27** (6): 433–444.
- Barlin M. R., Vinson S. B. 1981. Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **10** (1): 29–42.
- Faucheux M. J. 2004a. Antennal sensilla of *Sabatina sterops* Turner (Lepidoptera: Micropterigidae). *Transactions of the Royal Society of South Australia* **128** (2): 187–194.
- Faucheux M. J. 2004b. Sensilla placodea on the antennae of Lepidoptera. *Annales de la Societe Entomologique de France* **40** (1): 105–107.
- Hallberg E., Hansson B. S. 1999. Arthropod sensilla: morphology and phylogenetic considerations. *Microscopy Research and Technique* **47** (6): 428–439.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 1999. Structure of the sternal pheromone glands in caddisflies (Trichoptera). *Entomological Review* **79** (8): 926–942.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2002. Structure of pheromone glands in Trichoptera. In: W. Mey (ed.). *Proceedings of 10th International Symposium on Trichoptera*. Nova Supplementa Entomologica, Keltern **15**: 17–28.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2011. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera). *Zoosymposia* **5**: 210–234.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2014. Questions of molecular evolution of pheromone communication in caddisflies and lower moths (Insecta: Trichoptera, Lepidoptera). *Entomological Review* **94** (7): 930–942.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2016. Diversity of the olfactory sensilla in caddis-flies (Trichoptera). *Zoosymposia* **10**: 224–233.
- Ivanov V. D., Sukacheva I. D. 2002. Trichoptera (Phryganeida). In: A. P. Rasnitsyn, L. J. Quicke (eds). *History of Insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishing etc., pp. 199–220.
- Larsson M. C., Hallberg E., Kozlov M. V., Francke W., Hansson B. S., Löfstedt C. 2002. Specialized olfactory receptor neurons mediating intra- and interspecific chemical communication in leafminer moths *Eriocrania* spp. (Lepidoptera: Eriocraniidae). *The Journal of Experimental Biology* **205**: 989–998.
- 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. 2016. Structure of the antennal olfactory sensilla in the genus *Molanna* (Trichoptera: Molannidae). *Zoosymposia* **10**: 292–300.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D., Valuykiy 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.



- Renou M., Tauban D., Morin A. J. 1998. Structure and function of antennal pore plate sensilla of *Oryctes rhinoceros* (L.) (Coleoptera: Dynastidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **27** (3): 227–233.
- Ross H. H. 1956. *Evolution and Classification of the Mountain Caddis-Flies*. Urbana, IL: University of Illinois Press, 213 p.
- Schneider D. 1964. Insect antennae. *Annual Review of Entomology* **9**: 103–122.
- Schneider D., Steinbrecht R. A. 1968. Checklist of insect olfactory sensilla. *Symposia of the Zoological Society of London* **23**: 279–297.
- Slifer E. H. 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Review of Entomology* **15**: 121–141.
- Slifer E. H., Prestage J. J., Beams H. W. 1959. The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera; Acrididae). *Journal of Morphology* **105** (1): 145–191.
- Slifer E. H., Sekhon S. S. 1961. Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* Linnaeus. *Journal of Morphology* **109** (3): 351–381.
- Slifer E. H., Sekhon S. S. 1971. Structures on the antennal flagellum of a caddisfly, *Frenesia missa* (Trichoptera, Limnephilidae). *Journal of Morphology* **135** (3): 373–388.
- Steinbrecht R. A. 1996. Structure and function of insect olfactory sensilla. *Ciba Foundation Symposium* **200**: 158–174.
- Steinbrecht R. A. 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **26** (3–4): 229–245.
- Tozer W. 1982. External antennal morphology of the adult and larva of *Nectopsyche albida* (Walker) (Trichoptera: Leptoceridae). *Freshwater Invertebrate Biology* **1**: 35–43.
- 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.
- Yuvaraj J. K., Andersson M. N., Anderbrant O., Löfstedt C. 2018. Diversity of olfactory structures: A comparative study of antennal sensilla in Trichoptera and Lepidoptera. *Micron* **111**: 9–18.
- Zueva L. V., Maksimova D., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2011. Ultrastructure of the pseudoplacoid sensilla in Philopotamidae (Trichoptera). In: *Abstracts 12<sup>th</sup> European Symposium for Insect Taste and Olfaction*. Saint-Petersburg, Russia. St. Petersburg, pp. 34–35.

STRUCTURE OF ANTENNAL PSEUDOPLACOID SENSILLA  
IN THE CADDISFLY *PHILOPOTAMUS MONTANUS* DONOVAN  
(TRICHOPTERA, PHILOPOTAMIDAE)

S. I. Melnitsky, M. Yu. Valuyskiy, V. D. Ivanov, M. I. Zhukovskaya, L. V. Zueva

*Key words:* sensillum, fine structure, morphology, *Philopotamus*, Philopotamidae, caddis-flies, antenna, evolution.

SUMMARY

Structure of pseudoplacoid sensilla characteristic for Amphiesmenoptera by SEM and TEM methods was studied in the mushroom-like sensilla of *Philopotamus montanus* Don., a member of the primitive family Philopotamidae. These sensilla have been found different from the externally similar placoid sensilla in the presence of the socket-like depression and the sensillary stem rising from it. The expanded terminal part filled with the dendrites of the sensory neurons has numerous pores on its upper and lower surfaces. The sensillary dendrites have subterminal expansions filled with electron-transparent fluid, while their thin terminal parts have electron-dense central elements. A pseudoplacoid sensillum in the studied species has three sensory neurons. A comparison of the mushroom-like pseudoplacoid sensilla in *Ph. montanus* with chemoreceptive sensilla of other insects was performed.