

УДК 595.745:591.499

**СТРУКТУРА, РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ РУЧЕЙНИКОВ НАДСЕМ.
PSYCHOMYIOIDEA (TRICHOPTERA, ANNULIPALPIA)**

**© 2022 г. К. Т. Абу Дийак, * М. Ю. Валуйский, **
С. И. Мельницкий, *** В. Д. Иванов ******

Кафедра энтомологии, Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: kdiyak@gmail.com, ** e-mail: sphingonaepiopsis@gmail.com,

*** e-mail: simelnitsky@gmail.com, **** e-mail: v--ivanov@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 4.03.2022 г.

Принята к публикации 4.03.2022 г.

Впервые выполнено сравнительно-морфологическое исследование строения и локализации сенсилл на антеннах ручейников надсем. Psychomyioidea. Методами электронной микроскопии была изучена морфология антеннальных сенсилл у 21 вида из семейств Psychomyiidae (6), Xiphocentronidae (1), Dipseudopsidae (3), Polycentropodidae (9) и Pseudoneureclipsidae (2). На антеннах исследованных видов было обнаружено 7 различных типов сенсилл: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, хетоидные, базиконические, коронарные, стилоконические и псевдоплакоидные сенсиллы. Распределение различных типов сенсилл у изученных семейств в основном соответствует исходному плану строения сенсорной поверхности Trichoptera. Длинные трихоидные и псевдоплакоидные сенсиллы обычно имеют неспецифическое распределение, хетоидные – фиксированное, базиконические, коронарные и стилоконические сенсиллы – специфическое. Сенсорные поля изогнутых трихоидных сенсилл расположены на базальных сегментах антенны и всегда находятся на вентролатеральной стороне флагелломера. У изученных видов найдены три варианта формы сенсорных полей. Сенсорная поверхность антенн представителей надсем. Psychomyioidea в основном имеет консервативное строение, при этом у отдельных эволюционных линий наблюдаются модификации в строении и локализации сенсилл.

Ключевые слова: сенсиллы, сенсорные поля, антенны, Trichoptera, ручейники, Annulipalpia, Psychomyioidea, эволюция.

DOI: 10.31857/S0367144522020113, **EDN:** HKVTWY

Ручейники (Trichoptera) – отряд насекомых с полным превращением, насчитывающий около 17 000 видов (Morse, 2022), вместе с чешуекрыльями (Lepidoptera) и таракхотерами (Tarachoptera) они объединяются в надотряд Amphipsenoptera. Отряд Trichoptera подразделяется на три подотряда: два современных – кольчатощупиковые (Annulipalpia) и целнощупиковые (Integripalpia) – и ископаемый подотряд Protopterina (Ivanov, Sukacheva, 2002; Kopylov et al., 2020). Внутри кольчатощупиковых

ручейников выделяются три эволюционные линии, которые рассматриваются в ранге надсемейств: *Philopotamoidea*, *Hydropsychoidea* и *Psychomyioidea* (Holzenthal et al., 2011). Надсем. *Psychomyioidea* включает 7 современных семейств: *Psychomyiidae* Walker, 1852; *Xiphocentronidae* Ross, 1949; *Ecnomidae* Ulmer, 1903; *Dipseudopsidae* Ulmer, 1904; *Polycentropodidae* Ulmer, 1903; *Kambaitipsychidae* Malicky, 1992 и *Pseudoneureclipsidae* Ulmer, 1951, а также два ископаемых семейства – *Electralbertidae* Botosaneanu et Wichard, 1983 и *Protobaikalopsychidae* Melnitsky et Ivanov, 2020, известные по единичным находкам из меловых местонахождений Канады и России. В состав надсемейства входит более 2350 видов из 70 родов. Монофилия *Psychomyioidea* была подтверждена молекулярно-генетическими и морфологическими данными (Kjer et al., 2016; Thomas et al., 2020).

Предыдущие исследования выявили на антеннах ручейников восемь типов сенсилл: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, хетоидные, псевдоплакоидные, базиконические, коронарные, целоконические и стилоконические (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2017, 2019, 2020a, 2020b; Melnitsky et al., 2018). При этом максимальное количество подтипов было обнаружено у псевдоплакоидных сенсилл: грибовидные, рожковидные, звездчатые, зубчатые, листовидные, вильчатые, мультивильчатые, двулопастные, рассеченные, копьевидные, ушковидные, Т-образные и гребневидные (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011; Valuyskiy et al., 2017, 2020b; Abu Diiak et al., 2021). В пределах одного семейства обычно отмечается от 7 до 10 типов и подтипов сенсилл (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2019, 2020a). Однако в сем. *Rhyacophilidae* встречаются сенсиллы 13 подтипов, подобное разнообразие достигается путем структурной дифференциации псевдоплакоидных сенсилл (Valuyskiy et al., 2017). Исходное состояние сенсорной поверхности антенн у ручейников предположительно включает шесть типов сенсилл: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, хетоидные, псевдоплакоидные, коронарные и стилоконические (Valuyskiy et al., 2020a). Высокое структурное разнообразие сенсилл на антеннах ручейников может быть связано со сложной и разнообразной феромонной коммуникацией у этих насекомых (Ivanov, 1993; Ivanov, Melnitsky, 2014).

На антеннах ручейников выявлены четыре типа распределения сенсилл: неспецифическое, специфическое, фиксированное и групповое (сенсорные поля и сенсорные скопления) (Valuyskiy et al., 2017). Неспецифическое распределение обычно характерно для длинных трихоидных и псевдоплакоидных сенсилл разных подтипов: эти сенсиллы более или менее равномерно покрывают всю поверхность сегмента антенны. Специфическое распределение свойственно базиконическим, коронарным и стилоконическим сенсиллам, они встречаются только в определенной области сегмента. Хетоидные сенсиллы характеризуются фиксированным распределением, постоянным положением на сегментах антенны. Изогнутые трихоидные сенсиллы собраны в сенсорные поля различной формы на вентральной стороне сегментов. Количество сенсилл всех типов на сегмент уменьшается к вершине антенны (Valuyskiy et al., 2017, 2019, 2020a, 2020b; Melnitsky et al., 2018; Abu Diiak et al., 2021).

Сенсорная поверхность антенн подробно исследована у 10 семейств ручейников: в подотряде *Annulipalpia*–*Philopotamidae* (Kubiak et al., 2015; Melnitsky et al., 2018), *Ecnomidae* (Valuyskiy et al., 2019 и *Hydropsychidae* (Abu Diiak et al., 2021); а в подотряде *Integripalpia* – *Rhyacophilidae* (Valuyskiy et al., 2017), *Glossosomatidae* (Valuyskiy

et al., 2020a), Hydroptilidae (Wells, 1984), Apataniidae (Valuyskiy et al., 2020b), Limnephilidae (Ivanov, Melnitsky, 2011), Phryganeidae (Ivanov, Melnitsky, 2011) и Molannidae (Melnitsky, Ivanov, 2016). В приведенных выше работах сенсорную поверхность антенн изучали в основном у самцов, так как они во многих группах ручейников коммуникационно активны и используют сенсиллы антенн для поиска полового партнера (Ivanov, Melnitsky, 1999, 2014). У исследованных семейств подотряда Annulipalpia было обнаружено более низкое разнообразие сенсилл и сенсорных полей, чем у Integripalpia (Melnitsky, Ivanov, 2011; Ivanov, Melnitsky, 2016). Мы предполагаем, что Annulipalpia в целом характеризуются меньшим разнообразием сенсилл и сенсорных полей, чем Integripalpia, но в отдельных таксонах кольчатощупиковых ручейников может наблюдаться высокая вариабельность сенсорных структур (Abu Diiak et al., 2021). Для проверки этого предположения мы провели сравнительный анализ с привлечением ранее не исследованных семейств подотряда Annulipalpia.

Новые сравнительно-морфологические данные по различным семействам подотряда Annulipalpia могут быть использованы в комплексном филогенетическом анализе, что позволит установить основные направления эволюции поверхности антенн у Annulipalpia и ручейников в целом. Эти данные также будут в дальнейшем сопоставлены со сведениями о сенсорных комплексах антенн и сенсилл на ротовых придатках, изучение которых запланировано в ближайшей перспективе. Особенности функционирования сенсорных комплексов антенн у насекомых не могут быть изучены без предварительного анализа их строения. В конечном итоге сравнительные данные об антеннальных сенсиллах могут внести ясность в понимание эволюции коммуникационных систем ручейников и всего класса насекомых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенсорная поверхность антенн исследована у самцов 21 вида ручейников из пяти семейств подотряда Annulipalpia: *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758) (материал из России, Ленинградская обл.); *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834) (Швеция); *Plectrocnemia conspersa* (Curtis, 1834) (Швеция); *Cyrnus fennicus* Klingstedt, 1937 (Россия, Ленинградская обл.); *C. trimaculatus* (Curtis, 1834) (Россия, Ленинградская обл.); *C. flavidus* McLachlan, 1864 (Россия, Ленинградская обл.); *Holocentropus picicornis* (Stephens, 1836) (Россия, Ленинградская обл.); *H. insignis* Martynov, 1924 (Россия, Ленинградская обл.); *Pahamunaya taleban* Malicky et Chantaramongkol, 1993 (Таиланд) (Polycentropodidae); *Psychomyia minima* (Martynov, 1910) (Монголия); *Ps. flavida* Hagen, 1861 (Россия, Дальний Восток); *Ps. pusilla* (Fabricius, 1781) (Россия, Северный Кавказ); *Lure phaeopa* (Stephens, 1836) (Россия, Ленинградская обл.); *Tinodes turanicus* Martynov, 1927 (Узбекистан); *T. waeneri* (Linnaeus, 1758) (Россия, Ленинградская обл.) (Psychomyiidae); *Xiphocentron mnesteus* Schmid, 1982 (Колумбия) (Xiphocentronidae); *Dipseudopsis indica* McLachlan, 1875 (Индия); *D. varians* Ulmer, 1929 (Малайзия); *Hyalopsyche sachalinica* Martynov, 1910 (Россия, Дальний Восток) (Dipseudopsidae); *Pseudoneureclipsis proxima* Martynov, 1934 (Россия, Дальний Восток); *Ps. chrysippus* Malicky et Sompong, 2000 (Малайзия) (Pseudoneureclipsidae).

Исследование было выполнено с применением сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Был использован материал из коллекций кафедры энтомологии СПбГУ и Зоологического института РАН, а также собственные сборы. Образцы хранились в 70–96%-ном этаноле или в сухом виде. Антенны были удалены под диссекционным стереомикроскопом с помощью пинцета, высушены на воздухе и прикреплены на столики для электронной микроскопии на токопроводящий скотч вентральной стороной кверху. После этого образцы покрывались слоем золота толщиной 20 нм с помощью напылительной установки Leica EM SCD500. Цифровые фотогра-

фии образцов были получены с использованием сканирующих электронных микроскопов JEOL NeoScore JCM-5000 и Tescan MIRA3 в ресурсном центре СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

Для подсчета и измерения сенсилл использовалась программа ImageJ 1.52a: с помощью инструмента «Multi-point tool» были подсчитаны сенсиллы в сенсорных полях на видимой поверхности сегментов. Пересчет числа сенсилл в поле зрения на всю поверхность сегментов был выполнен в зависимости от особенностей расположения каждого типа сенсилл. Для удобства визуализации средние значения количества сенсилл и ошибки среднего вычислялись для групп из 5 флагелломеров (1–5, 6–10 и т. д.). Для ручной калибровки масштаба и измерения размеров сенсилл были применены инструменты модулей Edit и Analyze программы ImageJ: функции «Straight line» / «Segmented line», а также команды «Measure» и «Set scale». У грибовидных псевдоплакоидных сенсилл в зависимости от формы проводились измерения диаметра (у округлых) или длины (у вытянутых), у других типов сенсилл была измерена длина. Средние размеры сенсилл и соответствующие ошибки среднего вычислены на основе 10 образцов данного типа сенсилл с разных сегментов или с одного и того же сегмента. Все вычисления выполнены с помощью программы Excel из пакета Microsoft Office 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурное разнообразие сенсилл

На антеннах исследованных видов подотряда *Annulipalpia* было обнаружено 9 различных типов сенсилл. Длинные трихоидные, хетоидные, изогнутые трихоидные и грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы были найдены у всех изученных видов (табл. 1).

Длинные трихоидные сенсиллы (рис. 1, 1: *lts*) – удлиненные, сильно наклоненные к поверхности антенны и уплощенные структуры, имеющие суженное основание и удлиненные каплевидные теки. У всех исследованных видов сенсиллы этого типа ребристые, с продольным расположением зазубренных ребер. Они всегда наклонены в дистальном направлении и покрывают всю поверхность сегмента, кроме участков, занятых другими сенсиллами. Размер длинных трихоидных сенсилл у изученных видов находится в пределах от 29 ± 1.2 (*Tinodes waeneri*) до 57.2 ± 3.5 μm (*Dipseudopsis indica*) (рис. 2, 1).

Хетоидные сенсиллы (рис. 1, 1, 2: *chs*) имеют волосковидную форму, продольную исчерченность и круглое поперечное сечение. Эти сенсиллы расположены почти под прямым углом к поверхности кутикулы и у большинства исследованных видов имеют полусферические теки (рис. 1, 1). У *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima* (*Pseudoneureclipsidae*) края тек приподняты и уплощены (рис. 1, 2). Размер этих структур варьирует в пределах от 17.1 ± 0.7 (*Tinodes turanicus*) до 35.2 ± 0.6 μm (*Dipseudopsis varians*) (рис. 2, 2).

Изогнутые трихоидные сенсиллы (рис. 1, 3: *cts*; 7, 10–13) короче и тоньше, чем длинные трихоидные сенсиллы, и обычно имеют кольчатую исчерченность. У многих исследованных видов эти сенсиллы собраны в сенсорные поля на вентролатеральной стороне флагелломеров (см. табл. 1). У большинства видов эти сенсиллы на антенне одного размера, и лишь у двух семейств были обнаружены различающиеся размерами и, иногда, характером поверхности подтипы этих сенсилл. Изогнутые трихоидные сенсиллы имеют длину от 13.1 ± 0.7 до 39.7 ± 1 μm (два подтипа изогнутых трихоидных сенсилл у *Hyalopsyche sachalinica*) (рис. 2, 3).

Таблица 1. Наличие сенсорных полей и разных типов сенсилл у изученных видов из группы Psychomyioidea

Виды	<i>sf</i>	<i>lts</i>	<i>chs</i>	<i>cts</i>	<i>mps</i>	<i>aus</i>	<i>tps</i>	<i>bcs</i>	<i>crs</i>	<i>sts</i>
Сем. POLYCENTROPODIDAE										
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>Cyrnus fennicus</i> Klingstedt, 1937	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>C. trimaculatus</i> (Curtis, 1834)	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>C. flavidus</i> McLachlan, 1864	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Holocentropus picicornis</i> (Stephens, 1836)	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>H. insignis</i> Martynov, 1924	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Pahamunaya taleban</i> Malicky et Chantaramongkol, 1993	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-
Сем. PSYCHOMYIIDAE										
<i>Psychomyia minima</i> (Martynov, 1910)	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>Ps. flavida</i> Hagen, 1861	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Ps. pusilla</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Tinodes turanicus</i> Martynov, 1927	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>T. waeneri</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
Сем. XIPHOCENTRONIDAE										
<i>Xiphocentron mnesteus</i> Schmid, 1982	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
Сем. DIPSEUDOPSIDAE										
<i>Dipseudopsis indica</i> McLachlan, 1875	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>D. varians</i> Ulmer, 1929	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Hyalopsyche sachalinica</i> Martynov, 1910	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
Сем. PSEUDONEURECLIPSIDAE										
<i>Pseudoneureclipsis proxima</i> Martynov, 1934	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Ps. chrysippus</i> Malicky et Sompong, 2000	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+

Примечание. *sf* – сенсорные поля, *lts* – длинные трихонидные сенсиллы, *chs* – хетоидные сенсиллы, *cts* – изогнутые трихонидные сенсиллы, *mps* – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы, *aus* – ушковидные псевдоплакоидные сенсиллы, *tps* – Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы, *bcs* – базиконические сенсиллы, *crs* – коронарные сенсиллы, *sts* – стилоконические сенсиллы.

Для всех изученных Dipseudopsidae и Pseudoneureclipsidae характерно наличие двух подтипов изогнутых трихонидных сенсилл. На антеннах Dipseudopsidae есть более короткие ($13.7 \pm 0.4 \mu\text{m}$ у *Dipseudopsis indica*, $19.6 \pm 0.4 \mu\text{m}$ у *D. varians* и $13.1 \pm 0.7 \mu\text{m}$ у *H. sachalinica*) и более длинные ($21.4 \pm 0.7 \mu\text{m}$ у *D. indica*, $28.4 \pm 0.7 \mu\text{m}$ у *D. varians*, и $39.7 \pm 1 \mu\text{m}$ у *H. sachalinica*) изогнутые трихонидные сенсиллы, оба подтипа обла-

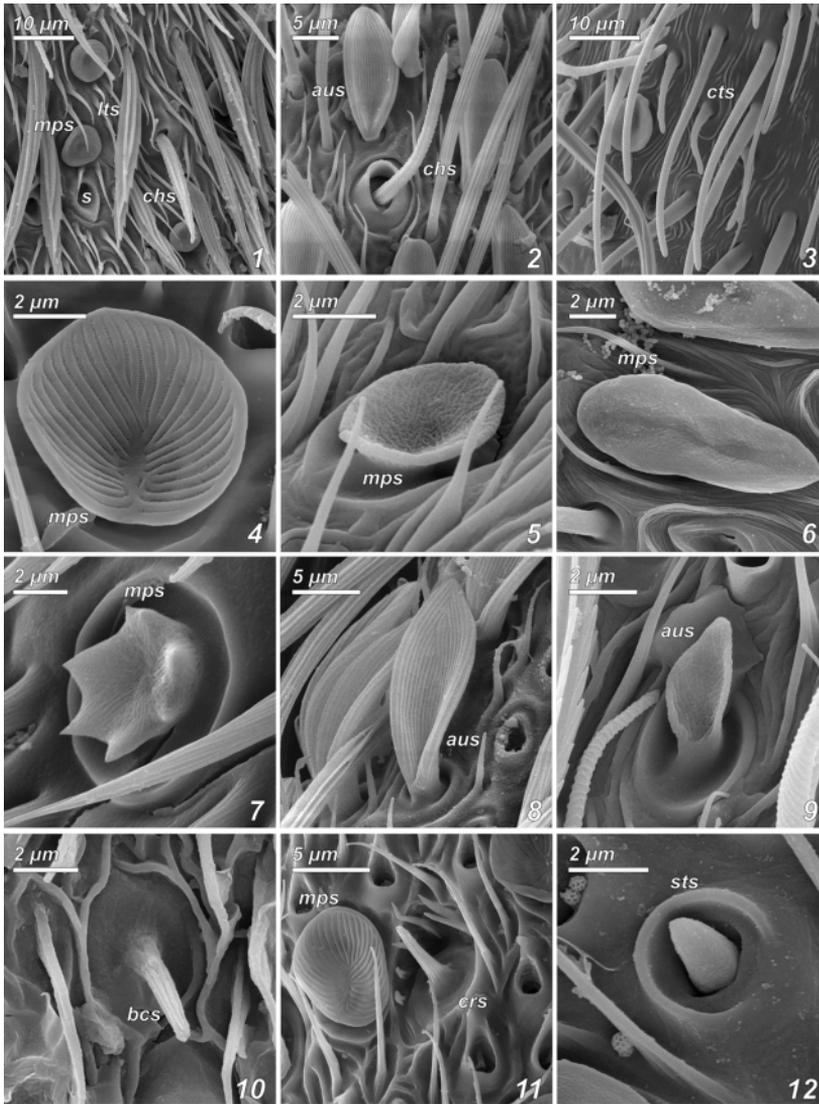


Рис. 1. Сенсиллы на антеннах ручейников надсем. Psychomyioidea.

1 – длинная трихоидная и хетоидная сенсиллы *Holocentropus picicornis* (Stephens, 1836); 2 – хетоидная сенсилла *Pseudoneureclipsis proxima* Martynov, 1934; 3 – изогнутые трихоидные сенсиллы *Hyalopsyche sachalinica* Martynov, 1910; 4 – грибовидная псевдоплакоидная сенсилла *Psychomyia flavida* Hagen, 1861; 5 – грибовидная псевдоплакоидная сенсилла *Cyrnus fennicus* Klingstedt, 1937; 6 – грибовидная псевдоплакоидная сенсилла *Pahamunaya taleban* Malicky et Chantaramongkol, 1993; 7 – грибовидная псевдоплакоидная сенсилла *Dipseudopsis varians* Ulmer, 1929; 8 – ушковидная псевдоплакоидная сенсилла *Pseudoneureclipsis proxima*; 9 – ушковидная псевдоплакоидная сенсилла *C. fennicus*; 10 – базиконическая сенсилла *Xiphocentron mnesteus* Schmid, 1982; 11 – грибовидная псевдоплакоидная и коронарная сенсиллы *Psychomyia flavida*; 12 – стилоконическая сенсилла *Tinodes waeneri* (Linnaeus, 1758).

aus – ушковидная псевдоплакоидная сенсилла, *bcs* – базиконическая сенсилла, *chs* – хетоидная сенсилла, *crs* – коронарная сенсилла, *cts* – изогнутая трихоидная сенсилла, *its* – длинная трихоидная сенсилла, *mps* – грибовидная псевдоплакоидная сенсилла, *s* – пустой сокет длинной трихоидной сенсиллы, *sts* – стилоконическая сенсилла.

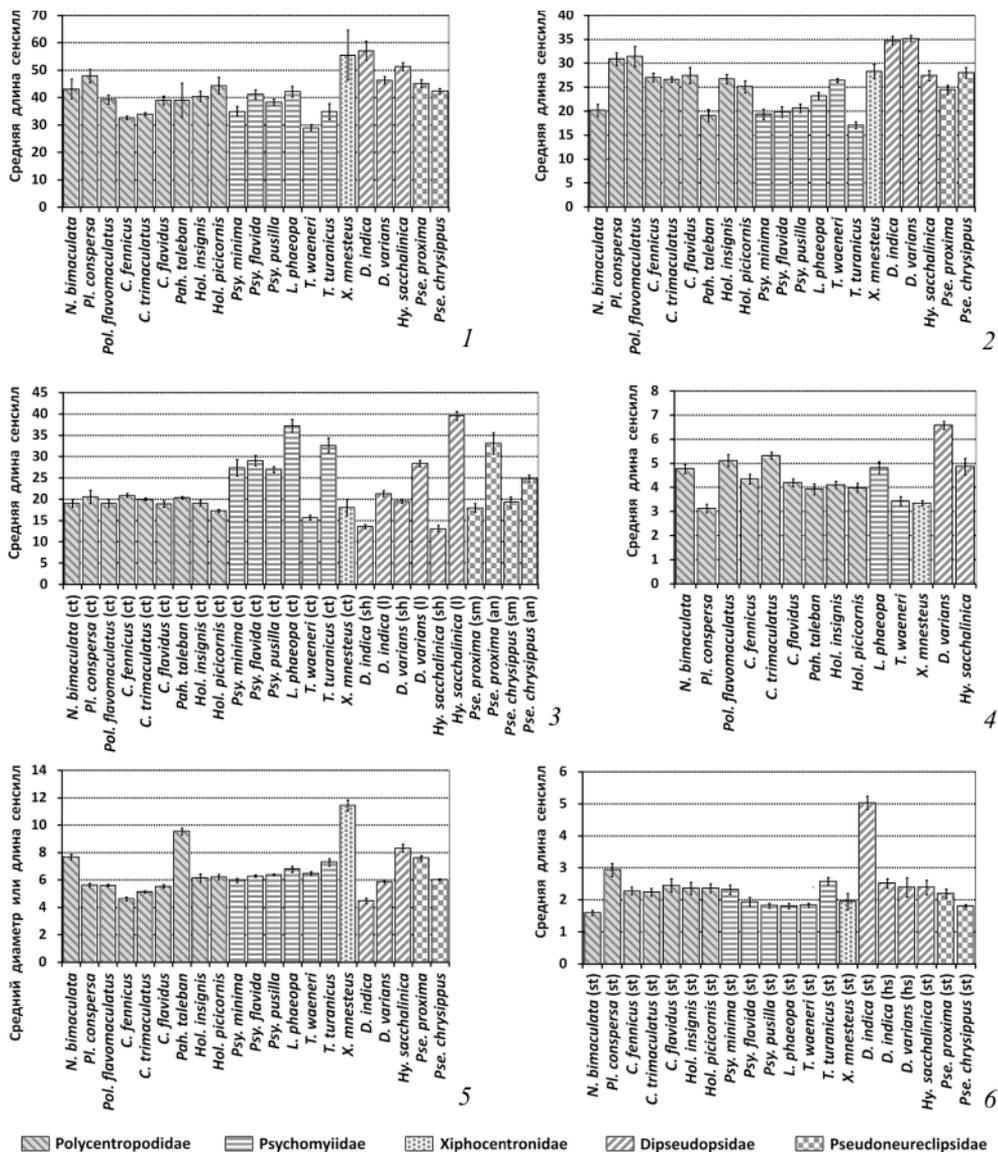


Рис. 2. Размеры сенсилл на антеннах Psychomyioidea, μm .

1 – длинные трихонидные сенсиллы, 2 – хетоидные сенсиллы, 3 – различные подтипы изогнутых трихонидных сенсилл (*an* – кольчатые изогнутые трихонидные сенсиллы, *ct* – изогнутые трихонидные сенсиллы без модификаций, *l* – более длинные изогнутые трихонидные сенсиллы, *sh* – укороченные изогнутые трихонидные сенсиллы, *sm* – гладкие изогнутые трихонидные сенсиллы), 4 – базиконические сенсиллы, 5 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы, 6 – стилоконические сенсиллы разных подтипов (*hs* – стилоконические сенсиллы с полусферической текой, *st* – стилоконические сенсиллы без модификаций).

Планки погрешностей – ошибки среднего.

дают слабой кольчатой исчерченностью (рис. 1, 3; 7, 10, 13). У *Pseudoneureclipsis* изогнутые трихонидные сенсиллы гладкие (иногда слабо кольчатые, рис. 7, 10) либо кольчатые (с глубокой кольчатой исчерченностью, рис. 7, 12). Кольчатые изогнутые трихонидные сенсиллы длиннее гладких: их длина 33.2 ± 2.5 (*Pseudoneureclipsis proxima*) и 24.9 ± 0.8 μm (*Ps. chrysippus*), а длина гладких изогнутых трихонидных сенсилл составляет 18 ± 1 (*Ps. proxima*) и 19.3 ± 1.3 μm (*Ps. chrysippus*) (рис. 2, 3). Для *Psychomyiidae* (кроме *Tinodes waeneri*) характерна модификация изогнутых трихонидных сенсилл: у них исчерченность продольная вместо кольчатой (рис. 7, 11).

Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы (рис. 1, 1, 4–7, 11: *mps*; 7, 1–6) имеют расширенную апикальную часть, сидящую на короткой толстой ножке и обычно покрытую сетью бороздок с порами. У большинства изученных видов апикальная часть грибовидных псевдоплакоидных сенсилл круглая и более или менее вогнутая (рис. 1, 1, 4, 5, 11). Размер грибовидных псевдоплакоидных сенсилл варьирует от 4.5 ± 0.2 (*Dipseudopsis indica*) до 11.5 ± 0.4 μm (*Xiphocentron mnesteus*) (рис. 2, 5).

У *Pahamunaya taleban* (*Polycentropodidae*) и *X. mnesteus* (*Xiphocentronidae*) эти сенсиллы имеют форму эллипса, вытянутого параллельно оси антенны (рис. 1, 6; 7, 2, 6). Для *X. mnesteus* характерна продольная исчерченность грибовидных псевдоплакоидных сенсилл (рис. 7, 6). Апикальная поверхность грибовидных псевдоплакоидных сенсилл *Psychomyiidae* (кроме *Tinodes waeneri*) несет расходящиеся от центра, слабо ветвящиеся борозды, в которых видны поры (рис. 1, 4, 11; 7, 3, 4). Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы у видов рода *Psychomyia* слегка вытянуты в дистальном направлении (рис. 1, 4, 11; 7, 4). У *Dipseudopsis varians* апикальная часть грибовидных псевдоплакоидных сенсилл разделена на несколько коротких заостренных лопастей (рис. 1, 7; 7, 5).

Ушковидные псевдоплакоидные сенсиллы (рис. 1, 2, 8, 9: *aus*; 7, 7, 8) представляют собой видоизмененные грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы. Они были найдены у *Cyrnus fennicus* (*Polycentropodidae*), *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima* (*Pseudoneureclipsisidae*). Это вытянутые структуры, плоские в поперечном сечении. У *Ps. chrysippus* и *Ps. proxima* поверхность этих сенсилл покрыта продольными неветвящимися бороздами, в которых есть поры (рис. 1, 2, 8; 7, 8). Длина ушковидных псевдоплакоидных сенсилл составляет 4.6 ± 0.1 μm у *Cyrnus fennicus*, 11.6 ± 0.2 μm у *Ps. chrysippus*, и 15.2 ± 0.3 μm у *Ps. proxima*.

Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы (рис. 7, 9) обнаружены только у *Neureclipsis bimaculata*. Отросток у этих сенсилл плоский в поперечном сечении и Т-образный, расположен параллельно продольной оси сегмента. Основание сенсиллы овальное, располагается ниже уровня окружающей кутикулы. Длина Т-образных псевдоплакоидных сенсилл составляет 9.5 ± 0.6 μm .

Базиконические сенсиллы (рис. 1, 10: *bcs*) – небольшие волосковидные структуры с продольной исчерченностью, сидящие на округлом основании. Этот тип сенсилл найден у всех *Polycentropodidae*, *Lype phaeopa*, *Tinodes waeneri* (*Psychomyiidae*), *Xiphocentron mnesteus* (*Xiphocentronidae*), *Dipseudopsis varians* и *Hyalopsyche sachalinica* (*Dipseudopsidae*). Длина отростка базиконических сенсилл составляет от 3.1 ± 0.2 (*Plectrocnemia conspersa*) до 6.6 ± 0.2 μm (*D. varians*) (рис. 2, 4).

Коронарные сенсиллы (рис. 1, 11: *crs*) отличаются от базиконических наличием модифицированных микротрихий вокруг основания сенсиллы. Эти сенсиллы

были обнаружены у *Plectrocnemia conspersa* (Polycentropodidae), *Psychomyia flavida*, *Ps. pusilla*, *Tinodes turanicus* (Psychomyiidae), *Ps. chrysippus* и *Ps. proxima* (Pseudoneureclipsidae). У изученных видов микротрихии окружают сенсиллу частично: у *Plectrocnemia conspersa*, *Psychomyia pusilla* и *Ps. flavida* микротрихии расположены в дистальной части теки, а у *Polycentropus flavomaculatus*, *T. turanicus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima* немногочисленные микротрихии (обычно 3–5) расположены более или менее равномерно вокруг сенсиллы. Дистальный край основания коронарных сенсилл обычно слегка погружен ниже уровня окружающей кутикулы (кроме *Ps. proxima*). У *Ps. proxima* основание этих сенсилл находится на уровне окружающей кутикулы. Длина отростка коронарных сенсилл составляет от $3.2 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (*Plectrocnemia conspersa*) до $5.3 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (*Psychomyia flavida*).

Стилоконические сенсиллы (рис. 1, 12: *sts*) – очень короткие структуры конусовидной формы, не имеющие видимых борозд и пор. Эти сенсиллы обнаружены у всех изученных видов, кроме *Pahamunaya taleban* и *Polycentropus flavomaculatus* (Polycentropodidae). Длина отростка стилоконических сенсилл варьирует от $1.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (*Neureclipsis bimaculata*) до $5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (*Dipseudopsis indica*) (рис. 2, 6).

На флагелломерах *D. indica* (Dipseudopsidae) обнаружены два подтипа стилоконических сенсилл: первый имеет вогнутую теку с приподнятым краем, а у второго подтипа тека выпуклая, полусферическая. На антеннах *D. varians* все стилоконические сенсиллы с текой выпуклой полусферической формы.

Количество и распределение сенсилл

У изученных видов найдены четыре типа распределения сенсилл.

Фиксированное распределение характерно для хетоидных сенсилл у всех изученных видов: у них более или менее постоянное положение на протяжении всей антенны. У видов сем. Polycentropodidae два кольца хетоидных сенсилл – на проксимальной и дистальной частях сегмента. У представителей Psychomyiidae (кроме *Tinodes waeneri*) и *Xiphocentron mnesteus* (Xiphocentronidae) флагелломеры с одним полным кольцом хетоидных сенсилл у дистального края, на остальной поверхности сегмента могут встречаться одиночные хетоидные сенсиллы. Для *T. waeneri* (Psychomyiidae), Dipseudopsidae и Pseudoneureclipsidae характерно наличие одного кольца хетоидных сенсилл примерно посередине каждого сегмента флагеллума.

Неспецифическое распределение имеют длинные трихоидные, изогнутые трихоидные (*Plectrocnemia conspersa*, *Cyrnus fennicus*, *C. trimaculatus*, *Pahamunaya taleban*, *Dipseudopsis indica*, *D. varians*, *Hyalopsyche sachalinica* и *Tinodes waeneri*), грибовидные псевдоплакоидные, ушковидные псевдоплакоидные (*C. fennicus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima*) и базиконические сенсиллы (*Neureclipsis bimaculata*, *Pahamunaya taleban* и *Xiphocentron mnesteus*). При данном типе распределения сенсиллы покрывают всю поверхность сегмента.

Количество грибовидных псевдоплакоидных сенсилл максимально на проксимальных сегментах флагеллума и снижается на более дистальных флагелломерах (рис. 6, 1–5). Максимальное число грибовидных псевдоплакоидных сенсилл на флагелломер составляет от 32 (*Cyrnus fennicus*) до 243 (*C. flavidus*) у Polycentropodidae; от 30 (*Psychomyia minima*) до 268 (*Ps. flavida*) у Psychomyiidae; у *Dipseudopsis indica*,

D. varians и *Hyalopsyche sachalinica* (Dipseudopsidae) – 93, 186 и 11 соответственно; у *Pseudoneureclipsis proxima* и *Ps. chrysippus* (Pseudoneureclipsidae) – 7 и 5 соответственно. Для *Psychomyia minima* характерно резкое уменьшение числа грибовидных псевдоплакоидных сенсилл до полного отсутствия на 8-м и последующих флагелломерах.

Максимальное число неспецифически распределенных ушковидных псевдоплакоидных сенсилл на сегмент сильно различается у *Cyrnus fennicus*, *Pseudoneureclipsis proxima* и *Ps. chrysippus* – 12, 256 и 109 соответственно. Число неспецифически распределенных базиконических сенсилл на флагелломер достигает 12 у *Neureclipsis bimaculata*, 33 у *Pahamunaya taleban*, и 82 у *Xiphocentron mnesteus*.

Изогнутые трихоидные сенсиллы многочисленны и демонстрируют неспецифическое распределение по всей поверхности сегмента у некоторых Polycentropodidae (*Plectrocnemia conspersa*, *Cyrnus fennicus*, *C. trimaculatus* и *Pahamunaya taleban*), а также у Dipseudopsidae и *Tinodes waeneri* (Psychomyiidae) (рис. 3, 2, 3, 5). Максимальное количество изогнутых трихоидных сенсилл на сегмент при таком типе распределения варьирует от 236 (*Pahamunaya taleban*) до 362 (*Plectrocnemia conspersa*) у Polycentropodidae, и от 195 (*Dipseudopsis varians*) до 576 (*Hyalopsyche sachalinica*) у Dipseudopsidae. У *Tinodes waeneri* предельное число изогнутых трихоидных сенсилл на сегмент составляет 214. Количество изогнутых трихоидных сенсилл на антеннах *Plectrocnemia conspersa*, *Cyrnus fennicus*, *C. trimaculatus*, *Pahamunaya taleban*, *Hyalopsyche sachalinica*, *Dipseudopsis varians* и *D. indica* убывает очень медленно, и дистальные сегменты флагеллума несут много этих сенсилл (рис. 5, 3). При этом для *Dipseudopsis varians* и *D. indica* характерно наличие двух подтипов изогнутых трихоидных сенсилл: более короткие многочисленны и равномерно распределены по вентролатеральной стороне сегментов, а более длинные – одиночные и находятся у дистального края сегмента. У *Tinodes waeneri* число изогнутых трихоидных сенсилл резко уменьшается после 24-го флагелломера, вплоть до нуля на субапикальных сегментах.

Специфическое распределение имеют изогнутые трихоидные (*Xiphocentron mnesteus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima*), Т-образные (*Neureclipsis bimaculata*), базиконические (кроме *N. bimaculata*, *Pahamunaya taleban* и *Xiphocentron mnesteus*), коронарные и стилоконические сенсиллы. Сенсиллы с таким типом распределения располагаются на определенных частях поверхности флагелломеров.

Изогнутых трихоидных сенсилл на антеннах *X. mnesteus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima* немного, и сенсорные поля не формируются (рис. 3, 6). У *X. mnesteus* одиночные изогнутые трихоидные сенсиллы (не более 12 на сегмент) распределены хотя и случайным образом, но лишь по вентролатеральной стороне флагелломеров. Антенны *Ps. chrysippus* и *Ps. proxima* несут изогнутые трихоидные сенсиллы двух подтипов (0–5 сенсилл на сегмент), которые расположены только у дистального края сегментов.

Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы у *Neureclipsis bimaculata* располагаются либо недалеко от сенсорных полей, либо между изогнутыми трихоидными сенсиллами в сенсорных полях; их не бывает больше 18 на одном сегменте.

Специфически распределенные базиконические, коронарные и стилоконические сенсиллы располагаются поодиночке (обычно не более 5 сенсилл на сегмент) на вентролатеральной стороне флагелломеров. При этом стилоконические сенсиллы нахо-

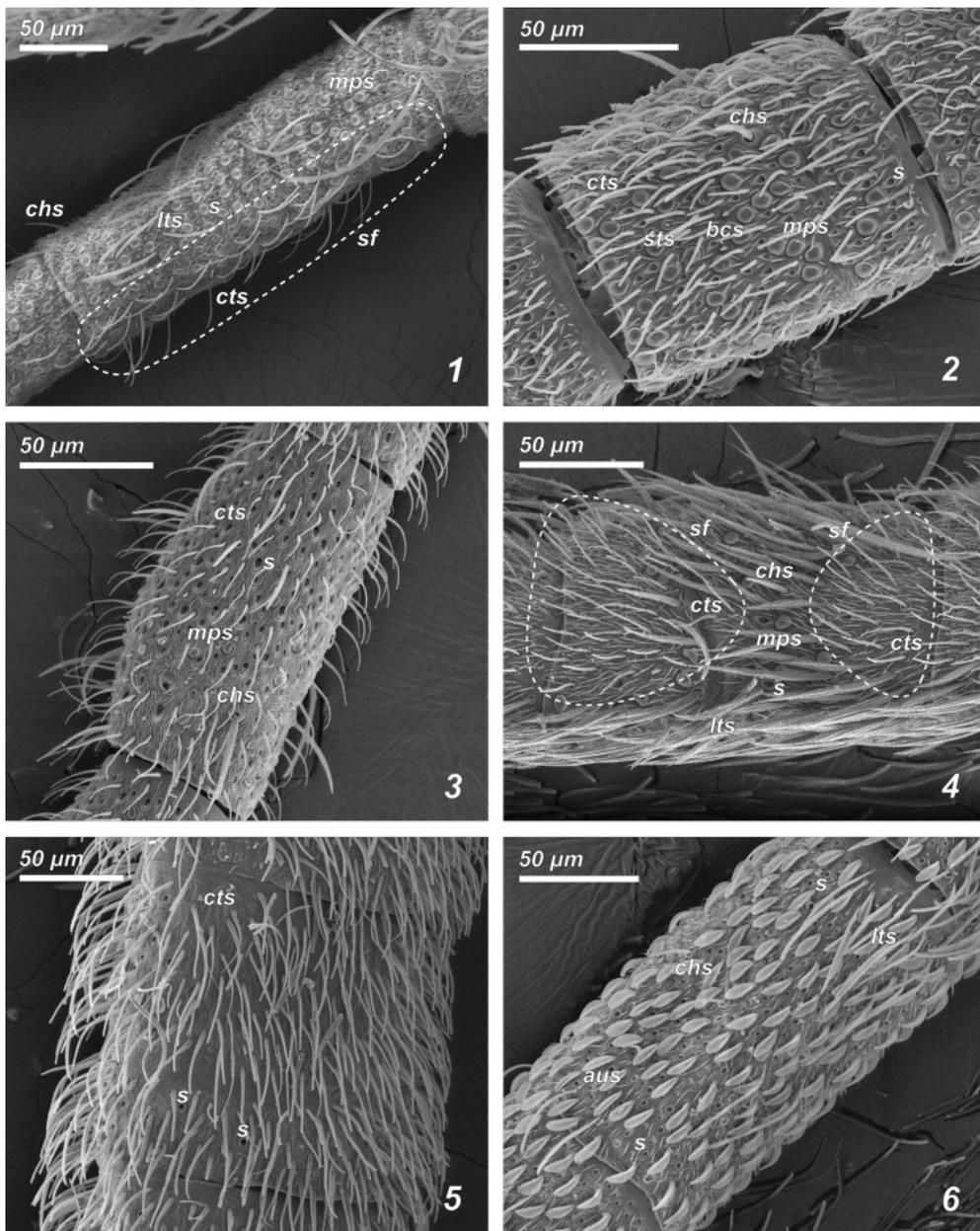


Рис. 3. Флагелломеры ручейников надсем. Psychomyioidea.

1 – 1-й флагелломер *Psychomyia flavida* Hagen, 1861; 2 – 4-й флагелломер *Tinodes waeneri* (Linnaeus, 1758); 3 – 13-й флагелломер *Cyrnus fennicus* Klingstedt, 1937; 4 – 6-й флагелломер *Holocentropus picicornis* (Stephens, 1836); 5 – 7-й флагелломер *Hyalopsyche sachalinica* Martynov, 1910; 6 – 8-й флагелломер *Pseudoneureclipsis proxima* Martynov, 1934.

sf – сенсорные поля. Остальные обозначения как на рис. 1.

Пунктирные линии обозначают примерные границы сенсорных полей.

дятся у дистального края сегмента, а базиконические и коронарные могут быть и на дистальной части флагелломера, и на проксимальной.

Сенсорные поля, образованные скоплением изогнутых трихонидных сенсилл, обычно расположены на базальных сегментах антенны и всегда находятся на вентролатеральной стороне флагелломера. В промежутках между изогнутыми трихонидными сенсиллами могут присутствовать другие типы сенсилл. Количество изогнутых трихонидных сенсилл в сенсорных полях всегда максимально на базальных флагелломерах и снижается по направлению к вершине антенны (рис. 5, 1, 2, 4, 5). Наиболее дистальные сегменты несут одиночные изогнутые трихонидные сенсиллы, а сенсорные поля на этих сегментах отсутствуют. У изученных видов найдено три варианта формы сенсорных полей.

Узкие и вытянутые лентовидные сенсорные поля, тянущиеся от проксимального края сегмента к дистальному (рис. 3, 1: *sf*; рис. 4, 1), найдены у большинства Psychomyiidae (кроме *Tinodes waeneri*). Эти поля на базальных сегментах включают от 32 (*Psychomyia minima*) до 51 (*Ps. flavida*) изогнутых трихонидных сенсилл. К середине антенны сенсорные поля становятся менее отчетливыми, а к вершине они сохраняются только на дистальной части сегментов, приобретая при этом округлую форму (рис. 4, 1; рис. 5, 4, 5).

Парные сенсорные поля в дистальной части сегмента (рис. 4, 2) характерны для некоторых Polycentropodidae (*Neureclipsis bimaculata*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Cyrnus flavidus*). Базальные сегменты антенн несут два сенсорных поля, в каждом из которых находится от 15 (*P. flavomaculatus*) до 50 (*N. bimaculata*) сенсилл. Флагелломеры в середине и в дистальной части антенны несут только одно поле, по-видимому, образованное объединением двух сенсорных полей. На дистальных сегментах эти сенсорные поля редуцированы до двух или трех изогнутых трихонидных сенсилл.

Поперечно разделенные парные сенсорные поля (рис. 3, 4: *sf*; рис. 4, 3) (большее по площади дистальное и меньшее проксимальное) характерны для *Holocentropus insignis* и *H. picicornis* (Polycentropodidae). Количество изогнутых трихонидных сенсилл в сенсорных полях у этих видов максимально на первых пяти флагелломерах (60 у *H. insignis* и 75 у *H. picicornis*) и плавно убывает на более дистальных сегментах. Проксимально расположенное сенсорное поле полностью редуцируется после 22-го сегмента (рис. 4, 3). Субапикальные сегменты антенны имеют не более 5 изогнутых трихонидных сенсилл, расположенных дистально.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные семейства демонстрируют сопоставимое с другими эволюционными линиями Annulipalpia (Melnitsky et al., 2018; Abu Diiak et al., 2021) морфологическое разнообразие сенсилл (9 типов сенсилл), уникальных типов сенсилл не найдено. Структурные модификации наблюдаются в основном у псевдоплакоидных и изогнутых трихонидных сенсилл. У отдельных видов грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы преобразованы в ушковидные (*Cyrnus fennicus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima*), Т-образные (*Neureclipsis bimaculata*), приобретают вытянутую (*Pahamunaya taleban* и *Xiphocentron mnesteus*) или звездчатую (*Dipseudopsis varians*) форму (рис. 7, 1–9). Возможно, вытянутые грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы представляют собой переходное состояние к ушковидным. На антеннах у видов, име-

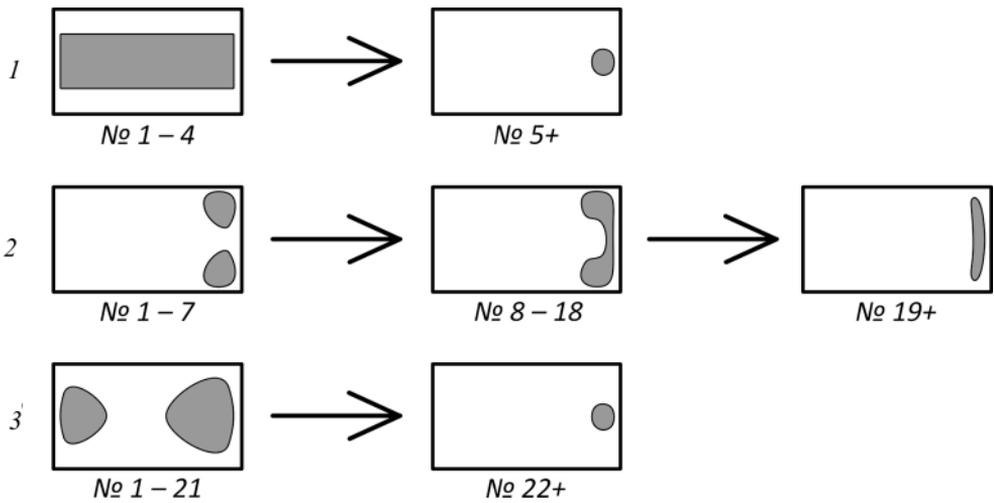


Рис. 4. Изменение формы сенсорных полей ручейников надсем. *Psychomyioidea* на протяжении антенны.

1 – *Psychomyia flavida* Hagen, 1861; 2 – *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758);
3 – *Holocentropus insignis* Martynov, 1924.

ющих ушковидные или Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы, также присутствуют и грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы. Преобразование грибовидных псевдоплакоидных сенсилл в ушковидные и Т-образные ранее было обнаружено у представителей семейств *Rhyacophilidae* (Valuyskiy et al., 2017) и *Hydropsychidae* (подсем. *Macronematinae*) (Abu Diiak et al., 2021). Изогнутые трихонидные сенсиллы могут приобретать разные модификации исчерченности (*Lype phaeopa*, *Tinodes turanicus*, *Pseudoneureclipsis chrysippus* и *Ps. proxima*) или иметь два размерных подтипа на одной антенне (*Dipseudopsis indica* и *D. varians*) (см. рис. 2, 3; рис. 7, 10–13). Для других типов сенсилл характерно консервативное строение.

Размер изогнутых трихонидных сенсилл очень однообразен в сем. *Polycentropodidae* и составляет примерно 20 μm (рис. 2, 3). Представители сем. *Psychomyiidae* в целом имеют сходный размер изогнутых трихонидных сенсилл, но у *Tinodes waeneri* длина их примерно в 1.5–2 раза меньше, чем у других *Psychomyiidae* (рис. 2, 3). Изогнутые трихонидные сенсиллы у *H. sachalinica* минимум в 2 раза длиннее, чем у других *Dipseudopsidae*. Размеры грибовидных псевдоплакоидных сенсилл более или менее однообразны у представителей изученных семейств, но вытянутые сенсиллы этого типа (*Pahamunaya taleban* и *Xiphocentron mnesteus*) имеют ожидаемо большие размеры, чем округлые сенсиллы (рис. 2, 5). Длина отростка стилоконических сенсилл также в целом стабильна в пределах исследованных семейств, но у *Dipseudopsis indica* они в 2–2.5 раза крупнее, чем у других видов (рис. 2, 6). Таким образом, размеры сенсилл одного типа в пределах одного семейства чаще всего варьируют слабо, но у некоторых видов их размеры изменчивы.

Распределение различных типов сенсилл у изученных семейств соответствует закономерностям, наблюдаемым у других семейств и, вероятно, относящихся к исход-

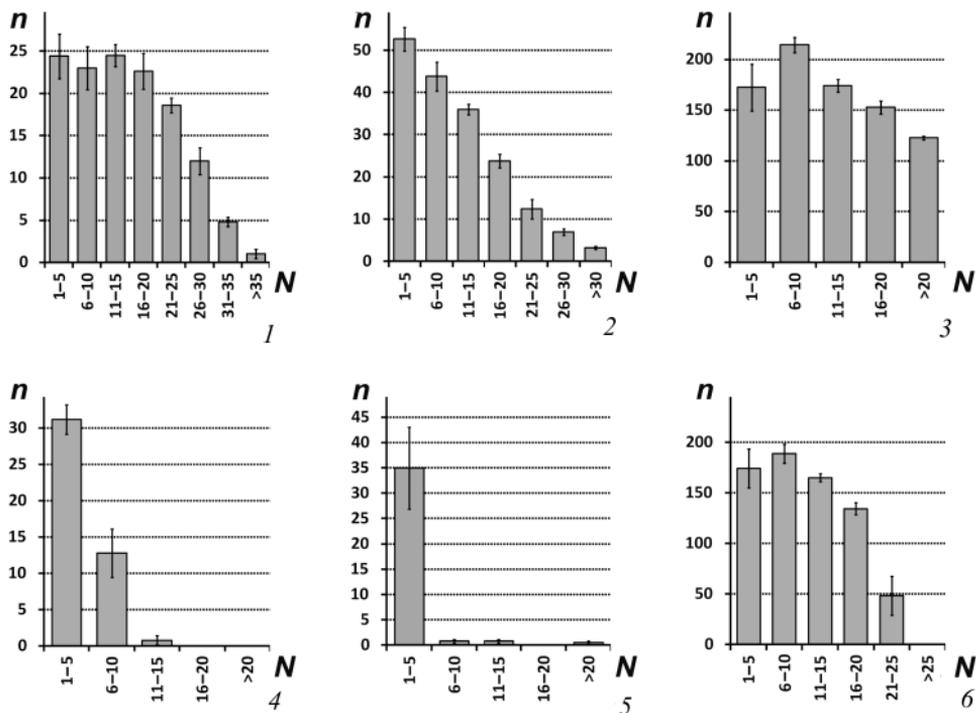


Рис. 5. Количественное распределение изогнутых трихоидных сенсилл на флагеллуме *Psychomyioidea*.

1 – *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834); 2 – *Holocentropus insignis* Martynov, 1924; 3 – *Pahamunaya taleban* Malicky et Chantaramongkol, 1993; 4 – *Lype phaeopa* (Stephens, 1836); 5 – *Psychomyia flavida* Hagen, 1861; 6 – *Tinodes waeneri* (Linnaeus, 1758).

Планки погрешностей – ошибки среднего.

По горизонтальной оси – номера сегментов (N), по вертикальной оси – среднее число сенсилл на 1 сегмент (n).

ному плану строения сенсорной поверхности Trichoptera (Valuyskiy et al., 2020a): длинные трихоидные и псевдоплакоидные сенсиллы обычно имеют неспецифическое распределение, хетоидные – фиксированное, базиконические, коронарные и стилоконические сенсиллы – специфическое. В распределении Т-образных псевдоплакоидных сенсилл у *Neureclipsis bimaculata* наблюдается модификация: эти сенсиллы расположены рядом с сенсорными полями (специфическое распределение). Базиконические сенсиллы у *N. bimaculata*, *Pahamunaya taleban* и *Xiphocentron mnesteus* распределены неспецифически, что, вероятно, связано с увеличением их числа.

Изогнутые трихоидные сенсиллы собраны в сенсорные поля у некоторых *Polycentropodidae* и большинства *Psychomyiidae* (рис. 7), при этом виды без сенсорных полей (с неспецифическим распределением изогнутых трихоидных сенсилл или с одиночными изогнутыми трихоидными сенсиллами) есть во всех изученных семействах. Сенсорные поля в пределах надсемейства имеют три варианта формы: узкие лентовидные сенсорные поля, парные сенсорные поля на дистальной части сегмента,

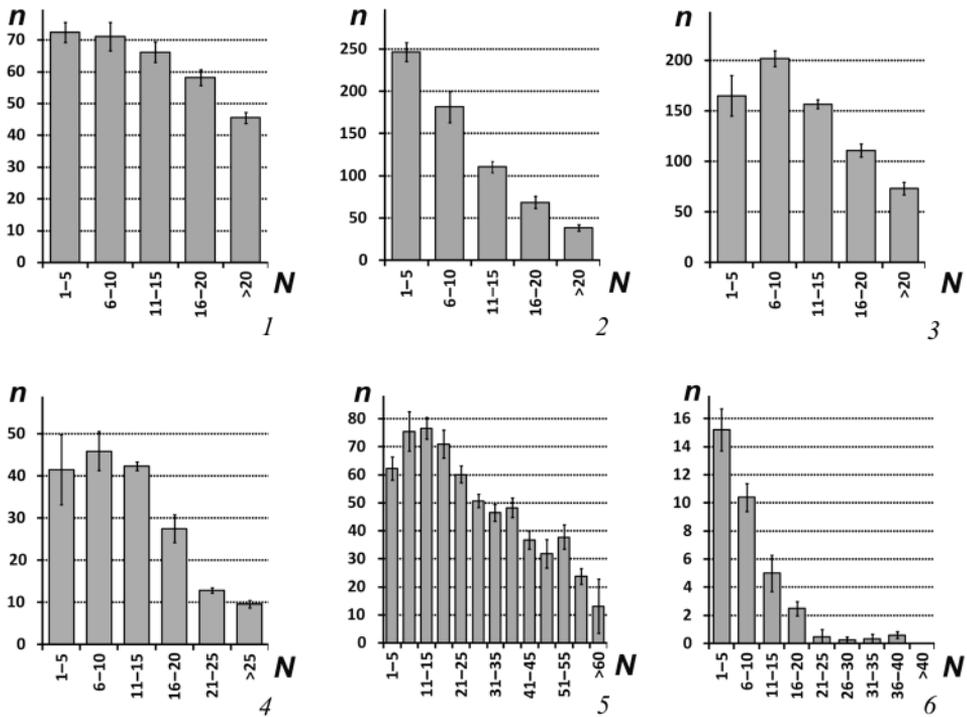


Рис. 6. Количественное распределение псевдоплакоидных сенсилл на флагеллуме *Psychomyioidea*.

1 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы *Pahamunaya taleban* Malicky et Chantaramongkol, 1993; 2 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы *Psychomyia flavida* Hagen, 1861; 3 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы *Lype phaeopa* (Stephens, 1836); 4 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы *Xiphocentron mnesteus* Schmid, 1982; 5 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы *Dipseudopsis indica* McLachlan, 1875; 6 – Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758).

Планки погрешностей – ошибки среднего.

По горизонтальной оси – номера сегментов (N), по вертикальной оси – среднее число сенсилл на 1 сегмент (n).

и поперечно разделенные парные сенсорные поля. Количество изогнутых трихонидных сенсилл в этих сенсорных полях слабо различается (от 30 у *Polycentropus flavomaculatus* до 100 у *Neureclipsis bimaculata*). Сенсорные поля всегда расположены на вентролатеральной стороне сегментов. Это может быть связано с тем, что ручейники летают с поднятыми антеннами, и потоки воздуха при полете обдувают антенны именно с вентролатеральной стороны (Ivanov, Melnitsky, 2011).

Плотность расположения изогнутых трихонидных сенсилл всегда убывает по направлению к вершине антенны. Возможно, это объясняется тем, что дистальные части антенны сильнее базальных подвержены инерции и действию силы тяжести, поэтому сенсиллы, расположенные на базальных флагелломерах, могут давать более точную информацию для ориентации в пространстве (Ivanov, Melnitsky, 2011). Другой причиной убывания густоты сенсилл к концу антенны может быть затрудненный доступ гемолимфы к дистальным сегментам и худшее снабжение питательными веществами. Кроме того, каждая сенсилла имеет тонкую проницаемую кутикулу, через которую ис-

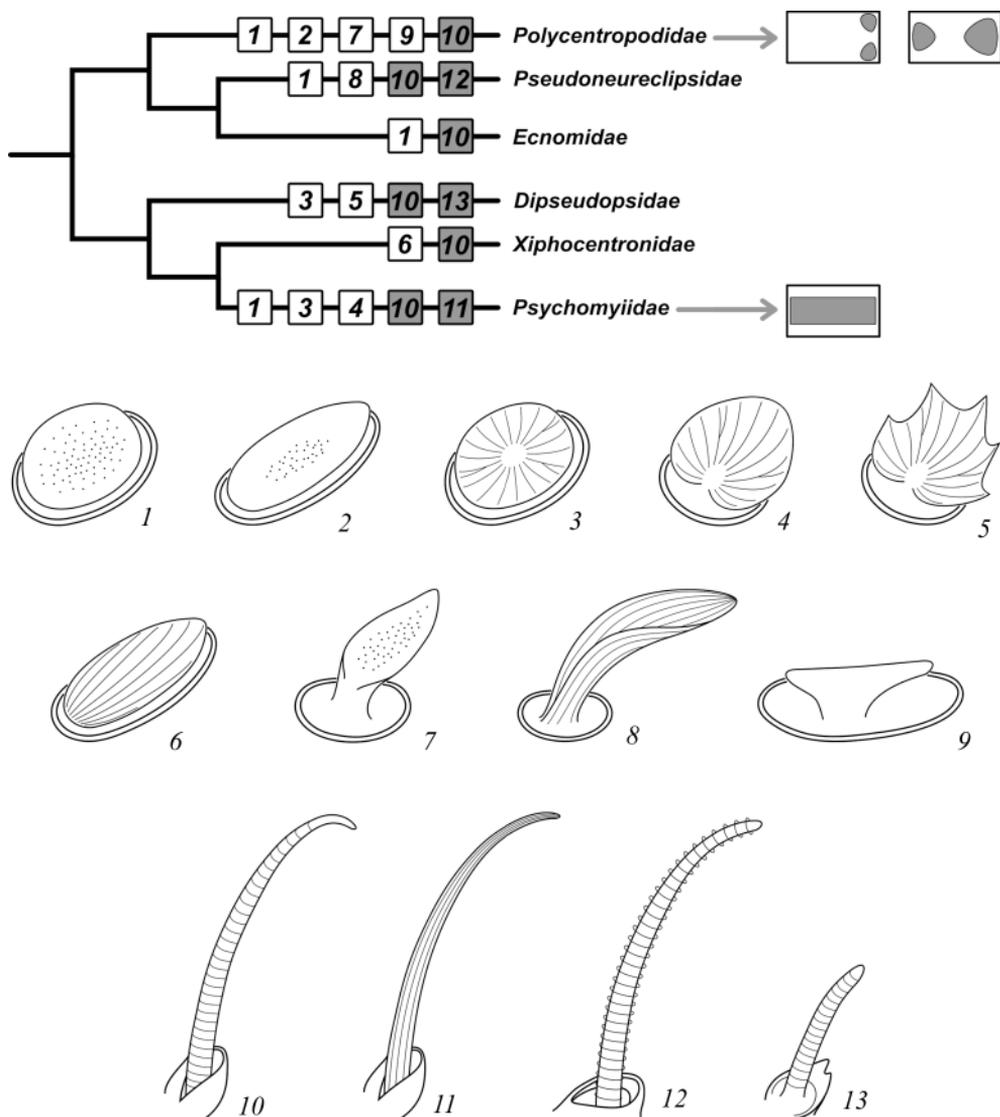


Рис. 7. Распределение типов сенсорных полей и псевдоплакоидных сенсилл на филогенетической схеме подсем. Psychomyioidae.

- 1–6 – грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы; 7, 8 – ушковидные псевдоплакоидные сенсиллы;
 9 – Т-образная псевдоплакоидная сенсилла; 10 – изогнутая трихонидная сенсилла с кольчатой
 исчерченностью; 11 – изогнутая трихонидная сенсилла с продольной исчерченностью;
 12 – изогнутая трихонидная сенсилла с глубокой кольчатой исчерченностью;
 13 – укороченная изогнутая трихонидная сенсилла.

Реконструкция филогении построена на основании данных из статей: Kjer et al., 2016; Thomas et al., 2020.
 Сведения о наличии типов сенсилл у Ecnomidae по: Valuyskiy et al., 2019.

паряется вода; в условиях затрудненной циркуляции гемолимфы в дистальных частях антенны растет риск иссушения, для минимизации которого желательно уменьшение числа сенсилл.

В пределах сем. Polycentropodidae было найдено два типа парных сенсорных полей. Парные сенсорные поля в дистальной части сегмента характерны для *Neureclipsis bimaculata*, *Polycentropus flavomaculatus* и *Cyrnus flavidus*. Похожая форма сенсорных полей встречается в разных группах Annulipalpia: у некоторых Philopotamidae (виды рода *Philopotamus*) и Hydropsychidae (Arctopsychinae, некоторые Hydropsychinae – *Hydropsyche newae* и *Hydronema persica*) (Melnitsky et al., 2018; Abu Diiak et al., 2021). Виды рода *Holocentropus* имеют поперечно разделенные парные сенсорные поля, что также характерно для *Leptonema viridianum* из сем. Hydropsychidae (Abu Diiak et al., 2021). У части представителей сем. Polycentropodidae (*Plectrocnemia conspersa*, *Cyrnus fennicus*, *C. trimaculatus* и *Pahamunaya taleban*) сенсорных полей нет, а флагелломеры несут много неспецифически распределенных изогнутых трихонидных сенсилл. Такой же способ распределения этих сенсилл найден у *Tinodes waeneri* (Psychomyiidae), *Hyalopsyche sachalinica*, *Dipseudopsis indica* и *D. varians* (Dipseudopsidae), а также у видов рода *Ecnomus* из сем. Ecnomidae (Valuyskiy et al., 2019).

У большинства Psychomyiidae (кроме *T. waeneri*) форма сенсорных полей сходна, что может говорить о низкой скорости эволюции сенсорного оснащения поверхности антенн в пределах этого семейства. У этих видов сенсорные поля тянутся от проксимального к дистальному краю флагелломера, относительно узкие и не покрывают всю его вентролатеральную сторону; число изогнутых трихонидных сенсилл максимально на 1–5-м флагелломерах и может убывать постепенно либо резко на 6–10-м сегментах флагеллума. Распределение изогнутых трихонидных сенсилл претерпевает модификацию у *T. waeneri*: сенсорные поля отсутствуют, а изогнутые трихонидные сенсиллы имеют неспецифическое распределение; их количество максимально на 6–10-м флагелломерах и составляет более 200 на сегмент. Такая модификация может быть связана с тем, что *T. waeneri* обитает в озерах, в то время как большинство Psychomyiidae являются обитателями ручьев. Популяции обитающих в озерах видов занимают большие площади, чем занимаемые речными видами, и особи в них разделены большими дистанциями, что осложняет феромонную коммуникацию. Вероятно, увеличение количества изогнутых трихонидных сенсилл на антеннах *T. waeneri* повышает чувствительность к половым феромонам.

У *Xiphocentron mnesteus* одиночные изогнутые трихонидные сенсиллы не собраны в сенсорные поля и расположены на вентральной стороне сегментов. Сенсорные поля представителей семейства Psychomyiidae, таксономически близкого к Xiphocentronidae (Holzenthall et al., 2007) расположены сходно, они покрывают вентральную сторону флагелломеров. Вероятно, исчезновение сенсорных полей у *X. mnesteus* связано с редукцией числа изогнутых трихонидных сенсилл без изменения их расположения на сегментах флагеллума. Случай редукции сенсорных полей до одиночных изогнутых трихонидных сенсилл также известны у *Pseudoneureclipsis proxima*, *Ps. chrysippus* (Pseudoneureclipsidae) и *Chimarrhodella* sp. (Philopotamidae) (Melnitsky et al., 2018).

Сенсорная поверхность антенн у видов рода *Ecnomus* (Ecnomidae) (Valuyskiy et al., 2019) демонстрирует значительное сходство с другими представителями Psychomyioidae, исследованными в данной работе. Для ранее изученных Ecnomidae также характерно низкое морфологическое разнообразие сенсилл на антеннах. Размеры

сенсилл Ecnomidae близки к размерам сенсилл у изученных видов. Распределение сенсилл у видов рода *Ecnomus* сходно со многими представителями изученных семейств: сенсорные поля отсутствуют, длинные трихонидные, грибовидные псевдоплакоидные и изогнутые трихонидные сенсиллы имеют неспецифическое распределение, хетоидные – фиксированное, одиночные базиконические и стилоконические сенсиллы – специфическое. Плотность расположения сенсилл всех типов у Ecnomidae снижается к концу антенны, как и у представителей изученных семейств. Сходство сенсорных поверхностей антенн свидетельствует, в дополнение к другим данным, в пользу таксономического единства Psychomyioidea.

Таким образом, в сравнении с другими ранее исследованными кольчатощупиковыми строение сенсорной поверхности антенн в надсем. Psychomyioidea консервативно. Лишь у отдельных видов независимо возникают модификации в структуре сенсилл, размерах или в паттернах их распределения. Подобные уникальные отклонения найдены в каждом из семейств, что указывает на возможность использования признаков строения сенсорной поверхности флагеллумов антенн при решении сравнительно-морфологических задач для таксонов низкого ранга. Таксономическая значимость структурных особенностей сенсорной поверхности антенн у семейств из надсем. Psychomyioidea может быть показана только при более подробном сравнительном анализе с нанесением найденных признаков на филогенетические схемы с высоким разрешением.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00259) в рамках проектов № 109-16530 и № 109-24431 Ресурсного центра СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В. Д., Мельницкий С. И. 1999. Строение стернальных феромонных желез ручейников (Trichoptera). Энтомологическое обозрение **78** (3): 505–526. [Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 1999. Structure of the sternal pheromone glands in caddisflies (Trichoptera). Entomological Review **79** (8): 926–942].
- Иванов В. Д., Мельницкий С. И. 2014. Проблемы молекулярной эволюции феромонов ручейников и примитивных чешуекрылых (Insecta: Trichoptera, Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **93** (2): 311–327. [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. <https://doi.org/10.1134/S0013873814070021>]
- Валуцкий М. Ю., Мельницкий С. И., Иванов В. Д. 2017. Строение антеннальных сенсилл ручейников рода *Rhyacophila* Pictet (Trichoptera, Rhyacophilidae). Энтомологическое обозрение **96** (3): 401–417.
- Валуцкий М. Ю., Мельницкий С. И., Иванов В. Д. 2019. Сравнительный анализ поверхности антенн у имаго ручейников рода *Ecnomus* McLachlan (Trichoptera, Ecnomidae). Энтомологическое обозрение **98** (2): 315–326.
- Abu Di'ak K. T., Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2021. Diversity and distribution of antennal sensilla in Hydropsychidae (Insecta, Trichoptera). Biological Communications **66** (4): 302–315. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.403>
- Holzenthal R. W., Blahnik R. J., Prather A. L., Kjer K. M. 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. Zootaxa **1668**: 639–698. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.29>
- Holzenthal R. W., Morse J. C., Kjer K. M. 2011. Order Trichoptera Kirby, 1813. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa **3148** (1): 209–211. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.40>

- Ivanov V. D. 1993. Principles of the sexual communication in caddisflies (Insecta, Trichoptera). In: K. Wiese et al. (eds). *Sensory Systems of Arthropods*. Basel: Birkhuser Verlag, p. 609–626.
- 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.
<https://doi.org/10.11646/zoosymposia.5.1.16>
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2016. Diversity of the olfactory sensilla in caddisflies (Trichoptera). *Zoosymposia* **10**: 224–233.
<https://doi.org/10.11646/zoosymposia.10.1.20>
- Ivanov V. D., Sukatsheva I. D. 2002. Trichoptera (Phryganeida). In: A. P. Rasnitsyn, L. J. Quicke (eds). *History of Insects*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, p. 199–220.
- Kjer K. M., Thomas J. A., Zhou X., Frandsen P. B., Prendini E., Holzenthal R. W. 2016. Progress on the phylogeny of caddisflies (Trichoptera). *Zoosymposia* **10**: 248–256.
<https://doi.org/10.11646/zoosymposia.10.1.23>
- Kopylov D. S., Rasnitsyn A. P., Aristov D. S., Bashkuev A. S., Bazhenova N. V., Dmitriev V. Yu., Gorochov A. V., Ignatov M. S., Ivanov V. D., Khramov A. V., Legalov A. A., Lukashevich E. D., Mamontov Yu. S., Melnitsky S. I., Oglaza B., Ponomarenko A. G., Prokin A. A., Ryzhkova O. V., Shmakov A. S., Sinitschenkova N. D., Solodovnikov A. Yu., Strelnikova O. D., Sukacheva I. D., Uliakhin A. V., Vasilenko D. V., Wegierek P., Yan E. V., Zmarzly M. 2020. The Khasurty Fossil Insect Lagerstätte. *Paleontological Journal* **54** (11): 1221–1394.
<https://doi.org/10.1134/S0031030120110027>
- Kubiak M., Beckmann F., Friedrich F. 2015. The adult head of the annulipalpi caddisfly *Philopotamus ludificatus* McLachlan, 1878 (Philopotamidae), mouthpart homologies, and implications on the ground plan of Trichoptera. *Arthropod Systematics and Phylogeny* **73** (3): 351–384.
- 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.
<https://doi.org/10.1134/S0022093011060111>
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2016. Structure of the antennal sensilla in the genera *Molanna* and *Molannodes* (Trichoptera, Molannidae). *Zoosymposia* **10** (1): 292–300.
<https://doi.org/10.11646/zoosymposia.10.1.27>
- 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.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2017.12.003>
- Morse J. C. (ed.) [Интернет-документ] 2022. Trichoptera World Checklist. [URL: <http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/index.htm>] (дата обращения: 10.01.2022).
- Thomas J. A., Frandsen P. B., Prendini E., Zhou X., Holzenthal R. W. 2020. A multigene phylogeny and timeline for Trichoptera (Insecta). *Systematic Entomology* **45** (3): 670–686.
<https://doi.org/10.1111/syen.12422>
- 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.
<https://doi.org/10.1134/S001387381706001X>
- Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2019. Comparative analysis of antennal surfaces in adult caddisflies of the genus *Ecnomus* McLachlan (Trichoptera, Ecnomidae). *Entomological Review* **99** (3): 302–309.
<https://doi.org/10.1134/S0013873819030035>
- Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2020a. Diversity and distribution of antennal sensilla in Glossosomatidae in comparison with other basal families of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Zoosymposia* **18**: 179–190.
<https://doi.org/10.11646/zoosymposia.18.1.21>
- Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2020b. Structure and evolution of antennal sensory surface in endemic caddisfly tribes Baicalinini and Thamastini (Trichoptera: Apataniidae) from Lake Baikal. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* **56**: 318–332.
<https://doi.org/10.1134/S0022093020040031>
- Wells A. 1984. Comparative studies of antennal features of adult Hydroptilidae (Trichoptera). In: J. C. Morse (ed.). *Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera*, 11–16 July 1983, Clemson (Series Entomologica: 30). The Hague, The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, p. 423–440.

STRUCTURE, DIVERSITY, AND DISTRIBUTION OF THE ANTENNAL
SENSILLA IN THE CADDISFLY SUPERFAMILY PSYCHOMYIOIDEA
(TRICHOPTERA, ANNULIPALPIA)

K. T. Abu Diiak, M. Yu. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov

Key words: sensilla, sensory fields, antennae, Trichoptera, caddisflies, Annulipalpia, Psychomyioidea, evolution.

S U M M A R Y

Comparative morphological study of structure and localization of antennal sensilla in the caddisfly superfamily Psychomyioidea was carried out for the first time. The morphology of antennal sensilla in 21 species from the families Psychomyiidae (6), Xiphocentronidae (1), Dipseudopsidae (3), Polycentropodidae (9) and Pseudoneureclipsidae (2) was studied by using scanning electron microscopy. Seven types of sensilla were revealed on the antennae of studied species: the long trichoid, curved trichoid, chaetoid, basiconic, coronary, styloconic and pseudoplacoid sensilla. The distribution of different types of sensilla in the studied families mainly corresponds to the ground plan of antennal sensory surface structure in Trichoptera. Long trichoid and pseudoplacoid sensilla usually have non-specific distribution, chaetoid – fixed, basiconic, coronary and styloconic sensilla – specific distribution. Sensory fields of curved trichoid sensilla are located on basal antennal segments and are always positioned on ventrolateral surfaces of flagellomeres. Three types of the sensory fields shape were revealed in the studied species. Antennal sensory surface in representatives of superfamily Psychomyioidea mainly has conservative structure, but particular evolutionary lineages show modifications in structure and localization of sensilla.