

УДК 595.745:591.499

СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕНСИЛЛ НА ЩУПИКАХ РОТОВОГО АППАРАТА ИМАГО РУЧЕЙНИКОВ СЕМЕЙСТВА HYDROPSYCHIDAE (TRICHOPTERA)

© 2023 г. В. Д. Иванов, * К. Т. Абу Дийак, ** С. И. Мельницкий, ***
М. Ю. Валуйский ****

Кафедра энтомологии, Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: v--ivanov@yandex.ru, **e-mail: kdiyak@gmail.com,
e-mail: simelnitsky@yandex.ru, *e-mail: sphingonaepiopsis@gmail.com

Поступила в редакцию 26.01.2023 г.

После доработки 20.02.2023 г.

Принята к публикации 20.02.2023 г.

Методами сканирующей электронной микроскопии выполнено сравнительно-морфологическое исследование структуры и распределения сенсилл на максиллярных и лабиальных щупиках у 17 видов из 12 родов сем. *Hydropsychidae*. На щупиках исследованных видов обнаружены сенсиллы 4 типов: длинные трихонидные, хетонидные, кампаниформные и лепестковидные сенсиллы; базиконические и псевдоплаконидные сенсиллы на щупиках не найдены. У всех исследованных видов отсутствуют апикальные сенсорные комплексы на вершинах обеих пар щупиков, где имеются только длинные хетонидные сенсиллы. У представителей 4 подсемейств (*Arctopsychinae*, *Dipletroninae*, *Hydropsychinae*, *Macronematinae*) обнаружены лепестковидные сенсиллы, которые образуют сенсорные поля на 4-м (*Arctopsychinae*) или 3-м и 4-м члениках максиллярных щупиков и всегда отсутствуют на лабиальных. В состав сенсорных полей входит от 5–10 сенсилл у *Hydropsychinae* до 40 – у *Arctopsychinae*.

Ключевые слова: сенсиллы, максиллярный щупик, лабиальный щупик, ручейники, *Trichoptera*, *Hydropsychidae*, распределение, строение, эволюция.

DOI: 10.31857/S0367144523010070, **EDN:** RNVYKE

Сем. *Hydropsychidae* насчитывает более 2000 видов, оно третье по числу видов в отряде ручейников и самое большое в подотряде *Annulipalpia* (Morse, 2023). Личинки этих амфибионтных насекомых обитают на дне водоемов, преимущественно рек и ручьев, но населяют также прибойные побережья холодных озер (Лепнёва, 1964), где строят убежища с сетями, которыми собирают корм из текущей воды. Имаго встречаются по берегам водоемов, как правило, образуя крупные скопления в воздухе – рои (Мартынов, 1934; Иванов, 1985б). В момент массового вылета виды этого семейства

нередко доминируют по берегам водоема и в этих скоплениях ручейники встречаются для спаривания.

Основную массу роя составляют самцы, образующие локальные скопления, в которых насекомые летают по хаотичным траекториям. Как правило, такие скопления расположены возле маркёра – хорошо заметного элемента ландшафта (береговой линии), отдельно стоящего дерева, крупной ветви или группы кустарников. Самцы ориентируются на маркёр, но для агрегации используют феромоны, производимые стермальными железами. В эти скопления прилетают самки, отличающиеся от самцов набором феромонов стермальных желез и поведением в полете (Löfstedt et al., 1994). Встреча полов и спаривание происходят в большинстве случаев во время полета. Известен также другой вариант брачного поведения, когда встреча и спаривание происходят на поверхности субстрата: самец преследует бегущую самку и, настигнув сзади, поднимается к ней на спину и приступает к копуляции (Ivanov, 1993). Сравнивая процессы спаривания у гидропсихид и других семейств, можно предполагать, что этот альтернативный вариант, преследование на субстрате, представляет собой предковое состояние, типичное для Rhyacophilidae и других филогенетически базальных семейств ручейников. Сем. Hydropsychidae включает несколько подсемейств, самостоятельность которых служила предметом дискуссии (Scheffer, 1996). В настоящее время среди гидропсихид рассматривают пять подсемейств: Arctopsychinae Martynov, 1924, Diplectroninae Ulmer, 1951, Smicrideinae Flint, 1974, Hydropsychinae Curtis, 1835 и Macronematinae Ulmer, 1905. Номинативное подсемейство наиболее богато видами; самое близкое к нему филогенетически подсемейство – Smicrideinae, в то время как подсем. Macronematinae обособлено от них. Подсемейства Diplectroninae и Arctopsychinae наиболее примитивные и расположены базально в филогенетических схемах, причем Arctopsychinae нередко (Мартынов, 1924; Schmid, 1968) рассматривают в качестве отдельного семейства, противопоставляя его всем прочим гидропсихидам. Действительно, по ряду признаков жилкования крыльев Arctopsychinae имеют сходство с примитивными кольчатощупиковыми сем. Philopotamidae (Мартынов, 1934); в полете крылья этих насекомых не сцеплены и работают независимо, совершая асинхронные взмахи (Иванов, 1985а), в то время как у более продвинутых гидропсихид крылья машут синхронно и переднее крыло обычно соединено с задним при помощи различных сцепочных приспособлений, возникших независимо в разных подсемействах (Scheffer, 1996). Для удобства анализа морфологии сенсилл мы рассматриваем здесь подсем. Arctopsychinae среди прочих подсемейств в качестве самой филогенетически базальной эволюционной ветви Hydropsychidae.

В современной фауне сем. Hydropsychidae распространено повсеместно с преобладанием во влажных тропических экосистемах. Высокая адаптивность личинок при наличии достаточного количества пищи способствует продуцированию обильной биомассы. Можно было бы предполагать, что высокие плотности популяций, характерные для Hydropsychidae, должны способствовать появлению обильного ископаемого материала по этому семейству. Однако, как ни удивительно, ручейники из сем. Hydropsychidae редки среди ископаемых остатков. Даже в обильных позднеэоценовых янтарях Европы это семейство представлено единичными находками. В балтийском янтаре обнаружены 5 видов из 4 родов подсемейств Hydropsychinae и Diplectroninae в других эоценовых европейских янтарях представители данного семейства не обнаружены (Ulmer, 1912; Ivanov et al., 2016). Более древние находки ручейников сем. Hydropsychidae неизвестны (Ivanov, Sukatcheva, 2002). Можно предполагать, что

гидропсихиды относятся к числу молодых и прогрессивных семейств, возникших в кайнозое. Их широкое современное распространение связано не с древностью семейства, а со способностью самок к миграциям на большие расстояния (Иванов, 19856).

Ранее нами было изучено строение и распределение сенсилл на антеннах разных видов сем. Hydropsychidae (Abu Diiak et al., 2021). Как показало это исследование, проведенное на 19 видах всех подсемейств, на антеннах гидропсихид имеется 11 типов сенсилл, включая длинные трихонидные, изогнутые трихонидные, тонкие и толстые хетоидные, коронарные, базиконические, стилоконические и четыре типа псевдоплакоидных сенсилл (грибовидные, ушковидные, гребневидные и Т-образные). Часть из этих сенсилл – толстые хетоидные, гребневидные псевдоплакоидные и Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы – обнаружена только у подсем. Macronematinae. Базальные части флагеллумов антенн у большинства исследованных видов имеют вентрально расположенные сенсорные поля изогнутых трихонидных сенсилл. Повышенное количество этих сенсилл в пределах сенсорных полей отмечено у *Diplectroninae* и *Smicrideinae*. Показано, что у большинства *Macronematinae* наблюдается уменьшение сенсорных полей и сильное уменьшение среднего количества изогнутых трихонидных сенсилл на дистальных сегментах антенн.

Для понимания эволюции сенсорного аппарата Hydropsychidae, принимая во внимание высокое разнообразие антеннальных сенсилл, следует сопоставить развитие этих рецепторов на других сенсорных придатках головы – щупиках ротового аппарата. Интерес представляют причины редукции ротового аппарата у отдельных представителей семейства (Мартынов, 1934), например, у видов из родов *Aethaloptera* Brauer и *Polymorphanisus* Walker. Исследование сенсилл щупиков, помимо этого, может дать материал для дальнейших таксономических, физиологических и поведенческих исследований сем. Hydropsychidae и других ручейников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Строение и распределение сенсилл изучены у 17 видов сем. Hydropsychidae (* – изучены самцы и самки; у остальных видов изучены только самцы): **Arctopsyche palpata* Martynov, 1934 (Россия, Приморский край); **Parapsyche apicalis* (Banks, 1908) (США, Виргиния) (*Arctopsychinae*); **Hydropsyche newae* Kolenati, 1858 (Монголия); *H. pellucidula* (Curtis, 1834) (Россия, Ленинградская обл.); **H. stimulans* Ross, 1938 (Казахстан); **H. angustipennis* (Curtis, 1834) (Россия, Ленинградская обл.); **Hydronema persica* Martynov, 1914 (Казахстан); *Cheumatopsyche infascia* Martynov, 1934 (Россия, Приморский край) (*Hydropsychinae*); *Diplectrona robusta* Martynov, 1934 (Россия, Северный Кавказ); *Diplectrona dulitensis* Kimmins, 1955 (Малайзия) (*Diplectroninae*); **Smicridea murina* McLachlan, 1871 (Панама) (*Smicrideinae*); **Leptonema viridianum* Navas, 1916 (Перу); **Aethaloptera evanescens* (McLachlan, 1880) (Россия, Хабаровский край); *Amphipsyche gratiosa* Navas, 1922 (Таиланд); *Macrostemum radiatum* (McLachlan, 1872) (Россия, Бурятия); **M. midas* Malicky et Chantaramongkol, 1998 (Малайзия); *Polymorphanisus nigricornis* Walker, 1952 (самки, Индия) (*Macronematinae*). Использованный материал получен из коллекций кафедры энтомологии СПбГУ и Зоологического института РАН.

Исследование проведено с помощью сканирующей электронной микроскопии (SEM). Отделенные щупики или головы ручейников, хранившихся в 90%-ном этаноле, были помещены на столики для электронной микроскопии на токопроводящую ленту и покрыты слоем золота толщиной 20 нм с помощью установки для подготовки препаратов Leica EM SCD500. Микрофотографии получены на сканирующем электронном микроскопе Tescan MIRA3 в ресурсном центре СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий». Подсчеты и измерения сенсилл

были выполнены с помощью программы ImageJ 1.52г. У длинных трихOIDных, хетOIDных и лепестковидных сенсилл измерена длина, у кампаниформных сенсилл – диаметр.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее строение щупиков

Максиллярные щупики у Hydropsychidae (рис. 1, 1–5) состоят из пяти члеников. 1-й членик самый короткий, 2-й длиннее его в 1.5–3 раза, но может быть заметно короче 3-го и последующих, что особенно заметно у Arctopsychinae. 3-й и 4-й членики примерно одинаковы по длине, каждый из них не короче 2-го, иногда длиннее его в 1.5–2 раза. Длина 5-го членика не менее общей длины 1–3-го члеников, порой может превышать общую длину всех предыдущих члеников. Лабиальные щупики (рис. 2) трехчлениковые: первые два членика примерно равны по длине, а 3-й немного длиннее этих члеников вместе взятых.

В случае редукции ротового аппарата у представителей подсем. Macronematinae происходит полная утрата лабиальных щупиков, а максиллярные щупики либо полностью исчезают (самка *Aethaloptera evanescens*), либо (самец *Aethaloptera evanescens* и самка *Polymorphanisus nigricornis*) состоят из двух члеников (рис. 1, 6). Бичевидный кольчатый 5-й членик отсутствует, оставшиеся сильно уменьшены, на терминальном членике присутствуют поле лепестковидных сенсилл и хетOIDные сенсиллы.

Поверхность всех члеников обеих пар щупиков, за исключением межсегментных мембран, густо покрыта микротрихиями (рис. 1, 2) – небольшими остроконечными отростками длиной 5–10 μm , не имеющими сочленений с кутикулой, пор и иннервации. Форма члеников щупиков, за исключением апикальных и, для максиллярного щупика, базальных, сильно отличается от цилиндрической: их дорсальная поверхность плоская, а вентральная – сильно выпуклая. Поверхность последних члеников максиллярных и лабиальных щупиков покрыта множеством поперечных кутикулярных складок (рис. 1, 5; 2, 2), и эти членики легко гнутся. Складки имеют нерегулярную структуру, разделяя более плотные участки кутикулы с сенсиллами. При малом увеличении светового микроскопа они могут создавать иллюзию правильной кольчатости, однако высокие увеличения сканирующего электронного микроскопа показывают отсутствие регулярности колец и сетчатую структуру складок.

Структура сенсилл и их размеры

На максиллярных и лабиальных щупиках у исследованных видов было обнаружено 4 типа сенсилл (рис. 3): длинные трихOIDные, кампаниформные, хетOIDные и лепестковидные сенсиллы.

Длинные трихOIDные сенсиллы (рис. 3, 1) представляют собой удлиненные и уплощенные структуры с заостренными концами и продольными бороздками. Сенсиллы данного типа часто выпадают, оставляя пустые сокеты. Этот тип сенсилл обнаружен на всех члениках максиллярных и лабиальных щупиков у всех исследованных видов. Длинные трихOIDные сенсиллы наиболее многочисленны на латеральной и дорсальной поверхности члеников щупиков. Они расположены под острым углом к поверхности кутикулы сегмента так, что их заостренный конец направлен к вершине щупика. В ряде случаев (рис. 1, 3) эти сенсиллы, расположенные

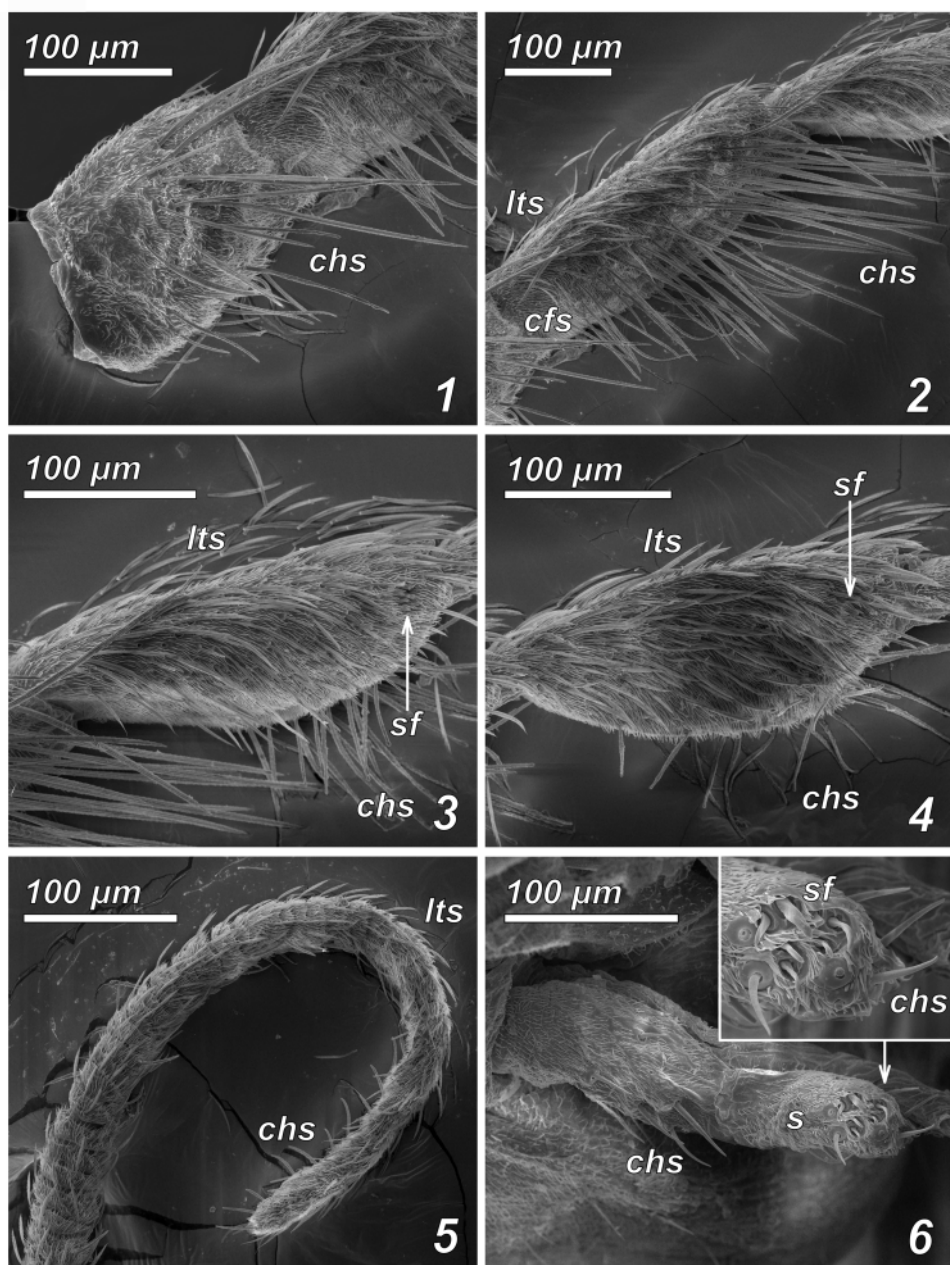


Рис. 1. Максиллярные щупики ручейников сем. Hydropsychidae.

1–5 – *Hydropsyche newae* Kolenati, самец, дорсомедиальная поверхность 1–5-го члеников, номера фотографий соответствуют номерам члеников; 6 – *Polymorphanisus nigricornis* Walker, самка, редуцированный максиллярный щупик, вид сбоку.

cfs – кампаниформная сенсилла, *chs* – хетоидная сенсилла, *lts* – длинная трихоидная сенсилла, *s* – пустой socket длинной трихоидной сенсиллы, *sf* – сенсорные поля лепестковидных сенсилл.

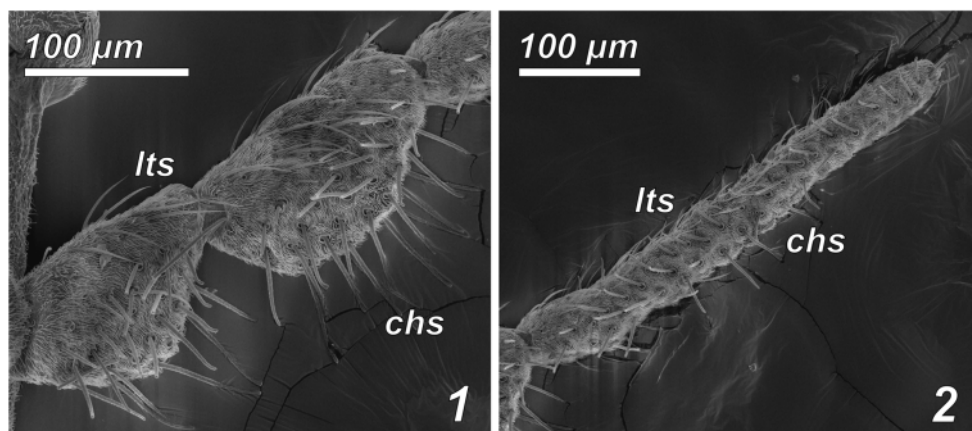


Рис. 2. *Diplectrona robusta* Martynov, лабиальный щупик самца вентрально.

1 – 1-й и 2-й членики, 2 – 3-й членик.

Обозначения как на рис. 1.

на дорсальной части щупиков, отклонены концами вниз. Длина сенсилл данного типа варьирует от 24.7 (самка *Hydropsyche angustipennis*) до 273.0 µm (самка *Arctopsyche palpata*), но установить размерные классы с четкими промежутками между ними не удается.

Кампаниформные сенсиллы (рис. 3, 2) имеют вид плоского или слегка выпуклого участка кутикулы, лишенного пор и окруженного приподнятым кутикулярным кольцом диаметром от 3.9 (самка *Leptonema viridianum*) до 9.4 µm (самка *Hydropsyche angustipennis*). Эти структуры в основном встречаются на 2-м членике максиллярных и 1-м членике лабиальных щупиков, но в редких случаях расположены и на других члениках. Сенсиллы этого типа могут встречаться поодиночке или группами по 2–5 рецепторов.

Хетоидные сенсиллы (рис. 3, 3, 4) имеют волосковидную форму, круглое поперечное сечение, продольную исчерченность и закругленные или усеченные под прямым углом к продольной оси концы. Кутикулярная часть этих сенсилл подвижно сочленена с основанием, приподнятым над окружающей поверхностью членика. Хетоидные сенсиллы найдены у всех изученных видов на всех члениках максиллярных и лабиальных щупиков. Больше всего их на медиальной и вентральной поверхностях члеников. На вентральной поверхности вершинных и, иногда, также предшествующих им члеников как максиллярных, так и лабиальных щупиков эти сенсиллы образуют правильные ряды, их кончики направлены вниз или даже вниз и назад (рис. 2, 2).

Большинство хетоидных сенсилл относится к обычному типу и сходно с такими же сенсиллами у других видов, в общих чертах они описаны выше. Кроме них на щупиках присутствуют еще 3 подтипа хетоидных сенсилл: длинные, усеченные и конусовидные.

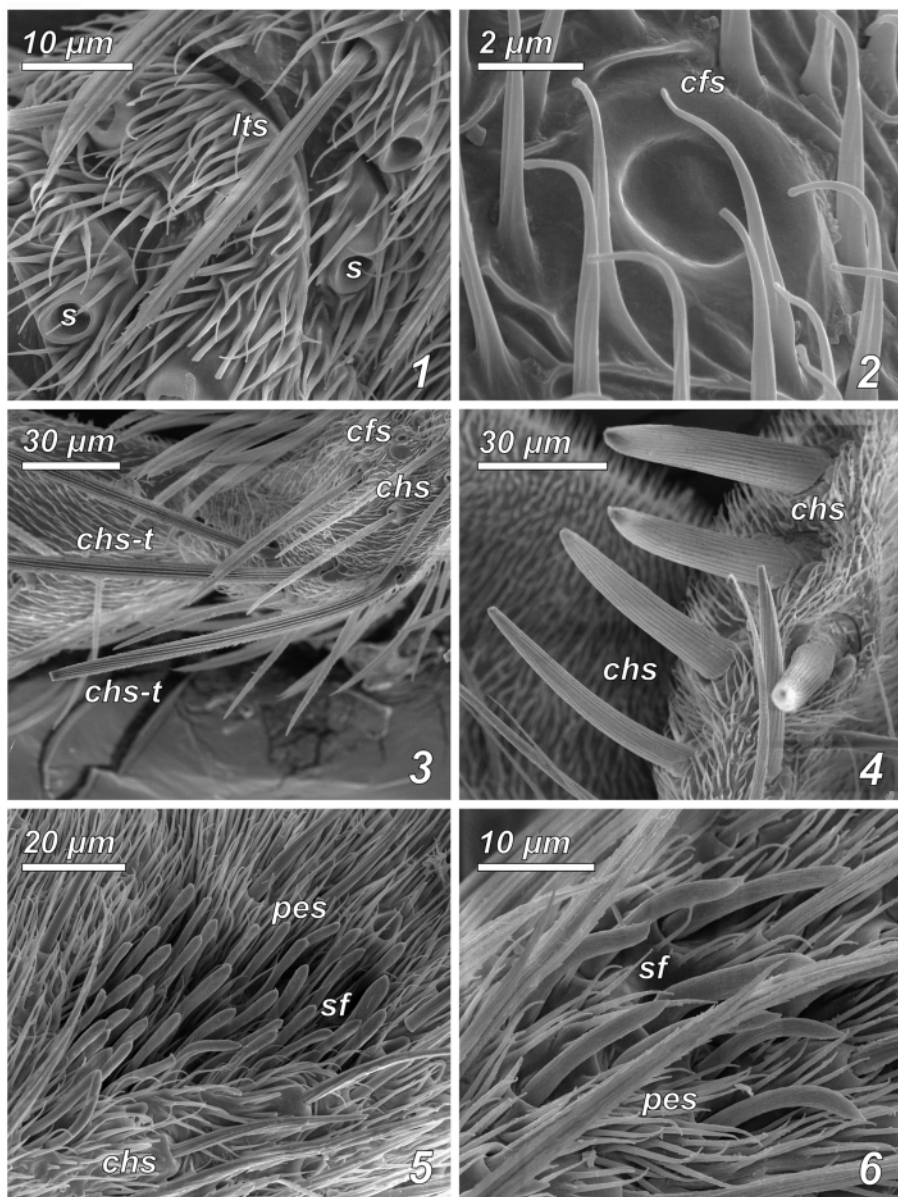


Рис. 3. Фрагменты дорсальной (1, 2, 5, 6) и вентральной (3, 4) поверхностей щупиков ручейников сем. Hydropsychidae с сенсиллами.

1 – 5-й членик максиллярного щупика самки *Hydropsyche angustipennis* (Curtis); 2 – 1-й членик лабиального щупика самца *Diplectrona dultensis* Kimmings; 3 – 2-й членик максиллярного щупика самца *Smicridea murina* McLachlan; 4 – 2-й членик максиллярного щупика самца *Macrostemum midas* Malicky et Chantaramongkol; 5 – сенсорное поле лепестковидных сенсилл на 4-м членике максиллярного щупика самки *Arctopsyche palpata* Martynov; 6 – то же, на 3-м членике максиллярного щупика самца *Diplectrona robusta* Martynov.

chs-t – усеченная хетоидная сенсилла, *pes* – лепестковидная сенсилла.

Остальные обозначения как на рис. 1.

Длинные хетоидные сенсиллы (рис. 1, 2) присутствуют на базальных члениках максиллярных щупиков у большинства изученных видов (кроме *Smicridea murina*, *Macrostemum midas* и *M. radiatum*). По сравнению с обычными хетоидными сенсиллами размером от 15.6 (самец *Hydropsyche newae*) до 132.1 μm (самка *Arctopsyche palpata*), на других члениках они сильно удлинены и в длину могут превышать 200 μm . Кроме того, на медиальной поверхности 1-го и 2-го члеников максиллярных щупиков сенсиллы этого типа сильно склеротизованы и утолщены по сравнению с хетоидными сенсиллами на других члениках максиллярных щупиков и на лабиальных щупиках. Следующий подтип, усеченные хетоидные сенсиллы, обнаружен у *Smicridea murina* (Smicrideinae): концы их срезаны, в отличие от закругленных у основного типа (рис. 3, 3). Хорошо видно, что это не дефекты вершин сенсилл, поскольку продольные бороздки оканчиваются, не доходя до вершины, и поверхность сенсиллы перед срезанной вершиной гладкая. Вершина таких сенсилл имеет небольшое вдавление, на дне которого расположены сходящиеся к центру кутикулярные складки без пор. Еще один подтип, конусовидные хетоидные сенсиллы (рис. 3, 4), найден на базальных члениках максиллярных щупиков у *Macrostemum midas* и *M. radiatum*. Эти сенсиллы сильно утолщены и примерно в 1.5 раза короче хетоидных сенсилл на других члениках.

Лепестковидные сенсиллы (рис. 3, 5, 6) – небольшие изогнутые структуры, имеющие заостренные концы и слабые спиральные борозды с порами. Их длина варьирует от 7.3 (самец *Cheumatopsyche infascia*) до 20.6 μm (самки *Arctopsyche palpata* и *Parapsyche apicalis*). Сенсиллы этого типа найдены у всех изученных видов, кроме *Smicridea murina*, *Diplectrona dulitensis* и *Amphipsyche gratiosa*. Они формируют сенсорные поля на 3-м (*Ch. infascia*, *Diplectrona robusta*, *M. midas*), 4-м (*A. palpata*, *Parapsyche apicalis*, *Hydropsyche stimulans*) или 3-м и 4-м (*Hydropsyche newae*, *H. pellucidula*, *H. angustipennis*, *Leptonema viridianum*, *Macrostemum radiatum*) члениках максиллярных щупиков. В случае редукции числа члеников в щупиках до двух (*Aethaloptera evanescens* и *Polymorphanisus nigricornis*) сенсиллы этого типа сохраняются на терминальном (2-м) членике. Сенсорные поля имеют овальную форму и слегка вдавлены в окружающую кутикулу, они всегда расположены дистально на дорсальной стороне членика. У обоих полов *Hydronema persica* найдены одиночные лепестковидные сенсиллы на дорсальной стороне 4-го членика максиллярных щупиков. На лабиальных щупиках лепестковидные сенсиллы и, соответственно, сенсорные поля не встречаются. В сенсорных полях исследованных видов насчитывается от 3 до 30 сенсилл, однако ограниченность материала не позволила нам провести детальный статистический анализ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительное исследование сенсилл на щупиках имаго сем. Hydropsychidae показывает очень малое разнообразие макроструктур щупиков (строение и пропорции члеников, расположение сенсилл, типы сенсилл, развитие вторичной кольчатости терминальных члеников) по сравнению с другими частями тела, в том числе антеннами. На флагеллумах антенн данного семейства обнаружено большое разнообразие сенсилл (Abu Diiak et al., 2021), в том числе различные подтипы псевдоплакоидных сенсилл, которые вообще не обнаружены на щупиках. Сенсорные поля на антеннах образованы тонкими трихонидными сенсиллами, а на щупиках – лепестковидными сенсиллами.

Стилоконические, базиконические и коронарные сенсиллы, имеющиеся на антеннах, отсутствуют на щупиках. Таким образом, из 11 типов сенсилл, найденных на антеннах, только 2 оказались общими со щупиками. Очевидно, что у Hydropsychidae восприятие стимулов окружающей среды антеннами и щупиками сильно различается. Для сравнения, у Rhyacophilidae на щупиках имеются такие же типы псевдоплакоидных грибовидных сенсилл, как на антеннах, а на концах щупиков имеются апикальные сенсорные комплексы с разнообразными базиконическими сенсиллами (Abu Diiak et al., 2023, в печати). Напротив, у представителей сем. Hydropsychidae апикальные сенсорные комплексы всегда отсутствуют и на их месте развиты те же хетоидные сенсиллы, что и на других участках щупиков, хотя и более короткие. У сем. Hydropsychidae, таким образом, восприятие стимулов сенсиллами щупиков обеднено по сравнению с базальным семейством риакофилид, и часть функций утрачена. Об обеднении функций свидетельствует также редукция щупиков вплоть до их утраты вместе с сенсорным аппаратом у ряда видов.

У двух видов, *Aethaloptera evanescens* и *Polymorphanisus nigricornis*, лабиальные щупики полностью редуцированы. Для самки *Ae. evanescens* характерно также отсутствие максиллярных щупиков; у самца этого вида и у самки *P. nigricornis* они редуцированы до двух члеников. На 1-м членике присутствуют только хетоидные сенсиллы. Второй членик несет хетоидные сенсиллы и группу лепестковидных сенсилл на дистальной части, а также одиночные длинные трихотидные сенсиллы. У лепестковидных сенсилл наблюдается повышенная изменчивость (см. рис. 1, б): все 6 сенсилл, представленных на фотографии, отличаются размерами и деталями строения. Возможно, такая изменчивость обусловлена ослабленным генетическим контролем морфогенеза этих структур в условиях редукции щупика.

Лепестковидные сенсиллы у ручейников сем. Rhyacophilidae расположены на терминальных сегментах щупиков ротового аппарата. Сенсорные поля с лепестковидными сенсиллами за пределами концевых члеников обеих пар щупиков у ручейников, по нашим еще не опубликованным данным, среди кольчатощупиковых (подотряд Annulipalpia) найдены только у некоторых представителей сем. Philopotamidae из рода *Chimarra* Stephens. У видов этого рода поле лепестковидных сенсилл на 3-м членике расположено на медиальной поверхности, в то время как у Hydropsychidae оно находится на дорсальной поверхности. Разница в положении может свидетельствовать о различии функций и независимости эволюции этих структур у двух семейств.

Анализ структуры кутикулярных частей и распределения сенсилл позволяет заключить, что терминальный членик щупиков в случае редукции гомологичен слившимся 3–5-му членикам, а базальный представляет собой слившиеся 1-й и 2-й членики. В пользу слияния 3–5-го члеников свидетельствуют положение хетоидных сенсилл на вершине членика как у 5-го членика щупиков, а также наличие группы лепестковидных сенсилл, свойственных 4-му и 3-му членикам. Альтернативная версия предполагает, что последний, 5-й членик щупиков исчез и оставшийся представляет собой один из предыдущих члеников исходного состояния щупиков. У видов подсем. Macronematinae встречаются варианты расположения поля лепестковидных сенсилл на 3-м или на 3-м и 4-м члениках. Таким образом, остается неопределенность в гомо-

логизации результатов редукции максиллярных щупиков у *Macronematinae*, и для решения этого вопроса следует привлечь дополнительные материалы.

Функциональные свойства сенсилл придатков ротового аппарата остаются пока не изученными. Наблюдения над живыми особями показывают, что в покое насекомые держат щупики подогнутыми под голову, при этом 1–3-й членики максиллярных щупиков обращены вперед, 4-й членик отклонен вниз, а 5-й членик обращен назад. Такое положение щупиков иногда сохраняется и у фиксированного материала. При перемещении по субстрату насекомые расправляют максиллярные щупики и совершают ими колебательные движения из стороны в сторону (Ivanov, 1993). Такое сканирование поверхности происходит за счет сенсилл вентральной стороны максиллярных щупиков, в особенности их терминальных сегментов. Как показано выше, на вентральной стороне максиллярных щупиков особенно сильно развиты длинные хетоидные сенсиллы, которые, по-видимому, являются контактными хемомеханорецепторами. Функции трихонидных сенсилл могут заключаться в хеморецепции стимулов, идущих от субстрата, что позволяет объяснить их ориентацию вниз к поверхности (см. рис. 1, 2–5), наблюдаемую у отдельных видов. Стимулы, воспринимаемые расположенными дорсально короткими лепестковидными сенсиллами щупиков, вероятно, не связаны с субстратом и требуют специального изучения.

Полученная информация о структуре и расположении сенсилл на щупиках ручейников сем. *Hydropsychidae* свидетельствует об отсутствии четких эволюционных тенденций, соотносимых с современными представлениями о структуре семейства. К характерным признакам сенсорных поверхностей, присущих данному семейству, относятся развитие полей лепестковидных сенсилл на дорсальной поверхности 3-го и 4-го члеников максиллярных щупиков и отсутствие этих сенсилл на лабиальных щупиках. Вероятно, в эволюции этих сенсилл сначала произошел переход с терминальных сегментов (предполагаемое плезиоморфное состояние) на 4-й и 3-й сегменты в связи с развитием кольчатости и новых функций терминальных сегментов щупиков. Далее происходит независимая редукция полей этих сенсилл в разных эволюционных ветвях. На лабиальных же щупиках лепестковидные сенсиллы полностью редуцированы уже у предка сем. *Hydropsychidae*, и их нет ни у одного из современных подсемейств. Структуры сенсорного аппарата ротовых придатков свидетельствуют в пользу единства эволюционной ветви *Hydropsychidae* s. l., но не могут окончательно решить вопрос о самостоятельном статусе его подсемейств.

В целом сенсорный аппарат ротовых придатков имаго у ручейников сем. *Hydropsychidae* характеризуется малым разнообразием, если не принимать во внимание случаи редукции групп лепестковидных сенсилл и придатков. Причиной такого структурного единства сенсорных поверхностей могут быть как молодость этого семейства, имеющего кайнозойский возраст (Ivanov, Sukatcheva, 2002), так и быстрое видообразование, идущее преимущественно под влиянием меняющихся ольфакторных феромонных сигналов, в восприятии которых участвуют в первую очередь антенны. Именно на антеннах формируется повышенное разнообразие сенсилл (Abu Diiak et al., 2021), в то время как придатки ротового аппарата постепенно теряют свое значение параллельно с развитием роевого поведения, когда насекомые всё больше времени проводят в полете. Щупики, которые при движении по субстрату воспринимают стимулы, идущие с поверхности, в полете оказываются невостребованными и могут испытывать деградацию вплоть до полной утраты. Интересно, что на редуциро-

ванных щупиках сохраняются небольшие группы лепестковидных сенсилл, которые остаются необходимыми для жизнедеятельности. Дальнейшие исследования в области коммуникации ручейников могут раскрыть детали эволюционных процессов, связанных с сенсиллами придатков ротового аппарата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность за предоставленные материалы по ручейникам профессору кафедры энтомологии СПбГУ Н. Ю. Клюге и хранителю коллекции ручейников Зоологического института РАН Ю. В. Самарцевой. Авторы признательны сотрудникам Научного парка СПбГУ за помощь в работе с оборудованием в рамках проектов Ресурсных центров СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» № 109-24431 и «Ресурсного центра микроскопии и микроанализа» № 112-28656.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00259).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В. Д. 1985a. Сравнительный анализ кинематики крыльев ручейников. Энтомологическое обозрение **64** (2): 273–284.
- Иванов В. Д. 1985b. Поведение ручейников в полете. Латвийский энтомолог **28**: 85–94.
- Лепнёва С. Г. 1964. Личинки и куколки подотряда Кольчатощупиковых (Annulipalpia). Фауна СССР, Т. 2, вып. 1. Ручейники. М.; Л.: Издательство АН СССР, 565 с.
- Мартынов А. В. 1924. Ручейники. Практическая энтомология. Л., 384 с.
- Мартынов А. В. 1934. Ручейники. 1. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 13. Л.: Издательство Академии наук СССР, 343 с.
- Abu Diiak 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.
- Abu Diiak K. T., Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2023. Structure of sensilla on maxillary and labial palps in caddisflies of the genus *Rhyacophila* Pictet (Trichoptera, Rhyacophilidae). Invertebrate Zoology **20** (2) (in press).
- Ivanov V. D. 1993. Principles of the sexual communication in caddisflies (Insecta, Trichoptera). In: K. Wiese et al. (eds). Sensory Systems of Arthropods. Basel: Birkhäuser Verlag, p. 609–626.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I., Perkovsky E. E. 2016. Caddisflies from Cenozoic resins of Europe. Paleontological Journal **50** (5): 485–493.
- 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.
- Löfstedt C., Hansson B. S., Petersson E., Valeur P., Richards A. 1994. Pheromonal secretions from glands on the 5th abdominal sternite of hydropsychid and rhyacophilid caddisflies (Trichoptera). Journal of Chemical Ecology **20**: 153–170.
- Morse J. C. (ed.) 2023. Trichoptera World Checklist. [URL: <http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/index.htm>] (accessed 18 January 2023).
- Scheffer P.W. 1996. Phylogenetic relationships among subfamily groups in the Hydropsychidae (Trichoptera) with diagnoses of the Smicrideinae, new status, and the Hydropsychinae. Journal of the North American Benthological Society **15**: 615–633. <https://doi.org/10.2307/1467812>
- Schmid F. 1968. La famille des Arctopsychides (Trichoptera). Memoires de la Société Entomologique de Québec **1**: 1–84.
- Ulmer G. 1912. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. Beiträge zur Naturkunde Preussens (Königliche Physikalisch-Ökonomische Gesellschaft zu Königsberg) **10**: 1–380.

STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF SENSILLA ON THE MOUTHPART PALPS IN THE CADDISFLIES OF THE FAMILY HYDROPSYCHIDAE (TRICHOPTERA)

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

Key words: sensilla, maxillary palp, labial palp, caddisflies, Trichoptera, Hydropsychidae, distribution, structure, evolution.

S U M M A R Y

A comparative morphological study of the structure and distribution of sensilla on the maxillary and labial palps in representatives of the family Hydropsychidae was performed. Morphology of palpal sensilla was studied in 17 species from 12 genera by scanning electron microscopy. Four types of sensilla were found on the palps of the studied species: long trichoid sensilla, chaetoid sensilla, campaniform sensilla, and petaloid sensilla; basiconic and pseudoplacoid sensilla were not found on palps. All studied species lack apical sensory complexes at the tips of both pairs of palps, where only long chaetoid sensilla are present. Petaloid sensilla form sensory fields on the 4th (in Arctopsychinae) or on the 3rd and 4th segments (in Diplectroninae, Hydropsychinae, Macronematinae) of the maxillary palps. These sensilla are never present on the labial palps. Sensory fields include from 5–10 sensilla in Hydropsychinae to 40 in Arctopsychinae.