

УДК 595.744:591.499

СТРОЕНИЕ АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ СКОРПИОНОВЫХ МУХ (МЕСОПТЕРА)

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

Кафедра энтомологии, Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 190034 Россия

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

Поступила в редакцию 14.11.2022 г.

После доработки 15.11.2022 г.

Принята к публикации 15.11.2022 г.

Выполнено сравнительно-морфологическое исследование строения и локализации сенсилл на антеннах скорпионовых мух (Mecoptera). Методами сканирующей электронной микроскопии была изучена морфология антеннальных сенсилл у 4 видов из семейств Panorpidae, Bittacidae, Nannochoristidae и Boreidae. С учетом литературных данных показано, что на антеннах отряда Mecoptera есть 7 типов сенсилл: длинные трихоидные, короткие трихоидные, хетоидные, кампаниформные, базиконические, целоконические сенсиллы и Бёмовы щетинки. Сенсорный покров антенн у исследованных видов представлен преимущественно длинными трихоидными и базиконическими сенсиллами. Специализацию демонстрируют только немногочисленные целоконические сенсиллы, для которых характерно специфическое распределение на поверхности сегментов. Базиконические сенсиллы чаще встречаются у передних краев сегментов и образуют скопления у одного вида сем. Boreidae. Сравнение с родственными отрядами показывает уменьшенное разнообразие сенсилл у скорпионниц.

Ключевые слова: сенсиллы, антенны, Mecoptera, скорпионовые мухи, Bittacidae, Boreidae, Nannochoristidae, Panorpidae, эволюция.

DOI: 10.31857/S0367144522040062, EDN: NKBVGY

Скорпионовые мухи (Mecoptera) – небольшой отряд насекомых с полным превращением, который появляется в палеонтологической летописи с начала пермского периода. Современная фауна скорпионниц представлена 9 семействами и более чем 400 видами, большинство из которых принадлежит к сем. Panorpidae. Известно более 350 видов ископаемых Mecoptera (Zhang, 2013), наибольшего таксономического разнообразия этот отряд достиг в конце палеозоя – начале мезозоя. Некоторые современные семейства скорпионовых мух известны со второй половины триасового периода, а максимальное разнообразие на уровне семейств отмечено в пермском периоде (Новокшенов, 1997).

В последние годы система отряда Mecoptera подвергается пересмотру, основные изменения касаются положения семейств Nannochoristidae и Boreidae (Клюге, 2020; Tihelka et al., 2020). Мы принимаем взгляды Н. Ю. Клюге (2020), который различает четыре эволюционные ветви отряда скорпионовых мух; три представлены семействами Bittacidae, Nannochoristidae и Boreidae, а четвертую образуют остальные 6 современных семейств, включая сем. Panorpidae, которое также рассмотрено в данной работе.

Структуры головы дают важные признаки для филогенетических построений в пределах Mecoptera (Friedrich et al., 2013; Клюге, 2020). Есть сведения о строении и расположении сенсилл на голове, в том числе на антеннах, для разных семейств скорпионниц: Meropeidae (Friedrich et al., 2013), Boreidae (Beutel et al., 2008; Sikes, Stockbridge, 2013), Bittacidae (Wang et al., 2022), Nannochoristidae (Beutel, Baum, 2008; Valuyskiy et al., 2020), Panorpidae (Иванов и др., 1975; Slifer, 1975; Wang, Hua, 2021a; Wang et al., 2021b). Большинство из этих исследований выполнено на одном виде без сравнительного анализа сенсорных структур разных семейств Mecoptera. На антеннах скорпионниц ранее отмечены хетоидные, трихоидные, целоконические, базиконические и кампаниформные сенсиллы (Иванов и др., 1975; Slifer, 1975; Friedrich et al., 2013; Valuyskiy et al., 2020).

Отряд Mecoptera входит в состав надотряда Antliophora, включающего также отряды Diptera и Siphonaptera. На антеннах двукрылых и блох обнаружены трихоидные, хетоидные, базиконические, кампаниформные и целоконические сенсиллы, а также редко встречающиеся аскоидные, ампуловидные, стилоконические и булавовидные сенсиллы (Чайка, 1980; Медведев 1982, 1983; Sukontason et al., 2004; de Albuquerque Cardoso, Linardi, 2006; Schneeberg, Beutel, 2011; Isberg et al., 2013; Hempolchom et al., 2016; Araújo, Bravo, 2018; Pezzi et al., 2018; Lukashevich, 2021; Huang et al., 2022). Трихоидные, хетоидные, базиконические и целоконические сенсиллы общи для Siphonaptera и обоих подотрядов Diptera (Nematocera и Brachycera). Сравнительное исследование антеннальных сенсилл представителей отряда Siphonaptera выявило наличие обонятельных базиконических и целоконических сенсилл, вкусовых хетоидных и базиконических сенсилл, а также механорецепторных трихоидных и кампаниформных сенсилл (Чайка, 1980).

Сестринскую группу надотряда Antliophora составляет надотряд Amphiesmenoptera, объединяющий ручейников (Trichoptera) и чешуекрылых (Lepidoptera) и появившийся в палеонтологической летописи почти одновременно со скорпионницами. На антеннах Amphiesmenoptera описано более 20 типов и подтипов сенсилл (Мельницкий, Иванов, 2011; Валуцкий и др., 2017; Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Abu Diiak et al., 2021), количество и разнообразие сенсилл у изученных представителей этого надотряда существенно выше, чем у скорпионниц (Иванов и др., 1975). В этой публикации мы даем обзор сенсилл на антеннах у разных семейств скорпионниц и уточняем номенклатуру, структуру и распределение ряда типов сенсилл. Сравнение разнообразия и особенностей распределения сенсилл у Mecoptera и Amphiesmenoptera в дальнейшем позволит проследить эволюцию этих структур и определить вероятный исходный план строения сенсорной поверхности антенн в мекоптероидной эволюционной ветви насекомых с полным превращением.

Были изучены строение и локализация антеннальных сенсилл у 4 видов скорпионниц: *Panorpa communis* Linnaeus, 1758 (Panorpidae; Россия, Ленинградская обл.), *Bittacus cirratus* Tjeder, 1956 (Bittacidae; Россия, Приморский край), *Nannochorista andina* Byers, 1989 (Nannochoristidae; Чили) и *Boreus westwoodi* Hagen, 1866 (Boreidae; Россия, Ленинградская обл.). Исследование выполнено на самцах для сопоставимости с данными по другим отрядам, в которых были изучены преимущественно самцы. Полученные нами данные по *P. communis* не выявили существенных различий в строении сенсорных поверхностей между самцами и самками.

Особенности строения антенн и их сенсорный набор были изучены с помощью сканирующей электронной микроскопии (SEM). Для этого антенны взрослых насекомых, зафиксированных в 96%-ном этаноле, были отделены от головной капсулы и высушены. Антенны 2–4 экземпляров каждого вида были смонтированы на электропроводящую липкую ленту и покрыты слоем золотого напыления толщиной 20 нм в вакуумной камере с помощью Leica EM SCD500. Флагелломеры были сняты на микроскопе Tescan Mira 3 при переменном увеличении 500–1000×.

На серийных снимках были измерены и подсчитаны сенсиллы; применена номенклатура сенсилл, ранее широко использованная для ручейников и низших чешуекрылых (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016). Усредненные значения получили, измеряя длину сенсилл или их диаметр для 10 сенсилл каждого типа, с помощью программы ImageJ 1.50. Для визуализации количественного распределения сенсилл по антенне было вычислено среднее количество сенсилл на сегмент для групп из пяти сегментов, усредненное для всех исследованных экземпляров. Анализ количественных параметров выполнен в программе MS Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение и размеры антеннальных сенсилл

На антеннах исследованных видов Mecoptera было обнаружено 7 типов сенсилл: хетонидные (*chs*), длинные трихонидные (*lts*), короткие трихонидные (*nts*), базиконические (*bcs*), целоконические (*cos*), кампаниформные сенсиллы (*cfs*) и Бёмовы щетинки (*bbs*) (рис. 1).

Антенны исследованных нами видов (рис. 2–4) скорпионовых мух покрыты гладкой кутикулой, лишенной микротрихий. При большом увеличении видно, что поверхность кутикулы имеет мелкие овальные выступы, расположенные более или менее равномерно (рис. 2, 2; 4, 3). Исключение составляет *Nannochorista andina*, у которого на скапусах, педицеллумах и базальных члениках флагеллума есть микротрихии.

Бёмовы щетинки (рис. 1, 1; 2, 1). Эти специализированные короткие механорецепторные волосковидные сенсиллы имеются на скапусах и педицеллумах (1-м и 2-м члениках антенн) у всех исследованных видов Mecoptera, они образуют группы в базальных отделах члеников и ориентированы так, чтобы взаимодействовать с поверхностью соседнего сегмента антенны или усиковой впадины головы; на других сегментах антенны они не встречаются. Число Бёмовых щетинок на одном членике может достигать 30 (скапус *Panorpa communis*), длина их достигает 7–12 μm; поры на поверхности этих сенсилл не обнаружены.

Кампаниформные сенсиллы (рис. 1, 2; 2, 1). Небольшие плохо заметные механорецепторы в виде обособленного куполообразного участка кутикулы со слегка вдавленными краями. Пор не имеют, встречаются единично у дистального края скапуса. Диаметр этих сенсилл составляет 5–6 μm.

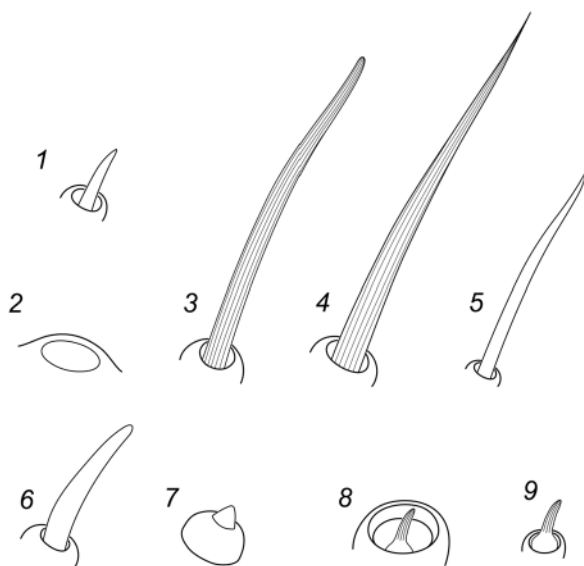


Рис. 1. Разнообразие типов кутикулярных отделов сенсилл на антеннах Mecoptera (схематизировано).

1 – кампаниформная сенсилла; 2 – Бёмова щетинка; 3 – хетоидная сенсилла; 4 – длинная трихоидная сенсилла; 5 – короткая трихоидная сенсилла; 6, 7 – базиконические сенсиллы; 8, 9 – целоконические сенсиллы.
7 – по: Friedrich et al., 2013.

Хетоидные сенсиллы (рис. 1, 3; 2, 2; 3, 1, 2, 4). Длинные отстоящие волосковидные сенсиллы с ребристой поверхностью и тупым кончиком. У *Boreidae* они мало отличаются от длинных базиконических, более многочисленны (свыше 10), разбросаны по поверхности преимущественно в дистальных частях антенны; у *Nannochoristidae* и остальных семейств эти сенсиллы четко отличаются по длине от базиконических. У *Nannochoristidae* хетоидные сенсиллы равномерно распределены по поверхности члеников, в то время как у *Bittacidae* присутствуют единично в средней части сегментов, а у *Panorpidae* немногочисленны (до 6 на сегмент) в дистальной части сегментов.

Длинные трихоидные сенсиллы (рис. 1, 4; 2, 1; 4, 1, 2, 6) представляют собой крупные щетинки с исчерченностью в виде продольных или косых бороздок; они расположены под углом к поверхности кутикулы антенны. Основание этих сенсилл слегка асимметрично приподнято, в результате чего каждая сенсилла ориентирована вдоль оси сегмента, а волосок сенсиллы отклонен по направлению к вершине антенны. Граница теки (сочленовного углубления) вблизи основания сенсорного волоска образует небольшой валик, а сама тека имеет диаметр несколько больший, чем диаметр волоска, что ограничивает подвижность волоска сенсиллы. У *Bittacus cirratus* эти сенсиллы (рис. 5) длиннее, чем у остальных исследованных видов ($75.8 \pm 2.5 \mu\text{m}$),

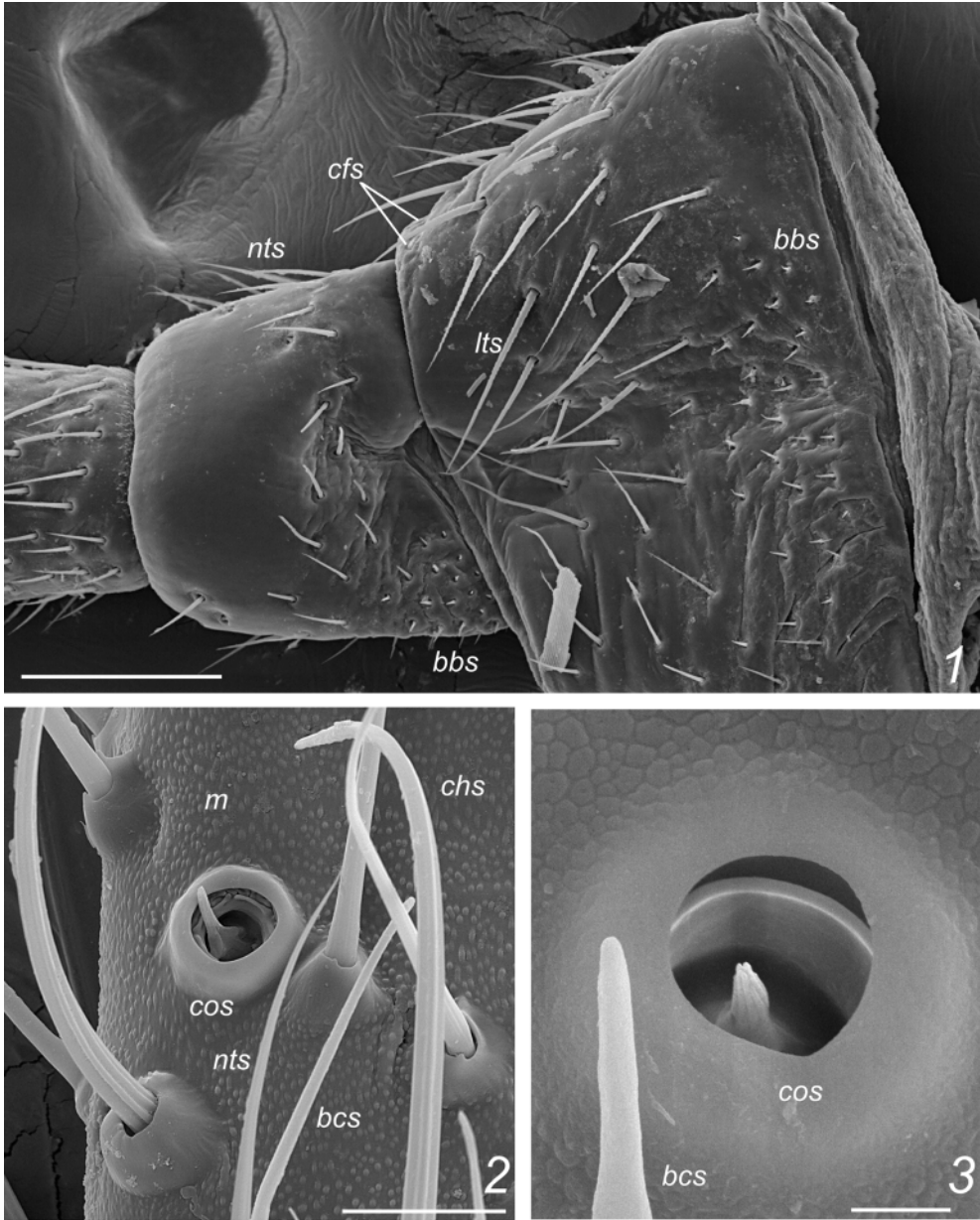


Рис. 2. Сенсиллы антенн Mecoptera.

1 – боковая поверхность базальной части антенны *Panorpa communis* L. с полями Бёровых щетинок;
 2, 3 – целоконические сенсиллы *Nannochorista andina* Byers (2) и *Boreus westwoodi* Hagen (3).

bcs – базиконические сенсиллы, bbs – Бёровы щетинки, cfs – кампаниформные сенсиллы, chs – хетоидные сенсиллы, cos – целоконические сенсиллы, lts – длинные трихонидные сенсиллы, m – кутикулярная поверхность с бугорками, nts – короткие трихонидные сенсиллы.

Масштабная линейка: 1 – 100 μm , 2 – 10 μm , 3 – 2 μm .

у *P. communis* длина их в среднем составляет $56.4 \pm 2.1 \mu\text{m}$, у *Boreus westwoodi* – $70.8 \pm 2.5 \mu\text{m}$; у *N. andina* они самые короткие ($47.8 \pm 0.5 \mu\text{m}$).

Короткие трихонидные сенсиллы (рис. 1, 5, 2, 1, 2, 3) сходны с Бёмовыми щетинками и длинными трихонидными сенсиллами, но лишены бороздок на большей части поверхности, за исключением основания. Диаметр их основания, как и высота кутикулярного валика теки, меньше, чем у длинных трихонидных сенсилл. Длина коротких трихонидных сенсилл (рис. 5) у *Bittacus cirratus* наибольшая среди всех исследованных видов ($68.8 \pm 2.5 \mu\text{m}$), у *P. communis* эти структуры длиной в среднем $36.7 \pm 2.7 \mu\text{m}$, у *Boreus westwoodi* – $30.8 \pm 2.5 \mu\text{m}$, а у *N. andina* – $33.6 \pm 1.7 \mu\text{m}$.

Базиконические сенсиллы представляют собой волоски еще более короткие, чем трихонидные сенсиллы обоих типов (рис. 1, 6, 7; 3). Они имеют гладкую, не исчерченную поверхность и, вероятно, тонкие стенки, поскольку легко повреждаются при высыхании. Волосок базиконической сенсиллы изогнут вблизи основания и у самых коротких из них не возвышается над кутикулой более чем на 5–7 μm ; у более длинных сенсилл его длина может достигать 20 μm . Мы не смогли разделить их на подтипы, поскольку сравнительный материал по изученным нами семействам показывает наличие континуума размеров без четких границ между размерными классами.

Целоконические сенсиллы (рис. 1, 8, 9; 2, 2, 3; 4, 3, 5) представляют собой короткие щетинки, полностью или частично погруженные в углубления кутикулы. Обычно они имеют вид коротких волосков с расширенным и вздутым основанием (диаметром $5.7 \pm 0.1 \mu\text{m}$ у *P. communis*, $4.0 \pm 0.1 \mu\text{m}$ у *Boreus westwoodi*), сидящих в теках с приподнятыми краями, которые нередко выглядят как куполообразные выступы кутикулы. Такие выросты наиболее развиты у *Bittacus cirratus*. Волосок целоконической сенсиллы сходен с волоском базиконической сенсиллы, покрыт продольными неглубокими бороздками, на вершине его расположена пара, окруженная выступами сенсиллы. Целоконические сенсиллы *Bittacus cirratus* и *N. andina* имеют широкую теку в виде воронкообразного углубления с дополнительными гребнями внутри на кутикулярных стенках впадины теки, а края теки разрастаются и куполообразно возвышаются над кутикулой. Гомологичные сенсиллы у *P. communis* (рис. 4, 3) имеют малый диаметр, а волосок у них наиболее длинный и почти полностью поднимается над поверхностью антенны, поскольку впадина целоконической сенсиллы у этого вида очень мелкая.

Распределение антеннальных сенсилл Mecoptera

Большинство сенсилл на антеннах Mecoptera относится к типу длинных трихонидных и распределено хаотично (неспецифически). Другие типы сенсилл встречаются реже и могут образовывать скопления. Хорошо заметны скопления Бёмовых щетинок. Помимо них, мы обнаружили тенденцию к образованию групп коротких базиконических сенсилл в дистальных частях члеников антенны, наиболее отчетливо такие группы видны у Boreidae (рис. 3, 3). Границы этих сенсорных скоплений у Boreidae нечеткие и в дополнение к базиконическим сенсиллам внутри скоплений встречаются также трихонидные сенсиллы. При наличии на сегменте скопления оно содержит от 3 до 25 сенсилл. Определенную специализацию в расположении демонстрируют только целоконические сенсиллы, которые встречаются по 2 или 3 в средней части вентральной поверхности сегментов у видов Nannochoristidae и Bittacidae (рис. 2, 2; 3, 4; 4, 5, 6);

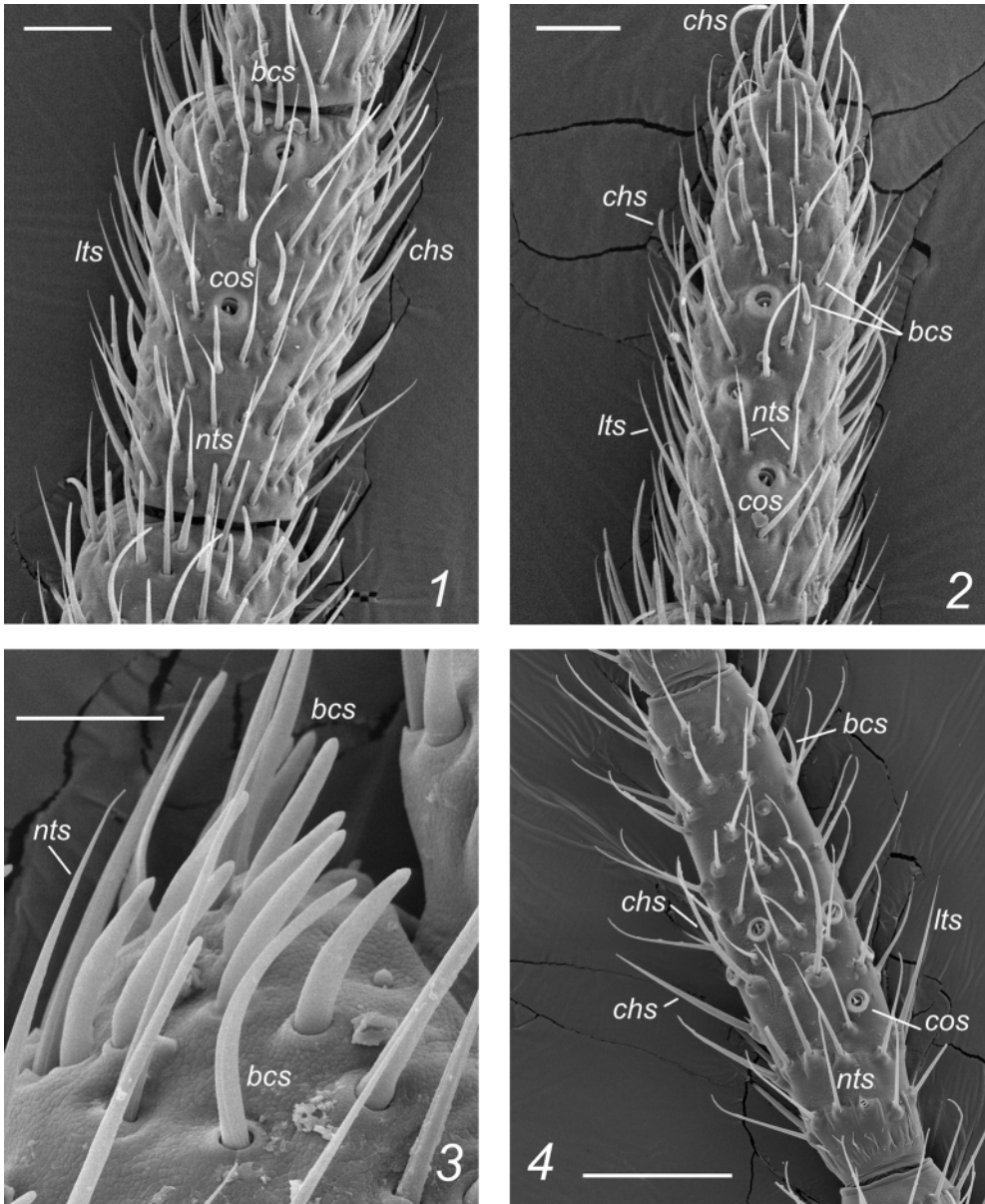


Рис. 3. Сенсиллы флагеллумов антенн у *Boreus westwoodi* Hagen (1–3) и *Nannochorista andina* Byers (4).

1 – середина антенны (21-й флагелломер), 2 – вершина антенны, 3 – участок переднего края 12-го флагелломера с сенсорным полем, 4 – поверхность одного из флагелломеров середины антенны. Обозначения как на рис. 2.

Масштабная линейка: 1, 2 – 20 μm , 3 – 10 μm , 4 – 50 μm .

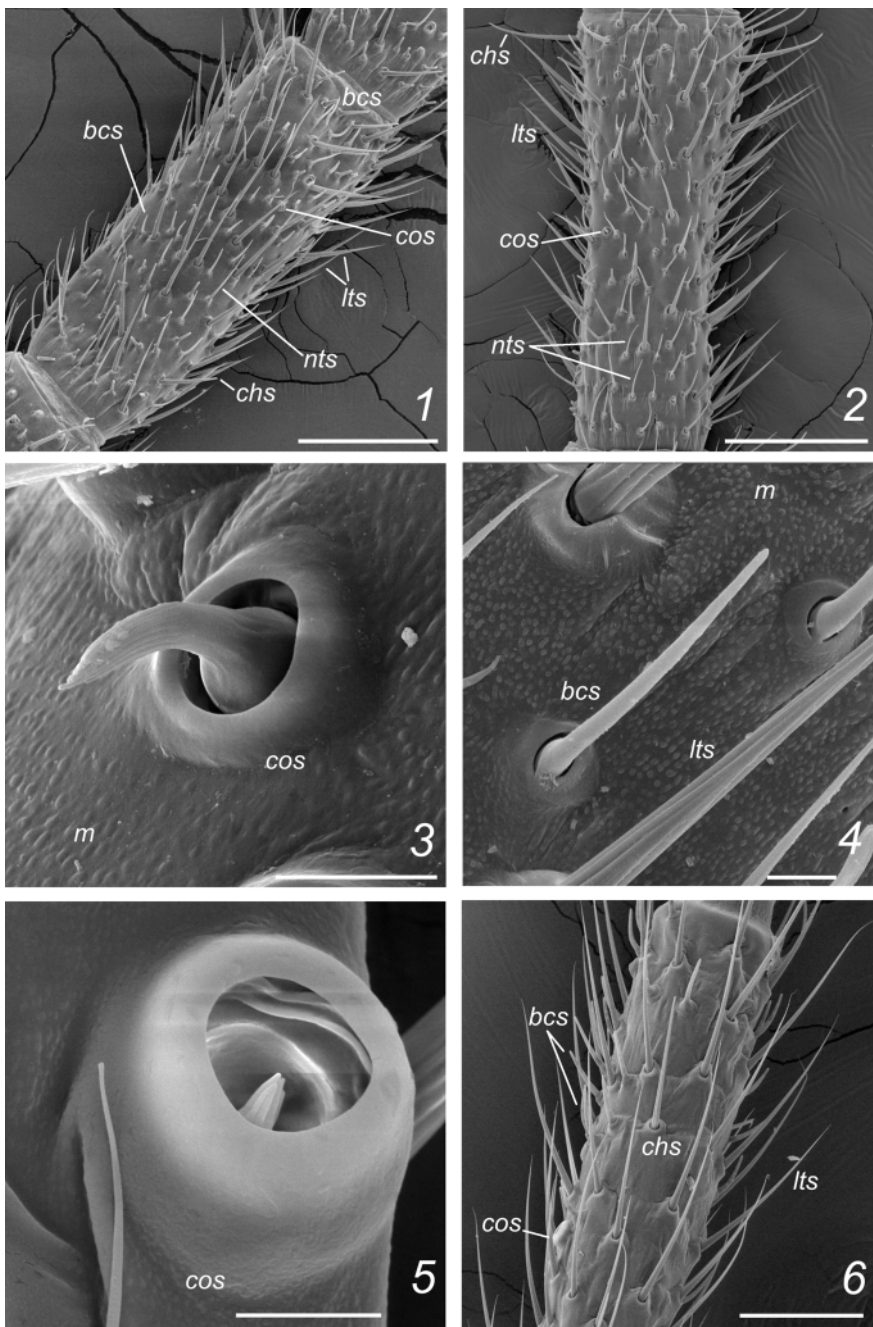


Рис. 4. Сенсиллы флагеллумов антенн у *Panorpa communis* L. (1–4) и *Bittacus cirratus* Tjeder (5, 6).

1, 6 – флагелломер средней части антенны самца; 2 – то же самки; 3, 5 – целоконическая сенсилла; 4 – базиконическая сенсилла. Обозначения как на рис. 2.

Масштабная линейка: 1, 2 – 100 μm , 3–5 – 5 μm , 6 – 50 μm .

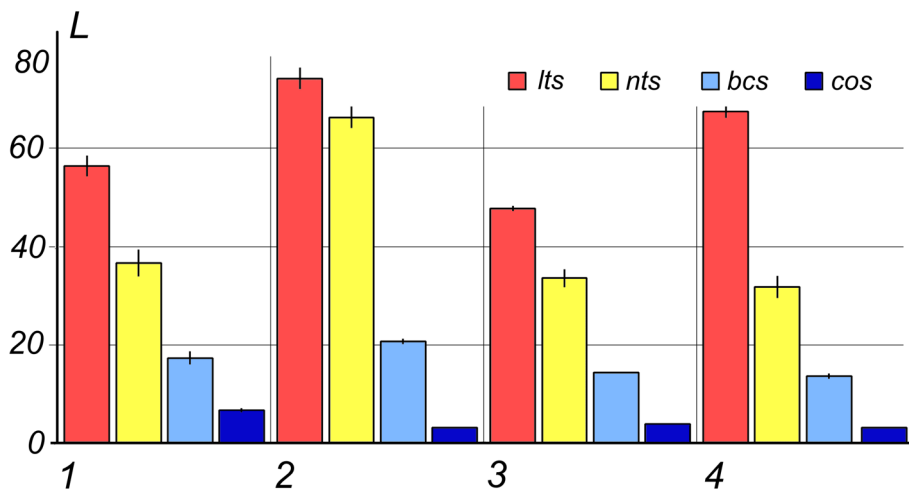


Рис. 5. Средняя длина антеннальных сенсилл у *Panorpa communis* L. (1), *Bittacus cirratus* Tjeder (2), *Nannochorista andina* Byers (3), *Boreus westwoodi* Hagen (4).

Обозначения как на рис. 2.

у *Boereus westwoodi* они есть только на последних двух члениках антенны, а у *P. communis* могут распространяться в проксимальную часть антенны вплоть до 3-го сегмента. Бёмовы щетинки и единичные кампаниформные сенсиллы расположены на базальных члениках.

Количество сенсилл на флагеллумах по предварительным подсчетам возрастает от основания к середине антенны, далее убывает к ее вершине, что коррелирует с уменьшением поверхности сегментов в этом направлении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление полученных данных со сведениями о других группах Mecoptera показывает большое сходство в организации сенсорных поверхностей в этом отряде. У всех изученных видов широко представлены трихоидные, хетоидные и базиконические сенсиллы. У некоторых семейств обнаружены особые формы организации сенсорной поверхности. Так, у *Merope tuber* Newman, 1838 (Meropeidae) наблюдаются уникальные скопления коротких и длинных базиконических сенсилл в округлых углублениях на поверхности кутикулы сегментов флагеллума с 4-го по предпоследний (26-й) (Friedrich et al., 2013, fig. 3). Центральную часть углубления занимают многочисленные длинные базиконические сенсиллы, а немногочисленные короткие базиконические расположены на периферии. Подобные вдавления с лепестковидными сенсиллами описаны на лабиальных и максиллярных щупиках ручейников и чешуекрылых (Иванов и др., 2018), но ранее не были отмечены на антеннах. Целоконические сенсиллы у *M. tuber* сходны с теми, что имеются у других видов скорпионниц, и располагаются с 4-го сегмента до вершины антенны. Антенны миниатюрных видов *Caurinus dectes* Russell, 1979 и *C. tlagu* Sikes et Stockbridge, 1913 (Boreidae) имеют го-

раздо меньше трихонидных и хетонидных сенсилл на антеннах, обособленные скопления базиконических сенсилл у них не отмечены; целоконические сенсиллы у видов рода *Caurinus* Russell одиночно встречаются на всех сегментах флагеллума (Beutel et al., 2008, fig. 3; Sikes, Stockbridge, 2013, fig. 3), в то время как у *Boreus* – только на верхних члениках.

Иногда сенсиллы разных типов внешне очень сходны, что затрудняет их идентификацию. Например, трихонидные и хетонидные сенсиллы различаются у скорпионниц только формой кончика сенсиллы, острой у первых и тупой у вторых. Целоконические сенсиллы различаются по степени погружения волоска, и когда он сильно выступает из углубления кутикулы, возникает большое сходство с базиконической сенсиллой, однако приподнятая целоконическая сенсилла распознается по вздутой базальной части (рис. 4, 3). Вероятно, по этой причине целоконические сенсиллы не были отмечены в ранних работах у представителей сем. Panorpidae (Иванов и др., 1975; Slifer, 1975). Столь же трудно идентифицировать Бёмовы щетинки даже когда они отчетливо видны: например, в подробной морфологической работе по Nannochoristidae эти щетинки обозначены как «поля сенсилл» (Beutel, Baum, 2008). Кампаниформные сенсиллы плохо заметны на электронных микрофотографиях, хотя регулярно встречаются на базальных члениках антенн; как правило, их пропускают при описании сенсилл у насекомых.

У блох (Siphonaptera) на антеннах есть сенсиллы следующих типов: трихонидные, хетонидные (вкусовые), грибовидные, «базиконические сенсиллы в ямках» (целоконические), кампаниформные и базиконические сенсиллы (Чайка, 1980; Медведев, 1982, 1983; de Albuquerque Cardoso, Linardi, 2006). Антенны блох сильно специализированы и морфологически значительно отличаются от антенн Mecoptera; грибовидные сенсиллы обнаружены у представителей отдельных видов не во всех семействах (Чайка, 1980). Структурно эти сенсиллы сходны с микоидными сенсиллами щупиков примитивных чешуекрылых (Valuyskiy et al., 2020). Целоконические сенсиллы не обнаружены на антеннах у ряда видов Siphonaptera; в одной сенсорной ямке на антенне их может быть от одной до четырех (Чайка, 1980).

Двукрылые (Diptera) обладают большим структурным разнообразием сенсилл на антеннах (McAlpine, 2011). У примитивных двукрылых отмечены трихонидные, хетонидные, целоконические, базиконические, кампаниформные и некоторые более редко встречающиеся типы сенсилл, которые не обнаружены у Mecoptera (Чайка, 1980; Медведев 1982, 1983; Sukontason et al., 2004; de Albuquerque Cardoso, Linardi, 2006; Schneeberg, Beutel, 2011; Isberg et al., 2013; Hempolchom et al., 2016; Araújo, Bravo, 2018; Pezzi et al., 2018; Lukashevich, 2021; Huang et al., 2022). Для двукрылых обоих подотрядов характерны обособленные группы целоконических, базиконических или изогнутых трихонидных сенсилл на сегментах флагеллума (Sukontason et al., 2004; Schneeberg, Beutel, 2011; Isberg et al., 2013; Hempolchom et al., 2016; Huang et al., 2022).

Базиконические сенсиллы Mecoptera имеют удлиненный волосок, который лишен видимых пор. Эти сенсиллы, вероятно, структурно сходны с базиконическими сенсиллами, описанными ранее у чешуекрылых (Valuyskiy et al., 2020), и с изогнутыми трихонидными сенсиллами ручейников (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky et al., 2018). У *Boreus westwoodi* базиконические сенсиллы образуют скопления и показано обособленное групповое распределение этих сенсилл на дистальных и проксимальных участках флагелломеров. Образование таких скоплений указывает на особую функци-

ональную роль базиконических сенсилл, которые могут содержать хеморецепторы, воспринимающие специфические стимулы (например, половые аттрактанты). Подобные сенсорные зоны известны и у примитивных двукрылых (Schneeberg, Beutel, 2011). Вероятно, дифференциация базиконических сенсилл с образованием обособленных скоплений не входит в исходный план строения сенсорной поверхности Mecoptera, при котором специализированные хеморецепторные скопления оказываются вынесенными на дистальную часть вентральной поверхности сегмента, поскольку большинство семейств не обладает такими скоплениями и они найдены только у единственного вида *Boreus westwoodi*.

Наши результаты подтверждают ранее опубликованные данные (Иванов и др., 1975) о том, что структурное разнообразие сенсилл на антеннах Mecoptera значительно ниже, чем у Trichoptera и Lepidoptera. У скорпионовых мух отсутствуют стилоконические, псевдоплакоидные и коронарные сенсиллы, которые обнаружены у других мекоптероидных насекомых. Сравнительный анализ показывает, что в разных эволюционных ветвях скорпионовых мух наблюдаются низкое разнообразие типов антеннальных сенсилл и слабая дифференциация сенсорной поверхности антенн.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е. Д. Лукашевич (Палеонтологический институт РАН, Москва) за любезно предоставленный материал по *Nannochorista andina* из Чили. Авторы признательны сотрудникам Научного парка СПбГУ за предоставленную помощь в работе с оборудованием в рамках проектов № 109-16530 и № 109-24431 Ресурсного центра СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- [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>]
- Иванов В. П., Игнатьев А. М., Леонович С. А. 1975. Тонкое строение и функция хеморецепторов скорпионницы *Panorpa communis* L. Хеморецепция насекомых **2**: 77–84.
- Иванов В. Д., Мельницкий С. И., Разводовская И. В. 2018. Строение и эволюция апикальных сенсорных зон максиллярных и лабиальных щупиков ручейников (Trichoptera). Энтомологическое обозрение **97** (1): 32–46. <https://elibrary.ru/item.asp?id=32641787>
- [Ivanov V. D., Melnitsky S. I., Razvodovskaya I. V. 2018. The structure and evolution of the apical sensory zone structures in the maxillary and labial palps of caddisflies (Trichoptera). Entomological Review **98** (2): 138–151. <https://doi.org/10.1134/S0013873818020021>]
- Клоге Н. Ю. 2020. Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1037 с.
- Медведев С. Г. 1982. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. I. Энтомологическое обозрение **61** (2): 418–427.

- Медведев С. Г. 1983. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. II. Энтомологическое обозрение **62** (2): 371–378.
- Мельничский С. И., Иванов В. Д. 2011. Строение и локализация сенсилл на антеннах ручейников (Trichoptera). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 504–512.
- [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>]
- Новокшенов В. Г. 1997. Ранняя эволюция скорпионниц (Insecta: Panorpida). М.: Наука, 140 с.
- Чайка С. Ю. 1980. Хеморецепторные органы антенн и максиллярных пальп блох (Siphonaptera). Паразитология **14** (4): 319–325.
- 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. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.403>
- Araújo M. X., Bravo F. 2018. A new species of *Trichomyia* (Diptera: Psychodidae: Trichomyiinae) and report of antennal sensilla in adult. Papéis Avulsos de Zoologia **58**: 1–5. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2018.58.37>
- Beutel R. G., Baum E., 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of *Nannochorista* (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **46** (4): 346–367. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00473.x>
- Beutel R. G., Friedrich F., Whiting M. F. 2008. Head morphology of *Caurinus* (Boreidae, Mecoptera) and its phylogenetic implications. Arthropod Structure and Development **37**: 418–433. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2008.02.002>
- de Albuquerque Cardoso V., Linardi P. M. 2006. Scanning electron microscopy studies of sensilla and other structures of the head of *Polygenis (Polygenis) tripus* (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae). Micron **37**: 557–565. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2005.12.001>
- Friedrich F., Pohl H., Beckmann F., Beutel R. G. 2013. The head of *Merope tuber* (Meropeidae) and the phylogeny of Mecoptera (Hexapoda). Arthropod Structure and Development **42**: 69–88. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2012.09.006>
- Hempolchom C., Yasanga T., Wijit A., Taai K., Dedkhad W., Srisuka W., Thongsahuan S., Otsuka Y., Takaoka H., Saeung A. 2016. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of the eight *Anopheles* species of the Hycranus Group (Diptera: Culicidae) in Thailand. Parasitology Research **116**: 143–153. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5270-4>
- Huang F., Srisuka W., Aupalee K., Yasanga T., Phuackchantuck R., Pitasawat B., Junkum A., Limsopatham K., Sanit S., Saingamsook J., Takaoka H., Saeung A. 2022. Ultrastructure of sensilla on the antennae and maxillary palpi of the human-biting black flies, *Simulium nigrogilvum* and *Simulium umphangense* (Diptera: Simuliidae) in Thailand. Acta Tropica **232**: article 106494. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2022.106494>
- Isberg E., Hillbur Y., Ignell R. 2013. Comparative study of antennal and maxillary palp olfactory sensilla of female biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: Culicoides) in the context of host preference and phylogeny. Journal of Medical Entomology **50** (3): 485–492. <https://doi.org/10.1603/ME12235>
- 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>
- Lukashevich E. D. 2021. Mouthparts of nectar-feeding Tanyderidae (Insecta: Diptera): lapping and siphoning. Arthropod Structure and Development **64**: article 101087. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101087>
- McAlpine D. K. 2011. Observations on antennal morphology in Diptera, with particular reference to the articular surfaces between segments 2 and 3 in the Cyclorrhapha. Records of the Australian Museum **63** (2): 113–166. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.63.2011.1585>
- 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>
- Pezzi M., Scapoli C., Mamolini E., Leis M., Bonacci T., Whitmore D., Krčmar S., Furini M., Giannerini S., Chicca M., Cultrera R., Fauchaux M. J. 2018. Ultrastructural characterization of sensilla and microtrichia on the

- antenna of female *Haematopota pandazisi* (Diptera: Tabanidae). *Parasitology Research* **117** (4): 959–970.
<https://doi.org/10.1007/s00436-018-5760-7>
- Schneeberg K., Beutel R. G. 2011. The adult head structures of Tipulomorpha (Diptera, Insecta) and their phylogenetic implications. *Acta Zoologica (Stockholm)* **92**: 316–343.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2010.00463.x>
- Sikes D. S., Stockbridge J. 2013. Description of *Caurinus tlagu*, new species, from Prince of Wales Island, Alaska (Mecoptera, Boreidae, Caurininae). *ZooKeys* **316**: 35–53.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.316.5400>
- Slifer E. H. 1975. Sense organs on the antennal flagellum of two species of scorpionflies (Mecoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **4** (5): 467–475.
- Sukontason K., Sukontason K. L., Piangjai S., Boonchu N., Chaiwong T., Ngern-Klun R., Sripakdee D., Vogtsberger R. C., Olson J. K. 2004. Antennal sensilla of some forensically important flies in families Calliphoridae, Sarcophagidae and Muscidae. *Micron* **35** (8): 671–679.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2004.05.005>
- Tihelka E., Giacomelli M., Huang D.-Y., Pisani D., Donoghue P. C. J., Cai C.-Y. 2020. Fleas are parasitic scorpionflies. *Palaeoentomology* **3** (6): 641–653.
<https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.6.16>
- Valuyskiy M. Yu., Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2020. 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>
- Wang J.-S., Hua B.-Z. 2021a. Morphological phylogeny of Panorpidae (Mecoptera: Panorpoidea). *Systematic Entomology* **46** (3): 526–557.
<https://doi.org/10.1111/syen.124742021a>
- Wang X.-Y., Ma N., Hua B.-Z. 2021b. Mouthparts and associated sensilla of adult Panorpidae (Insecta: Mecoptera). *Zoologischer Anzeiger* **291**: 34–44.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.02.004>
- Wang X.-Y., Ma N., Hua B.-Z. 2022. Mouthpart structure of the adult *Bicaubittacus appendiculatus* (Esben-Petersen, 1927) (Mecoptera: Bittacidae). *Arthropod Structure and Development* **70**: Article 101176.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2022.101176>
- Zhang Z.-Q. 2013. Phylum Athropoda. In: Zhang Z.-Q. (ed.) *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* **3703** (1): 17–26.

STRUCTURE OF THE ANTENNAL SENSILLA IN THE SCORPIONFLIES (MECOPTERA)

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

Key words: sensilla, antennae, Mecoptera, scorpionflies, Bittacidae, Boreidae, Nannochoristidae, Panorpidae, evolution.

SUMMARY

A comparative morphological study of the structure and localization of sensilla on the antennae of scorpion flies (Mecoptera) was carried out. Scanning electron microscopy was used to study the morphology of antennal sensilla in 4 species from the families Panorpidae, Bittacidae, Nannochoristidae, and Boreidae. The original data combined with the literature evidences show that 7 different types of sensilla are present on the antennae of the order Mecoptera: long trichoid, short trichoid, chaetoid, campaniform, basiconic, coeloconic sensilla, and Böhm's bristles. The sensory coverage of the antennae in the studied species is predominantly represented by long trichoid and basiconic sensilla. Specialization is manifested only by a few coeloconic sensilla, which are characterized by a specific distribution on the surface of the segments. Basiconic sensilla are more common at the anterior margins of the segments; they form aggregations in one species of Boreidae. Comparison with related orders shows a reduced diversity of sensilla in scorpionflies.