

УДК 595.745 : 591.499

## СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ АПИКАЛЬНЫХ СЕНСОРНЫХ ЗОН МАКСИЛЛЯРНЫХ И ЛАБИАЛЬНЫХ ЩУПИКОВ РУЧЕЙНИКОВ (TRICHOPTERA)

© В. Д. Иванов,<sup>1</sup> С. И. Мельницкий,<sup>2</sup> И. В. Разводовская<sup>3</sup>

Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета  
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034, Россия

E-mail-l: <sup>1</sup> v-ivanov@yandex.ru; <sup>2</sup> simelnitsky@gmail.com; <sup>3</sup> entomol@mail.ru  
Поступила 26.12.2017

Проведено сравнительно-морфологическое исследование вершин щупиков у ручейников из разных эволюционных линий отряда, а также у чешуекрылых и скорпионовых мух. Методами световой и сканирующей электронной микроскопии на вершинных члениках щупиков у 81 вида из отряда Trichoptera, 6 видов Lepidoptera и 2 видов Mecoptera выявлено 11 типов сенсилл. Показано наличие у щупиков ротового аппарата высокодифференцированных апикальных сенсорных зон, несущих толстые короткие базиконические сенсиллы. Наличие апикальной сенсорной зоны у ручейников и родственных им отрядов признано плезиоморфным признаком.

*Ключевые слова:* ручейники, эволюция, сенсилла, максиллярные щупики, лабиальные щупики, апикальные сенсорные зоны, Trichoptera.

Сенсорные придатки — щупики — имеются как на стипесах максилл, так и на прементуме лабиума (нижней губы) насекомых и входят в основной план строения исходного для класса Insecta ортоптероидного ротового аппарата. Морфологические особенности щупиков широко используются при определении насекомых и в систематике многих отрядов, в том числе и таких крупных, как ручейники (Trichoptera), чешуекрылые (Lepidoptera) и жесткокрылые (Coleoptera), как правило, на уровне родов и семейств (Мартьянов, 1934; Лер, 1997, и др.). Тем не менее сравнительно-морфологические данные по строению сенсорного вооружения щупиков редко обсуждаются в литературе. В качестве примеров можно привести обзорную работу В. П. Иванова (2000) и его публикации по отдельным видам насекомых (Иванов и др., 1975), исследование по сенсиллам личинок долгоносиков (Томкович, Чайка, 2001), публикации Шовена и Фошо по сенсиллам ротового аппарата чешуекрылых (Chauvin, Faucheux, 1981; Faucheux, 2005), монографию по морфологии хеморецепторных органов насекомых (Синицина, Чайка, 2006). Недостаток данных по морфологическому разнообразию и сенсорному вооружению пальп ряда таксонов препятствует пониманию эволюции сенсорных комплексов ротового аппарата и затрудняет адекватное использование пальпальных структур в филогенетических исследованиях некоторых отрядов насекомых (Ivanov, 1996; Frania, Wiggins, 1997).

Строение щупиков оказалось важным для развития системы отряда Trichoptera и нередко использовалось для разграничения таксонов высших рангов. Коленати (Kolenati, 1851, 1859) выделил высших лимнефилоидных ручейников, основываясь на редукции у самцов числа члеников челюстных щупиков, в таксон Heteropalpoidea, который позднее получил подотряд In-

aequipalpia, противопоставив их подотряду Aequipalpia с не редуцированными щупиками. Эти таксоны оказались искусственными, и система Коленати почти через столетие была отвергнута. Впоследствии А. В. Мартынов (1924, 1934) обратил внимание на строение последних члеников щупиков в некоторых семействах. Он пришел к выводу, что как по личиночным, так и по имагинальным признакам ручейники разделяются на 2 группы — цельнощупиковых (Integripalpia) и кольчатощупиковых (Annulipalpia). В числе прочих признаков для кольчатощупиковых было отмечено наличие либо вторично кольчатого, либо не кольчатого, но тогда заостренного последнего членика щупиков в отдельных семействах (Rhyacophilidae, Hydroptilidae).

В современной системе ручейников эволюционные ветви кольчатощупиковых (Annulipalpia) и цельнощупиковых (Integripalpia) обычно имеют ранг подотрядов, включающих ряд надсемейств (Weaver, 1984; Schmid, 1998; Ivanov, Sukatsheva, 2002). В пределах кольчатощупиковых Уивер (Weaver, 1984) предложил выделить инфраотряд Spicipalpia, в который были помещены семейства, входящие в Rhyacophiloidea и Hydroptiloidea; в качестве главного признака было использовано наличие крупной апикальной сенсиллы максиллярных щупиков. Апоморфное состояние этого и ряда других признаков не было в полной мере обосновано ввиду отсутствия сравнительно-морфологических данных.

В ходе наших исследований было выяснено, что апикальной сенсилле в понимании Уивера (Weaver, 1984) соответствует апикальная сенсорная зона с несколькими типами сенсилл (Ivanov, 1996). Эта структура была также отмечена как апикальный конический комплекс (apical cone complex) Лjungбергом и Холлбергом (Ljungberg, Hallberg, 1992). Апикальной сенсорной зоной, или терминальным сенсорным комплексом, мы будем в дальнейшем обозначать занимающий апикальное или субапикальное положение обособленный участок поверхности последнего членика щупика, на котором расположены сенсиллы, отличающиеся от остальных сенсилл последнего членика. Такие зоны на щупиках широко распространены среди насекомых; они носят общее название «пальпальные органы» (Иванов, 2000) и сильно различаются по структуре, численности и положению. Помимо апикальных сенсорных зон к пальпальным органам относятся органы Рата, погруженные внутрь лабиальных щупиков чешуекрылых, латеральные сенсорные ямки пальп у некоторых видов ручейников и вислоккрылок и обособленные волосковые поля у некоторых высших цельнощупиковых ручейников из семейств Limnephilidae, Brachycentridae и Lepidostomatidae.

Появление данной статьи во многом стимулировано дискуссией по систематике Trichoptera и родственных им отрядов насекомых с полным превращением (Weaver, 1984, 1992; Wiggins, Wichard, 1989; Ivanov, 1996; Frania, Wiggins, 1997; Morse, 1997; Schmid, 1998; Kjer et al., 2002; Holzentel et al., 2007). В этой публикации мы делаем акцент на сравнительном анализе внешнего строения щупиков, а не на ультраструктуре расположенных на них сенсилл, что более соответствует общей задаче исследования — выявлению исходного состояния, типичных форм и основных тенденций эволюции апикальной сенсорной зоны щупиков ручейников. Такой подход позволит выявить основные тенденции в развитии сенсорной зоны, что необходимо для оценки существующих классификаций отряда и создания предпосылок для исследования ультраструктуры и функционирования рецепторов апикальных зон щупиков.

Хотя номенклатуре сенсилл насекомых посвящены многочисленные публикации (обзоры см.: Snodgrass, 1935; Slifer, 1960, 1970; Елизаров, 1978; Иванов, 2000; Faucheux, 2004; Ivanov, Melnitsky, 2011), номенклатура сенсилл разработана еще не в полной мере из-за наличия переходов между различными их типами. В данной работе мы используем классификацию

сенсилл, основанную на традиционной номенклатуре Снодграсса (Snodgrass, 1935), принятую нами ранее (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2017) и дополненную названиями для особых сенсилл на щупиках (Синицина, Чайка, 2006). Прежде к проблеме разнообразия сенсилл на щупиках ручейников обращались Лjungберг и Холлберг (Ljungberg, Hallberg, 1992), но они использовали эклектичную номенклатуру.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для выполнения работы послужили собственные сборы авторов в экспедициях в России, Казахстане, Таджикистане, Непале, Малайзии, Таиланде, Индонезии, на Мадагаскаре и во Вьетнаме, часть материала была получена из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН; Санкт-Петербург), фондов кафедры энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета и от коллег.

В работе был использован 91 вид насекомых из следующих 33 семейств. Отряд **TRICHOPTERA**: *Rhyacophila angulata* Martynov, 1910, *Rh. chayulpa kaligandaki* Melnitsky, 2005, *Rh. kaltatica* Levanidova et Schmid, 1977, *Rh. nubila* Zetterstedt, 1840, *Rh. shingripa tatopani* Melnitsky, 2005, *Rh. tukuche* Melnitsky, 2005, *Himalopsyche acharai* Malicky et Chantaramongkol, 1989, *H. todma* Schmid, 1963 (Rhyacophilidae); *Glossosoma nylanderi* McLachlan, 1879, *G. intermedium* (Klapalek, 1892), *Padunia adelungi* Martynov, 1910, *Mastigoptila longicornuta* (Schmid, 1958), *Agapetus ochripes* Curtis, 1834, *A. inaequispinosus* Schmid, 1970 (Glossosomatidae); *Ptilocolepus colchicus* Martynov, 1913, *P. granulatus* (Pictet, 1834) (Ptilocolepidae); *Hydroptila sparsa* Curtis, 1834, *Ugandatrachia maliwan* Malicky et Chantaramongkol, 1991 (Hydroptilidae); *Apsilochorema annandalei* Martynov, 1935, *Apatanodes sociatus* Navas, 1934, *Cailloma pumida* Ross, 1956, *Metachorema griseum* Schmid, 1957, *Neoatopsyche chilensis* Schmid, 1955, *Ulmerochorema stigmum* (Ulmer, 1916), *Taschorema apobatum* Neboiss, 1977 (Hydrobiosidae); *Plectrocnemia conspersa* (Curtis, 1834), *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834), *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758) (Polycentropodidae); *Hyalopsyche sachalinica* Martynov, 1910 (Dipseudopsidae); *Lype phaeopa* (Stephens, 1836), *Phychomyia flavida* Hagen, 1861, *Tinodes waeneri* (Linnaeus, 1758) (Psychomyiidae); *Hydropsyche newae* Kolenati, 1858, *H. valvata* Martynov, 1927, *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834), *Smicridea annulicornis* (Blanchard, 1851) (Hydropsychidae); *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920, *S. similes* Ulmer, 1927 (Stenopsychidae); *Dolophilodes ornata* Ulmer, 1909, *Philopotamus ludificatus* McLachlan, 1878, *Ph. variegatus* (Scopoli, 1763), *Wormaldia occipitalis* (Pictet, 1834), *W. subnigra* McLachlan, 1865, *Kisaura borealis* Kuhara, 1999, *Gunungiella aguha* Melnitsky et Ivanov, 2010, *Chimarra okuihorum* Mey, 1998, *Rossodes* sp. (Philopotamidae); *Phryganea bipunctata* Retzius, 1783, *Ph. grandis* Linnaeus, 1758, *Oligostomis reticulata* (Linnaeus, 1761) (Phryganeidae); *Anobolia laevis* (Zetterstedt, 1840), *Asynarchus lapponicus* (Zetterstedt, 1840), *Limnephilus nigriceps* (Zetterstedt, 1840), *L. major* (Martynov, 1909), *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834), *P. cingulatus* (Stephens, 1837), *Glyphotaelius pellucidus* (Retzius, 1783), *Monocosmoecus minor* Schmid, 1955, *Verger kuscheli* Schmid, 1955 (Limnephilidae); *Apatania majuscula* McLachlan, 1872, *A. crymophila* McLachlan, 1880, *Baicalina bellicosa* Martynov, 1914, *Baicalinella foliata* (Martynov, 1914) (Apataniidae); *Neophylax splendens* Denning, 1948, *Oligophlebodes minutus* (Banks, 1897) (Thremmatidae); *Molanna albicans* (Zetterstedt, 1840), *M. angustata* Curtis, 1834 (Molannidae); *Kosrheithrus tillyardi* Mosely, 1953 (Philorheithridae); *Silo pal-*

*lipes* (Fabricius, 1781), *Goera tungusensis* Martynov, 1909 (Goeridae); *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834, *B. americanus* (Banks, 1899) (Brachycentridae); *Lepidostoma hirtum* (Fabricius, 1775) (Lepidostomatidae); *Sericostoma personatum* Spence, 1826, *Myotrichia murina* Schmid, 1955, *Notidobiella chacayana* Schmid, 1957 (Sericostomatidae); *Beraea maura* (Curtis, 1834) (Beraeidae); *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763), *Psilotreta falcula* Botosaneanu, 1970 (Odontoceridae); *Trichovespula macrocera* Schmid, 1955 (Tasimiidae); *Eosericotoma aequispinum* Schmid, 1955 (Helicophidae); *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836) (Leptoceridae). Отряд **LEPIDOPTERA**: *Micropterix calthella* (Linnaeus, 1761), *M. aureatella* (Scopoli, 1763) (Micropterigidae); *Eriocrania semipurpurella* Stephens, 1835 (Eriocraniidae); *Ochsenheimeria urella* Fischer von Röslerstamm, 1842 (Ypsolophidae); *Oberthueria caeca* (Oberthür, 1880) (Endromidae); *Cossus cossus* (Linnaeus, 1758) (Cossidae). Отряд **MECOPTERA**: *Panorpa communis* Linnaeus, 1768, *P. germanica* Linnaeus, 1758 (Panorpidae); *Boreus westwoodi* Hagen, 1866 (Boreidae).

Были использованы методы электронной растровой и световой микроскопии. Для световой микроскопии готовили тотальные препараты в глицерине, которые фотографировали с помощью фотографической насадки микроскопа «Биолам И». Для электронной микроскопии щупики высушивали на воздухе и напыляли золотом. Фотографии были сделаны на сканирующие электронные микроскопах Philips SEM 502B, Fei Quanta 200 3D, JEOL NeoScope JCM-5000 и Tescan MIRA3 в Лаборатории электронной микроскопии СПбГУ и Hitachi S-570 в Группе электронной микроскопии ЗИН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У исследованных видов ручейников сенсиллы на щупиках головы различаются по размерам и форме, расположены они в 2 яруса — такое расположение сенсилл ранее было обнаружено и на антеннах ручейников (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2017). Верхний ярус образован трихоидными сенсиллами нескольких подтипов: заостренные трихоидные сенсиллы с ребристой поверхностью (рис. 1, а), зубчатые трихоидные сенсиллы (рис. 1, б), гладкие изогнутые трихоидные сенсиллы (рис. 1, в), тупоконечные трихоидные сенсиллы с ребристой поверхностью (толстостенные вкусовые трихоидные сенсиллы по классификации, используемой Синициной и Чайкой (2006)) (рис. 1, г), клавиформные сенсиллы (рис. 1, д). Нижний ярус представлен более мелкими сенсиллами: тонкие базиконические сенсиллы (рис. 1, е), толстые базиконические сенсиллы (рис. 1, ж), лепестковидные сенсиллы (рис. 1, з), псевдоплакоидные сенсиллы разных типов (рис. 1, и—л). Псевдоплакоидные сенсиллы на щупиках головы по строению похожи на псевдоплакоидные сенсиллы, которые располагаются на антеннах. Подробно разнообразие антеннальных псевдоплакоидных сенсилл было описано в других работах авторов (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016; Valuyskiy et al., 2017).

Отряд **TRICHOPTERA**. В современной системе отряд традиционно подразделен на 2 подотряда, *Annulipalpia* и *Integripalpia* (Мартынов, 1924). Терминальный сенсорный комплекс у ручейников располагается на концевых члениках максиллярных и лабиальных щупиков и представляет собой обособленный вырост, на котором располагаются различающиеся по размеру и форме вкусовые сенсиллы, по-видимому, образовавшиеся из длинных толстостенных вкусовых трихоидных сенсилл (тупоконечные ребристые трихоидные сенсиллы), которые во множестве имеются на щупиках ручейников, особенно в концевых частях. Среди семейств, ранее относившихся к инфраотряду *Spicipalpia*, а ныне принадлежащих к надсемействам *Rhyaso-*

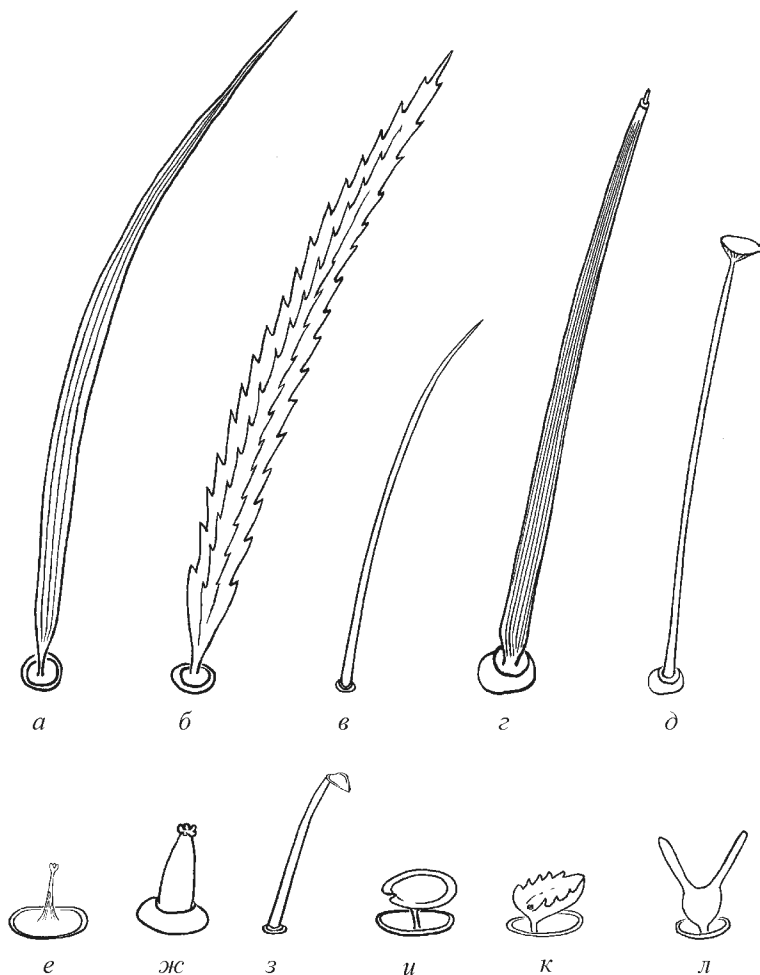


Рис. 1. Схема строения наружных кутикулярных частей сенсилл на максиллярных и лабиальных щупиках Amphipsectera.

*a* — заостренная трихонидная сенсилла с ребристой поверхностью, *б* — зубчатая трихонидная сенсилла, *в* — гладкая изогнутая трихонидная сенсилла, *г* — тупоконечная трихонидная сенсилла с ребристой поверхностью (толстостенная вкусовая трихонидная сенсилла), *д* — клавиформная сенсилла, *е* — тонкая базиконическая сенсилла, *ж* — толстая базиконическая сенсилла, *з* — лепестковидная сенсилла у *Brachycentridae*, *и* — грибовидная псевдоплакоидная сенсилла у *Rhyacophilidae*, *к* — зубчатая псевдоплакоидная сенсилла у *Limnephilidae*, *л* — вильчатая псевдоплакоидная сенсилла у *Phryganeidae*.

philoidea и Hydroptiloidea подотряда Phryganeina (Ivanov, Sukatsheva, 2002; Integripalpia sensu Holzenthal et al., 2007), сенсорная зона обнаружена у всех исследованных видов семейств Rhyacophilidae и Ptilocolepidae, части Glossosomatidae и на лабиальных щупиках у Hydrobiosidae, однако не обнаружена в сем. Hydroptilidae и у части Glossosomatidae (*Agapetus*, *Padunia*, *Mastigoptila*) и Hydrobiosidae (*Cailloma*). За пределами указанных семейств терминальный сенсорный комплекс обнаружен у представителей Stenopsychidae и Philopotamidae из подотряда Annulipalpia и отсутствует во всех других исследованных нами семействах ручейников.

Ниже приводится описание морфологических особенностей апикальных сенсорных зон у представителей вышеперечисленных семейств.



## Сем. STENOPSYCHIDAE Martynov, 1924

У самцов *Stenopsyche marmorata* апикальная сенсорная зона хорошо выражена на обоих парах щупиков (рис. 2, 2, 4, см. вкл.). Терминальный сенсорный комплекс на максиллярных щупиках несет одну крупную толстую базиконическую сенсиллу почковидной формы, занимающие терминальное положение, и до 10 более мелких сенсилл, локализованных на латеральной поверхности сенсорного комплекса в базальной или субапикальной его частях (рис. 2, 4); вершина лабиальных щупиков несет две массивные сенсиллы, расположенные близко друг к другу (рис. 2, 2). Мы предполагаем, что эти сенсиллы являются редуцированными тупоконечными трихоидными сенсиллами с ребристой поверхностью (толстостенными вкусовыми трихоидными сенсиллами), утратившими продольные ребра. В этом семействе обнаружено постепенное укорочение тупоконечных трихоидных сенсилл на щупиках, но полного перехода к толстым базиконическим сенсиллам не выявлено. Лишенная микротрихий гладкая боковая поверхность терминального комплекса несет немногочисленные толстые базиконические сенсиллы, которые неравномерно распределены по латеральной поверхности; у основания терминального комплекса в зоне, где появляются микротрихии, имеется несколько тупоконечных трихоидных сенсилл. Максиллярные щупики у самки этого вида на вершине апикальной сенсорной зоны также несут по одной толстой базиконической сенсилле (рис. 2, 3); на латеральной поверхности расположены более мелкие сенсиллы этого типа, часто находящиеся на обособленных латеральных возвышениях. У основания терминального комплекса располагаются немногочисленные тупоконечные трихоидные сенсиллы. Строение апикальной зоны нижнегубных щупиков похоже на таковое максиллярных щупиков (рис. 2, 1): так же имеется более 5 коротких вкусовых сенсилл на латеральной поверхности терминальной зоны. За зоной, лишенной микротрихий, располагаются несколько длинных прямых трихоидных вкусовых сенсилл, которые сильно укорочены на границе зоны. У данного вида апикальные толстые базиконические сенсиллы на вершинах терминальных сенсорных комплексов щупиков как минимум вдвое превышают по размеру другие сенсиллы, располагающиеся на латеральных поверхностях сенсорных комплексов.

Другой изученный вид, *Stenopsyche similis*, имеет в общем сходное с *S. marmorata* строение губных и челюстных щупиков, однако можно выделить и некоторые отличия: вершинная сенсилла терминального сенсорного комплекса на максиллярных щупиках практически не отличается по размерам от латеральных сенсилл, она менее обособлена от остальных сенсилл, нежели у предыдущего вида. Терминальная сенсилла на вершине лабиальных щупиков также меньше, чем у предыдущего вида.

## Сем. PHILOPOTAMIDAE Stephens, 1829

В подсем. Philopotaminae Stephens, 1829 у *Dolophilodes ornata* (рис. 2, 5) последний членик максиллярного щупика несет многочисленные грибовидные псевдоплатоидные и трихоидные сенсиллы разных типов. На вершине щупика имеется обособленная сенсорная зона с единственной крупной терминальной толстой базиконической сенсиллой. Лабиальные щупики у этого вида сходны с максиллярными. У *Kisaura borealis* также наблюдается дифференциация апикальной зоны щупиков: конец максиллярного щупика вытянут, терминально располагается единичная сенсилла.

Щупики у *Philopotamus variegates* и *Ph. ludificatus* на вершине резко сужаются, сенсорная зона заканчивается одной крупной терминальной сен-

силлой; латеральная поверхность челюстных щупиков лишена других типов сенсилл, на латеральных поверхностях нижнегубных щупиков остаются немногочисленные короткие толстые базиконические сенсиллы (рис. 2, 6). У *Wormaldia subnigra* на вершине апикальной сенсорной зоны располагаются две небольшие толстые базиконические сенсиллы, сенсорный комплекс на лабиальных щупиках несет одну короткую толстую базиконическую терминальную сенсиллу и несколько более мелких сенсилл этого типа на боковой поверхности. У еще одного представителя подсем. Philopotaminae, *Gunningiella aguha*, апикальная сенсорная зона на губных и челюстных щупиках не обнаружена. У представителей подсемейств Chimarrinae Rambur, 1842 и Rossodinae Oezdikmen et Darilmaz, 2008 также не найдены морфологически обособленные сенсорные комплексы на вершине щупиков.

В других семействах подотряда Annulipalpia апикальных сенсорных зон на щупиках не обнаружено (рис. 2, 7). Однако необходимо отметить, что у *Hydropsyche newae* (Hydropsychidae) на вершине максиллярного щупика наблюдается несколько мелких толстых базиконических сенсилл, сильно отличающихся по размерам от многочисленных тупоконечных трихоидных сенсилл (рис. 5, 5). Возможно, группа терминально расположенных сенсилл является рудиментом некогда имевшейся апикальной сенсорной зоны.

#### Сем. HYDROBIOSIDAE Ulmer, 1905

У 7 исследованных видов из 7 родов: *Apsilochorema annandalei*, *Apatanodes sociatus*, *Cailloma pumida*, *Metachorema griseum*, *Neoatopsyche chilensis*, *Ulmerochorema stigma* и *Taschorema apobatum* не обнаружены апикальные сенсорные зоны на максиллярных щупиках. В то же время у большинства изученных видов имеется хорошо развитый терминальный сенсорный комплекс на лабиальных щупиках. Исключение составляет *Cailloma pumida*, у которого сенсорные зоны редуцированы на обеих парах щупиков. На рис. 3, 1 (см. вкл.) в качестве примера показана вершина нижнегубного щупика самца *Neoatopsyche chilensis*. Вершина нижнегубных щупиков этого вида вытянута и имеет гладкую кутикулу. Терминальный комплекс представлен одной апикальной толстой базиконической сенсиллой и несколькими более крупными сенсиллами, расположенными на боковой поверхности сенсорной зоны.

#### Сем. RHYACOPHILIDAE Stephens, 1836

Апикальная сенсорная зона обнаружена на максиллярных и лабиальных щупиках у всех исследованных видов данного семейства. Для самцов *Rhyacophila nubila* характерно латеральное смещение терминального сенсорного комплекса на лабиальных щупиках (рис. 3, 3) от обычного апикального положения. Сенсорная зона на щупиках у этого вида заканчивается одиночной толстой базиконической сенсиллой; на поверхности сенсорного комплекса в субапикальной и медиальной областях равномерно по периметру располагаются очень мелкие толстые базиконические сенсиллы. Частые крупные и более редкие мелкие вкусовые трихоидные сенсиллы практически равномерно располагаются на последних члениках обеих пар щупиков (рис. 3, 2, 3). Сенсорная зона на щупиках у *Rh. kaltatica* расположена в терминальном положении (рис. 4, 5, 6, см. вкл.). На вершине максиллярного щупика имеется одиночная вкусовая сенсилла, на гладкой боковой поверхности сенсорного комплекса располагаются мелкие толстые базиконические сенсиллы, более крупные в базальной части (рис. 4, 6). У самца *Rh. angulata* сенсорная

зона на щупиках располагается терминально, деталями строения она сходна с сенсорной зоной на щупиках *Rh. nubila*. У двух видов из Непала, *Rh. chayulpa kaligandaki* и *Rh. shingripa tatopani*, терминальные комплексы на обоих парах щупиков снабжены апикальными одиночными толстыми базиконическими сенсиллами, латеральные поверхности несут мелкие рудиментарные сенсиллы того же типа (рис. 3, 4—6; 4, 3, 4); у первого вида на последнем членике лабиальных щупиков имеются псевдоплакоидные грибовидные сенсиллы (рис. 4, 3), а последний членик у *Rh. shingripa tatopani* на вентролатеральной поверхности имеет сенсорное поле, которое несет более 50 лепестковидных сенсилл (рис. 4, 1). У представителей рода *Himalopsyche* на широкой вершине сенсорной зоны лабиального щупика располагаются три мелкие толстые базиконические сенсиллы, такие же сенсиллы имеются и на ее боковой поверхности. Апикальная зона на максиллярном щупике заканчивается мелкой вершинной толстой базиконической сенсиллой, проксимальнее располагаются несколько подобных более крупных сенсилл. В роде *Rhyacophila* отмечены сильные межвидовые различия в структуре терминального сенсорного комплекса, что может указывать на видоспецифичность строения этого отдела щупиков.

### Сем. GLOSSOSOMATIDAE Wallengren, 1891

У самца *Glossosoma nylanderi* (подсем. Glossosomatinae) сенсорные зоны на челюстных и нижнегубных щупиках имеют сходное строение, однако меньше по размеру и смещены латерально по сравнению с видами из вышеописанных семейств (рис. 5, 1, см. вкл.). Апикальная часть щупика вытянута в небольшой терминальный комплекс, лишенный микротрихий. На его вершине располагается апикальная толстая базиконическая сенсилла, проксимальнее имеются еще 2 сенсиллы меньшего размера. В целом структура терминального комплекса выглядит редуцированной. У представителей родов *Agapetus* (подсем. Agapetinae), *Padunia* и *Mastigoptila* (подсем. Protoptilinae) пальпальные органы отсутствуют.

### Сем. PTILOCOLEPIDAE Martynov, 1913

Для терминального сенсорного комплекса представителей рода *Ptilocolepis* характерно наличие более крупной терминальной толстой базиконической сенсиллы и нескольких более мелких латеральных сенсилл того же типа. В целом структура терминального комплекса выглядит более плезиоморфной, чем у сем. Glossosomatidae.

### Другие семейства

В других семействах ручейников терминальные сенсорные комплексы на вершинах щупиков отсутствуют (рис. 5, 4), концевой отдел этих органов несет такие же сенсиллы, как и базальные части концевых члеников щупиков. В качестве пальпальных органов у некоторых представителей ручейников отмечены поля лепестковидных сенсилл у семейств Brachycentridae (рис. 4, 2) и Limnephilidae, аналогичные сенсорным полям у Rhyacophilidae. Скопление лепестковидных сенсилл не эквивалентно наличию апикальной сенсорной зоны, поскольку не наблюдается ни дифференциации кутикулы в областях развития этих сенсилл, ни тенденции к их апикальной концентрации.



Отряд **LEPIDOPTERA**. Апикальная сенсорная зона найдена только на максиллярных щупиках у архаичных представителей чешуекрылых — *Micropterigidae* (рис. 5, 3) и *Eriocraniidae* (рис. 5, 2). В сем. *Micropterigidae* апикальная сенсорная зона максиллярного щупика включает в себя лишь несколько сенсилл: крупную апикальную толстую базиконическую и несколько небольших боковых сенсилл. Проксимальнее их на поверхности последнего членика щупика находятся крупные клавиформные сенсиллы (Chauvin, Faucheux, 1981) с длинным стебельком, оканчивающимся шляпкой, и трихонидные сенсиллы.

Вершина последнего членика максиллярного щупика у *Eriocraniidae* сужена и вытянута в виде цилиндра. Эта зона лишена микротрихий и длинных трихонидных сенсилл в отличие от остальной поверхности членика. На площадке на вершине членика расположено более 10 толстых базиконических сенсилл разного размера. На конце лабиального щупика имеется группа небольших сенсилл в ямке, которая, вероятно, гомологична органу Рата других чешуекрылых.

У исследованных видов *Ypsolophidae*, *Endromidae* и *Cossidae* терминальная сенсорная зона на щупиках не обнаружена. На лабиальных щупиках чешуекрылых развита группа сенсилл в ямке или глубокой ампуле — орган Рата (vom Rath, 1887), которая обычно расположена латерально, но у *Eriocraniidae* занимает терминальное положение.

Отряд **MESOPTERA**. Апикальные сенсорные зоны обнаружены на максиллярных и лабиальных щупиках у обоих исследованных нами семейств — *Panorpidae* и *Boreidae*. У *Boreidae* сенсорная зона имеет гладкую кутикулу, лишена микротрихий и образует площадку на вершине щупика (рис. 5, 6). На апикальной сенсорной площадке имеется 15—20 небольших сенсилл, на латеральной поверхности вершины щупика располагаются еще более мелкие сенсиллы; проксимальнее появляются крупные трихонидные сенсиллы. В сем. *Panorpidae* сенсорная зона разделена на две части (рис. 5, 7, 8) и имеет набор из 13—17 сенсилл, а в остальном повторяет строение апикальной сенсорной зоны *Boreidae*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Апикальная сенсорная зона (пальпальные органы) обнаружена у представителей всех трех изученных отрядов мекоптероидного комплекса (*Trichoptera*, *Lepidoptera* и *Mecoptera*) и встречается, как правило, одновременно на максиллярных и на лабиальных щупиках. В состав пальпальных органов входят сходные типы толстых базиконических сенсилл. Размер этих сенсилл в большинстве случаев небольшой. Максимальная степень дифференциации апикальной сенсорной зоны наблюдается в группе *Amphiesmeoptera*, объединяющей в своем составе ручейников и чешуекрылых. Апикальная сенсорная зона встречается у видов только тех семейств обоих отрядов, которые в существующих системах (Ross, 1967; Frania, Wiggins, 1997; Kjer et al., 2002; Ivanov, Sukatsheva, 2002) считаются архаичными — *Hydrobiosidae*, *Rhyacophilidae*, *Glossosomatidae*, *Ptilocolepidae*, *Stenopsychidae* и *Philopotamidae*. Ручейники отличаются наиболее специализированным строением этой зоны среди всех изученных отрядов. Строение апикальной сенсорной зоны в отряде *Mecoptera* оказалось более примитивным по сравнению с отрядами *Trichoptera* и *Lepidoptera*: у них не образуется специализированного выроста и не наблюдается дифференциации сенсилл в апикальной сенсорной зоне.

Строение ультраструктур на поверхности максиллярных и лабиальных щупиков сильно различается у разных отрядов и очень вариабельно в преде-

лах таксонов более низких уровней. Помимо вкусовых трихoidных сенсилл (тупоконечные ребристые трихoidные сенсиллы) на концевых члениках щупиков находятся гладкие изогнутые трихoidные сенсиллы, зубчатые трихoidные сенсиллы, заостренные ребристые трихoidные сенсиллы, а также базиконические, псевдоплакоидные и лепестковидные сенсиллы. Все это разнообразие представлено за пределами терминальных сенсорных комплексов. Морфология и конфигурация сенсилл на концевых члениках щупиков у изученных отрядов насекомых широко варьируют, однако, в противоположность этому, терминальные сенсорные комплексы на максиллярных и лабиальных щупиках представлены всего двумя структурными типами сенсилл (крупные и мелкие толстые базиконические сенсиллы), которые являются видоизмененными толстостенными вкусовыми трихoidными сенсиллами.

Особые типы микроструктур, которые мы называем лепестковидными сенсиллами (рис. 4, 1, 2), были обнаружены только в семействах ручейников Rhyacophilidae, Brachycentridae и Limnephilidae, а ранее были отмечены у представителей Philopotamidae (Kubiak et al., 2015) как «peg-like sensilla». У изученных видов эти сенсиллы образуют сенсорные поля, располагающиеся на вентральной или латеральной поверхности последнего членика лабиальных щупиков. У представителя рода *Brachycentrus* каждая сенсилла состоит из длинного прямого основания и уплощенной апикальной части. Сходные сенсиллы, образующие сенсорные поля на последних члениках нижнегубных щупиков у *Anobolia laevis* (Limnephilidae), имеют колышко-видную форму. У представителей рода *Rhyacophila* сенсиллы из подобных сенсорных полей отличаются по структуре от вышеописанных и имеют изогнутую, языковидную форму с широким и уплощенным основанием.

Еще один уникальный тип сенсилл, клавиформные (рис. 5, 3), отмечен в сем. Micropterygidae (Lepidoptera) у представителей рода *Micropterix* только на поверхности последнего членика максиллярных щупиков (Chauvin, Faucheux, 1981). Эти сенсиллы состоят из длинного узкого гладкого основания и округлой апикальной части с поперечной ребристостью; данный тип сенсилл, по-видимому, является модификацией толстостенных вкусовых трихoidных сенсилл, которые также широко отмечены в других изученных группах, но никогда там не образуют структуры подобной формы.

В палеонтологической летописи первые свидетельства наличия пальпальных органов найдены у мезозойских ручейников из двух семейств. У единственного известного раннемелового вида сем. Glossosomatidae, *Dajella tenera* Suk. из ископаемого подсем. Dajellinae, последний членик максиллярных щупиков несет на вершине крупный конический апикальный сенсорный комплекс, расположенный терминально (Иванов, Мельницкий, 2006). Похожая длинная терминальная структура отмечена на максиллярном щупике у позднеюрского вида *Necrotaulius tener* Suk. из сборного мезозойского сем. Necrotauliidae (Ivanov, Sukatsheva, 2002; Kozlov et al., 2002), где она была сильно склеротизованной.

Наличие морфологически выраженной сенсорной зоны на вершине последнего членика щупика не является уникальным признаком ручейников из инфраотряда Spicipalpia, включавшего семейства Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae и Hydroptilidae (вместе с Ptilocolepidae) (Weaver, 1984, 1992), поскольку такая зона была также обнаружена в семействах Philopotamidae, Stenopsychidae и в виде рудиментов — у Hydropsychidae за пределами этого инфраотряда. Кроме того, в пределах Spicipalpia признак встречается непостоянно, он отсутствует у всех изученных Hydroptilidae, а у Glossosomatidae найден только в двух подсемействах из четырех: ископаемом Dajellinae и рецентном Glossosomatinae. У всех изученных представителей Hydrobiosidae терминальные сенсорные комплексы редуцированы на

максиллярных щупиках и сохраняются на лабиальных. Исключение составляет *Cailloma pumida* Ross, у которого апикальные сенсорные зоны исчезают также и на лабиальных щупиках. В связи с этим становится очевидным, что нельзя считать апикальную сенсорную зону апоморфией *Spicirpalpia*, как предлагает Уивер (Weaver, 1984). Напротив, этот признак, по-видимому, является плезиоморфией отряда ручейников и подвержен неоднократной независимой редукции в разных эволюционных линиях. В эволюции ручейников апикальная сенсорная зона исчезает внезапно, не демонстрируя постепенной дегенерации очень продвинутого состояния. Помимо терминального комплекса у ручейников возникают специализированные латеральные сенсорные зоны на последних члениках лабиальных щупиков; такие структуры отмечены нами в четырех семействах и широко распространены у ручейников (Ljungberg, Hallberg, 1992). Эти зоны отмечены у высших цельнощупиковых ручейников (*Integrupalpia sensu stricto*), таких как *Brachycentridae* и *Limnephilidae*, и у примитивных *Rhyacophilidae* и *Philopotamidae*, где эти сенсорные поля существуют параллельно с терминальными сенсорными комплексами.

В отряде *Lepidoptera* апикальная сенсорная зона максиллярных щупиков более совершенна в сем. *Micropterigidae*, чем у *Eriocraniidae*. В целом терминальный комплекс *Micropterigidae* напоминает таковой у ручейников. Отличия состоят в том, что нет резкого сужения на вершине щупика в виде обособленного конусовидного выступа, и, таким образом, вся вершина щупика занята этим комплексом, что более соответствует состоянию, наблюдаемому у *Mecoptera*. По сравнению с ручейниками значительно уменьшено количество латеральных базиконических сенсилл. Выступающие над поверхностью щупика длинные структуры клавиформных сенсилл были описаны Бёрнером (Börner, 1953), который также отмечал межвидовые различия в числе и строении клавиформных сенсилл у *Micropterigidae*. Число клавиформных сенсилл невелико; предполагалось их участие в сборе пыльцы при питании (Chauvin, Faucheux, 1981). Зубатые моли (*Micropterigidae*) считаются более примитивными, чем беззубые первичные моли (*Eriocraniidae*), поскольку для первых характерен грызущий ротовой аппарат, в то время как у вторых появляется хоботок. Очевидно, что у *Micropterigidae* сенсорный аппарат щупиков более специализирован по сравнению с первичными молями, что указывает на их особый эволюционный путь после раннего отделения от основного ствола чешуекрылых (Kozlov et al., 2002). В более продвинутых семействах чешуекрылых апикальная сенсорная зона исчезает на эволюционном уровне *Neopseustomorpha* (Faucheux, 2008).

У представителей *Heterobathmiidae*, по литературным данным, также наблюдается наличие обособленной апикальной сенсорной зоны на максиллярных щупиках. Апикальная и субапикальная части этой зоны несут одну тупую вкусовую трихоидную сенсиллу с небольшим количеством ребер и несколько более мелких сенсилл разной длины (Faucheux, 2005). Апикальная сенсорная зона имеется также у *Agathiphagidae*, по строению она сходна с таковой у *Micropterigidae* (Faucheux, 1999, цит. по: Faucheux, 2005). У *Syntempora andesae* из сем. *Neopseustidae* на вершине максиллярных щупиков обнаруживается терминальный комплекс с несколькими небольшими сенсиллами. На лабиальных щупиках эта сенсорная зона редуцирована (Faucheux, 2008).

Таким образом, пальпальные органы широко распространены у низших чешуекрылых, что подчеркивает предковый характер этой структуры. Эволюционные тенденции изменения этих структур у чешуекрылых сходны с таковыми у ручейников: терминальные сенсорные комплексы исчезают на начальных этапах эволюции каждого из отрядов, сохраняясь лишь у наибо-

лее примитивных семейств. По строению терминальные комплексы чешуекрылых более разнообразны, чем у ручейников.

Среди Mecoptera строение сенсорных зон подробно известно только в двух семействах — скорпионниц (Иванов и др., 1975) и ледничников, но семейства эти далеки друг от друга. Предки ледничников (Boreidae) — пермские насекомые Permochoristidae; предки скорпионниц (Panorpidae) — другое семейство пермских насекомых, Permotanyderidae (Новокшинов, 1997), раньше, чем Permochoristidae, выделившееся среди эволюционных ветвей пермских скорпионниц. Различия между апикальными сенсорными зонами щупиков скорпионниц и ледничников незначительны. Черты примитивности проявляются в уплотненности сенсорных зон и отсутствии дифференциации сенсилл в их пределах. Миниатюрность сенсилл в пределах сенсорных зон отражает своеобразную специализацию. Сходство сенсорных зон в двух далеких друг от друга семействах позволяет предположить, что данный тип представляет общий план строения как для отряда, так и для Antliophora в целом. У двукрылых подобные пальпальные органы не обнаружены.

Исходя из общих представлений о филогенезе мекоптероидного комплекса отрядов эволюционной ветви насекомых с полным превращением — Holometabola (Kristensen, 1981), можно выявить следующие тенденции в формировании сенсорной зоны.

1. Морфологическое обособление сенсорной зоны на последнем членике щупика. При этом вершина щупика освобождается от густо покрывающих поверхность нормальной кутикулы трихонидных сенсилл и микротрихий. В каждой рассмотренной группе насекомых эта тенденция проявлялась по-разному: например, в семействах Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae, Ptilocolepidae, Stenopsychidae и Philopotamidae на последнем членике возникает субапикальный удлиненный выступ конусовидной или цилиндрической формы, направленный вершиной вперед или вперед и вниз. Порой такое обособление проявляется только в изменении типа кутикулы (у Lepidoptera, Mecoptera) на поверхности сужающегося к вершине членика.

2. Редукция и олигомеризация сенсилл. Из всего многообразия сенсилл на поверхности щупиков (Ljungberg, Hallberg, 1992; Kubiak et al., 2015) остаются только толстые базиконические сенсиллы; происходит уменьшение количества сенсилл в составе сенсорной зоны и их миниатюризация. Уменьшение количества сенсилл хорошо заметно и у чешуекрылых, и у ручейников.

3. Дифференциация — из общей массы толстых базиконических сенсилл выделяется одна более крупная апикальная. Остальные сенсиллы смещаются латерально. Эта тенденция особенно ярко проявляется в пределах Trichoptera, где более примитивному состоянию отвечают апикальные сенсорные зоны обеих пар щупиков Stenopsychidae и лабиальных щупиков у Hydrobiosidae, у которых дифференциация и редукция сенсорных зон выражены слабее. В семействах Philopotamidae, Rhyacophilidae, Glossosomatidae и Ptilocolepidae апикальные сенсорные зоны дифференцированы сильнее и соответствуют более продвинутому состоянию, где все латеральные сенсиллы подвергаются редукции, а терминальная сенсилла при этом непропорционально большая. Сходные процессы проходят у Lepidoptera, где более генерализованными выглядят терминальные комплексы щупиков у Eriocraniidae и более продвинутыми — у Micropterigidae. У Mecoptera дифференциация едва намечена: многочисленные терминальные и расположенные по окружности латеральные сенсиллы имеют сходные размеры и близки по строению.

Пальпальные органы в виде обособленных участков на концевых члениках щупиков отмечены и в других отрядах насекомых с полным превращением (Иванов, 2000; Сеницина, Чайка, 2006; Мельницкий, Иванов, 2010).

На основании приведенных данных можно попытаться определить исходный тип строения апикальной сенсорной зоны. Принимая прогрессивное значение дифференциации и олигомеризации, следует предполагать наличие у примитивной сенсорной зоны большого количества мало отличающихся друг от друга сенсилл. Плезiomорфное состояние сенсорной зоны должно быть близко к строению сенсорных зон в более архаичных эволюционных ветвях. Можно предполагать, что появление апикальных сенсорных зон щупиков произошло в эволюции достаточно рано. Наблюдения показывают, что обособленные апикальные зоны на щупиках имеются уже у примитивных Neoptera, таких как тараканы, прямокрылые и веснянки. Вероятнее всего, на ранних этапах эволюции апикальная сенсорная зона этой группы насекомых была слабо отграничена от остальной поверхности щупика, занимала терминальное положение и была покрыта многочисленными длинными однообразными вкусовыми трихонидными сенсиллами. Дальнейшая эволюция разных групп шла разными путями.

Сравнительный анализ показывает, что апикальная сенсорная зона лучше развита в более архаичных группах, а продвинутые семейства имеют слабо развитые апикальные сенсорные зоны или же вообще лишены этих зон. Можно предположить, что апикальные сенсорные зоны имели прогрессивное значение и были поддержаны отбором на палеозойском и мезозойском этапах эволюции разных отрядов Holometabola, в то время как ныне их значение не столь велико. Редукция таких зон происходит мгновенно, даже если в родственных родах эти структуры хорошо развиты. Не исключено, что апикальные сенсорные зоны участвуют в последних этапах полового распознавания, поскольку их развитие не связано с типом пищевого режима. Причина редукции терминальных сенсорных комплексов остается неясной, поскольку до сих пор нет данных о функциональной специфике как апикальной зоны в целом, так и отдельных составляющих ее сенсилл.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Материал по экзотическим видам ручейников был предоставлен А. Небоиссом (A. Neboiss, Australia), О. Флинт (O. Flint, USA) и Г. Малицки (H. Malicky, Austria), которым авторы выражают искреннюю признательность. Большую помощь консультациями оказал заведующий Лабораторией паразитологии ЗИН С. Г. Медведев. Авторы благодарят Н. Ю. Клюге за ценные замечания по таксономическому значению сенсилл.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 18-04-00312), грантами СПбГУ 1.42.1686.2011, 1.42.289.2012, 1.42.506.2013, 1.42.1278.2014, 1.42.1017.2016, 1.42.1011.2016, 1.42.721.2017, 1.42.722.2017 и проектами ресурсного центра СПбГУ 109-4 и 109-5339.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Елизаров Ю. А. 1978. Хеморецепция насекомых. М.: Издательство МГУ. 232 с.
- Иванов В. Д., Мельницкий С. И. 2006. Строение *Dajella teners* (Trichoptera, Glossosomatidae): таксономический статус и свидетельства феромонной коммуникации насекомых в мезозое. Энтомологическое обозрение. 85 (2) : 365—374.
- Иванов В. П. 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука. 279 с.
- Иванов В. П., Игнатъев А. М., Леонович С. А. 1975. Тонкое строение и функция хеморецепторов скорпионницы *Panorpa communis* L. Хеморецепция насекомых. 2 : 77—84.
- Лер П. А. (ред.). 1997. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР в 6 томах. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука. 540 с.



- Мартынов А. В. 1924. Ручейники. Практическая энтомология. Л.: Государственное издательство. 384 с.
- Мартынов А. В. 1934. Ручейники. 1. Trichoptera—Annulipalpia. Определители по фауне СССР. Вып. 13. Л.: Издательство АН СССР. 343 с.
- Мельницкий С. И., Иванов В. Д. 2010. Эволюция пальпальных рецепторных комплексов Amphiemoptera. В кн.: Черчесова С. К. (ред.). Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы X трихoptерологического симпозиума и IV Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым; СОГУ им. Л. Л. Хетагурова. Владикавказ: Издательство СОГУ. 27—33.
- Новокшенов В. Г. 1997. Ранняя эволюция скорпионниц. М.: Наука. 140 с.
- Синицина Е. Е., Чайка С. Ю. 2006. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: МГУ. 343 с.
- Томкович К. П., Чайка С. Ю. 2001. Сенсорные органы личинок долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в связи с проблемой классификации надсемейства. Энтомологическое обозрение. 80 (2) : 294—307.
- Börner C. 1953. Ordnung Lepidoptera, Schmetterlinge. In: P. Brohmer (Hrsg.). Fauna von Deutschland. Ein Bestimmungsbuch unserer Tierwelt. Heidelberg: Quelle & Meyer. 382—421.
- Chauvin G., Faucheux M. J. 1981. Les pieces buccales et leurs recepteurs sensoriels chez l'imago de *Micropterix calthella* L. (Lepidoptera: Micropterigidae). International Journal of Insect Morphology and Embryology. 10 : 429—439.
- Faucheux M. J. 2004. Antennal sensilla of Trichoptera and Lepidoptera: phylogenetic considerations. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Entomologie. 74 : 69—71.
- Faucheux M. J. 2005. *Heterobathmia pseuderioctria* (Heterobathmiina): mouthparts, mouthpart sensilla, and comparison with other non-glossatan SUBORDERS (Insecta, Lepidoptera). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. 7 (1) : 57—65.
- Faucheux M. J. 2008. Mouthparts and associated sensilla of a South American moth, *Synempora andesae* (Lepidoptera: Neopseustidae). Revista la Sociedad Entomologica Argentina. 67 (1—2) : 21—33.
- Francia Y. E., Wiggins G. B. 1997. Analysis of morphological and behavioural evidence for the phylogeny and higher classification of Trichoptera (Insecta). Royal Ontario Museum, Life Science Contribution. 160 : 1—67.
- Holzenthall R. W., Blahnik R. J., Prather A. L., Kjer K. M. 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. Zootaxa. 1668 : 639—698.
- Ivanov V. 1996. Rhyacophiloidea: a paraphyletic taxon. Proceeding of 8th International Symposium on Trichoptera. 20—30.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2011. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera). Zoosymposia. 5 : 210—234.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2016. Diversity of the olfactory sensilla in caddisflies (Trichoptera). Zoosymposia. 10 : 224—233.
- 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. 199—220.
- Kjer K. M., Blahnik R. J., Holzenthall R. W. 2002. Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera). Zoologica Scripta. 31 : 83—91.
- Kolenati F. A. 1851. Genera et species Trichopterorum. Pars prior. Heteropalpoidea. Abhandlungen der königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, Prag. 6 (5) (vom Jahre 1848—1850). Naturgeschichte III : 1—108, tab. I—III.
- Kolenati F. A. 1859. Genera et species Trichopterorum. Pars altera. Aequipalpidae cum dispositione systematica omnium Phryganidum. Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 11 : 137—294, tab. I—V.
- Kozlov M. V., Ivanov V. D., Rasnitsyn A. P. 2002. Lepidoptera (Papilionida). In: A. P. Rasnitsyn, L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers. 220—227.
- Kristensen N. P. 1981. Phylogeny of insect orders. Annual Review of Entomology. 26 : 135—157.
- Kubiak M., Beckmann F., Friedrich F. 2015. The adult head of the annulipalpi-an caddisfly *Philopotamus ludificatus* McLachlan, 1878 (Philopotamidae), mouth-

- part homologies, and implications on the ground plan of Trichoptera. *Arthropod Systematics and Phylogeny*. 73 (3) : 351—384.
- Ljungberg H., Hallberg E. 1992. Ultrastructure and distribution patterns of sensilla on the palps of caddisflies (Trichoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 21 (4) : 337—346.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2011. Structure and localization of sensilla on antennae of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 47 (6) : 593—602.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2016. Structure of the antennal olfactory sensilla in the genus *Molanna* (Trichoptera: Molannidae). *Zoosymposia*. 10 : 292—300.
- Morse J. C. 1997. Phylogeny of Trichoptera. *Annual Revue of Entomology*. 42 : 427—450.
- Rath O., vom. 1887. Über die Hautsinnesorgane der Insecten. *Zoologischer Anzeiger*. 10 : 627—631, 645—649.
- Ross H. H. 1967. Origin and past dispersal of caddisflies. *Annual Revue of Entomology*. 81 : 84—93.
- Schmid F. 1998. Genera of the Trichoptera of Canada and adjoining or adjacent United States. The insects and arachnids of Canada. Ottawa: NRC Research Press. 7 : 319 p.
- Slifer E. H. 1960. A rapid and sensitive method for identifying permeable areas in the body wall of insects. *Entomological News*. 71 : 179—198.
- Slifer E. H. 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Revue of Entomology*. 15 : 121—142.
- Snodgrass R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. New York; London: McGraw-Hill Book Company, inc. 667 p.
- Valuyskiy M. Y., 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.
- Weaver J. S. 1984. The evolution and classification of Trichoptera. *Proceedings of the 4th Symposium on Trichoptera*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 413—419.
- Weaver J. S. III. 1992. Further remarks on the evolution of Trichoptera: A reply to Wiggins. *Cladistics*. 8 : 187—190.
- Wiggins G. B., Wichard W. 1989. Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. *The Journal of the North American Benthological Society*. 8 : 260—276.

## THE STRUCTURE AND EVOLUTION OF THE APICAL SENSORY ZONE STRUCTURES IN THE MAXILLARY AND LABIAL PALPS OF CADDIS-FLIES (TRICHOPTERA)

V. D. Ivanov, S. I. Melnitsky, I. V. Razvodovskaya

*Key words:* caddis-flies, evolution, sensilla, maxillary palps, labial palps, apical sensory zone, Trichoptera.

### SUMMARY

A comparative morphological study of the apical regions of palps in Trichoptera from different evolutionary lines of the order was accomplished, a comparison was made with representatives of Lepidoptera and Mecoptera. Light and scanning electron microscopies were used to study the structure of palpal apices in 81 species from the order Trichoptera, 6 — Lepidoptera and 2 — Mecoptera; 11 types of sensilla were identified on the terminal segments of the palps. The presence of highly differentiated apical sensory zones on the palpi of the mouthparts bearing thick short basiconic sensilla is shown. The presence of apical sensory zone in caddis-flies and related orders is recognized as a plesiomorphic character.