

УДК 595.745:591.499

**СТРОЕНИЕ АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ РУЧЕЙНИКОВ  
РОДА *RHYACOPHILA* РИСТЕТ (TRICHOPTERA, RHYACOPHILIDAE)**

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

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

E-mail: <sup>1</sup> sphingonaepiopsis@gmail.com; <sup>2</sup> simelnitsky@gmail.com;

<sup>3</sup> v--ivanov@yandex.ru

Поступила 16.12.2016

Впервые проведено сравнительное изучение микроструктуры и локализации сенсилл на антеннах ручейников сем. Rhyacophilidae. Исследование методами сканирующей электронной микроскопии 25 видов из 2 родов, *Himalopsyche* и *Rhyacophila*, позволило выявить 13 типов сенсилл. Наиболее велико разнообразие псевдоплакоидных сенсилл. Количество сенсилл на члениках антенн уменьшается по направлению к вершине антенны. Изогнутые трихоидные сенсиллы у риакофилид образуют скопления или сенсорные поля. Ушковидные, рассеченные, листовидные и мультивильчатые сенсиллы впервые отмечены в отряде Trichoptera. Получены первые данные о наличии структурного разнообразия сенсилл в группах быстро эволюционирующих видов.

**Ключевые слова:** сенсилла, *Rhyacophila*, ручейники, антенна, распределение сенсилл, эволюция, микроструктура.

Антенны, максиллярные и нижнегубные щупики являются сенсорными придатками головы насекомых и входят в основной план строения этого таксона. Известно, что антенны насекомых ответственны за ольфакторную рецепцию (Елизаров, 1978; Иванов, 2000), а рецепторами для воспринимаемых химических веществ служат различные типы сенсилл, строение которых очень разнообразно в пределах класса Insecta. Наибольшее разнообразие наблюдается в строении кутикулярных частей сенсиллярных образований (Snodgrass, 1935; Иванов, 2000; Синицына, Чайка, 2006), при этом строение чувствительных и вспомогательных клеток в составе рецепторных структур, а также их локализация и число консервативны и сохраняют относительное однообразие (Елизаров, 1978). В связи с этим именно кутикулярные структуры наиболее перспективны для изучения эволюционных процессов и выявления эволюционных тенденций у насекомых.

Ручейники (Trichoptera) — восьмой по числу описанных видов (более 15 500) отряд насекомых, родственной чешуекрылым (Lepidoptera) и объединяющийся вместе с ними в таксон Amphimesoptera, который в свою очередь входит в группу отрядов мекоптероидного комплекса (Kristensen, 1984, 1997). Современные ручейники сем. Rhyacophilidae широко распространены в Палеарктической, Неарктической и Ориентальной зоогеографических областях (Мельницкий, Иванов, 2011). Рецентная фауна представлена 5-ю родами: *Fansipangana* Mey, 1996, *Himalopsyche* Banks, 1940, *Philo-*

*crena* Lepneva, 1956, *Phoupanpsyche* Malicky, 2008, *Rhyacophila* Pictet, 1834 и в настоящее время насчитывает более 830 видов (Morse, 2016). Подавляющее большинство видов (около 800) принадлежит роду *Rhyacophila* Pictet, 1834. По мнению Ф. Шмида (Schmid, 1970), род *Rhyacophila* возник в горных областях Азии, где и ныне наблюдается максимальное биологическое и структурное разнообразие его представителей, еще в нижнемеловое время и к современной эпохе сформировал 4 крупных эволюционных «стволов»: *vulgaris*, *philopotamoides*, *divaricata* и *naviculata*, которые в свою очередь включают более 70 групп видов.

Эволюция сенсилл и ольфакторной коммуникации у насекомых, в том числе ручейников, изучена фрагментарно. На низких таксономических уровнях для ручейников имеются данные об особенностях строения сенсилл у отдельных близкородственных видов в пределах одного рода или у разных популяций одного вида (Мельницкий и др., 2016; Ivanov, Melnitsky, 2016). Кроме того, показана специфика сенсорных поверхностей антенн и строения сенсилл у отдельных семейств (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2016) В этих публикациях продемонстрирована возможность применения данных об антеннальных структурах в таксономии и филогенетических построениях на рецентном и ископаемом материале.

Сравнительные данные по строению сенсилл обнаруживают широкое разнообразие кутикулярных структур на сенсорных придатках головы у представителей отряда ручейников, в первую очередь это касается антеннальных сенсилл. Обнаружено более 20 типов и подтипов этих структур в отряде Trichoptera (Slifer, 1970; Tozer, 1982; Faucheux, 2004b; Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Melnitsky, Ivanov, 2011, 2016). Показано сходство в строении антеннальных структур у ручейников и филогенетически близких к ним чешуекрылых (Larsson et al., 2002; Faucheux, 2004a—c; Ivanov, Melnitsky, 2016). Ряд зарубежных работ, посвященных строению сенсилл чешуекрылых (Faucheux, 1997; Frank, 2010), показывает наличие сходных структур у представителей двух отрядов и в то же время свидетельствует о необходимости дополнительного исследования взаимосвязей и параллелизмов в эволюции сенсилл у этих таксонов. Данное исследование помимо вклада в познание рецепторных образований на антеннах насекомых позволяет наметить подходы к более широкому использованию антеннальных структур в решении проблем таксономии и филогении ручейников сем. Rhyacophilidae.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами были получены данные по строению и распределению сенсилл на антеннах самцов у 25 видов сем. Rhyacophilidae: *Himalopsyche todma* Schmid, 1963; *Rhyacophila armeniaca* Guerin-Meneville, 1844; *Rh. cupressorum* Martynov, 1913; *Rh. dorsalis* (Curtis, 1834); *Rh. forcipulata* Martynov, 1926; *Rh. nubila* Zetterstedt, 1840; *Rh. obliterated* McLachlan, 1863; *Rh. subovata* Martynov, 1913; *Rh. torrentium* Pictet, 1834; *Rh. vulgaris* Pictet, 1834 (ветвь *vulgaris*, группа *vulgaris*); *Rh. nephroidea* Sun et Yang, 1998 (ветвь *vulgaris*, группа *anatina*); *Rh. mirabilis* Levanidova et Schmid, 1977 (ветвь *vulgaris*, группа *vagrita*); *Rh. stigmatica* (Kolenati, 1859) (ветвь не определена Шмидом, группа *stigmatica*); *Rh. retracta* Martynov, 1914 (ветвь *naviculata*, группа *retracta*); *Rh. tristis* Pictet, 1834 (ветвь *philopotamoides*, группа *tristis*); *Rh. lepnevae* Levanidova, 1977 (ветвь *philopotamoides*, группа *sibirica*); *Rh. obscura* Martynov, 1927 (ветвь *philopotamoides*, группа *obscura*); *Rh. kaltatica* Levanidova et Schmid, 1977 (ветвь *divaricata*, группа *kaltatica*); *Rh. lata* Martynov, 1918 (ветвь *divaricata*, группа *nigrocephala*); *Rh. langkawia* Ivanov et Melnitsky, 2013 (ветвь *divaricata*, группа *curvata*); *Rh. chitre* Mel-

nitsky, 2005 (ветвь *divaricata*, группа *khimbarpa*); *Rh. tolungpa* Schmid, 1970 (ветвь *divaricata*, группа *tolungpa*); *Rh. chayulpa kaligandaki* Melnitsky, 2005 (ветвь *divaricata*, группа *chayulpa*); *Rh. khasiorum* (ветвь *divaricata*, группа *khasiorum*); *Rh. shingripa tatopani* Melnitsky, 2005 (ветвь *divaricata*, группа *nabochepa*); Разделение рода *Rhyacophila* на ветви и группы видов принято по работе Шмида (Schmid, 1970). Для оценки морфологической изменчивости у широко распространенных видов были изучены выборки из местобитаний на противоположных концах ареалов (в Архангельской обл. и Республике Северная Осетия у *Rh. nubila* и в Таласском р-не Казахстана и центральном Непале — у *Rh. obscura*). Основное внимание было уделено самцам, однако также были получены данные по сенсиллам самок *Rh. nubila*.

Обилие и разнообразие антеннальных сенсилл изучали методами сканирующей электронной микроскопии. Основой для выполнения работы послужили собственные сборы авторов в экспедициях в России, Казахстане, Таджикистане, Непале, Вьетнаме, Малайзии и Индонезии; использован также материал из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ЗИН) и фондов кафедры энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета. В работе представлены все основные эволюционные ветви рода *Rhyacophila*. Некоторые из исследованных видов (например, *Rhyacophila nubila*, *Rh. obliterated*, *Rh. obscura*) имеют широкие ареалы, ряд видов (например, *Rh. subovata*, виды ветви *divaricata*) — узколокальные горные эндемики.

Для общей оценки особенностей строения антенны, исследования морфологии сенсилл и подсчета их количества были использованы сканирующие электронные микроскопы JEOL NeoScope JCM-5000 и Tescan MIRA3, на которых были изготовлены серийные фотографии поверхности сегментов антенн. Вся перечисленная аппаратура использовалась в Ресурсном центре СПбГУ. Измерение размеров сенсилл и подсчет их количества выполнены по серийным фотографиям в программе ImageJ 1.50.

Для измерения размеров каждого типа сенсилл была использована выборка с разных сегментов. В качестве сопоставляемого параметра было выбрано наибольшее измерение: для продольно вытянутых типов сенсилл — длина, а для округлых и уплощенных — диаметр. Для измерения были отобраны сенсиллы преимущественно с видимой на фотографиях медиальной поверхности сегмента, что позволило избежать возможных размерных искажений, связанных с работой микроскопа, и пространственных искажений при фотографировании.

Сенсиллы подсчитывали вручную на видимой поверхности сегмента с дальнейшим пересчетом полученных значений на весь сегмент. При вычислении важно учитывать специфику распределения сенсилл. Пересчет количества сенсилл на членике антенны с неспецифическим распределением выполнен по формуле:

$$N = 2ah (1 + \pi r),$$

где  $N$  — общее число сенсилл,  $h$  — длина,  $l$  — ширина видимой поверхности,  $a$  — количество сенсилл на видимой поверхности и  $r$  — радиус сегмента. В другом случае, если многочисленные специализированные сенсиллы расположены на обеих сторонах антенны, полученное при подсчете на видимой стороне число удваивается для учета сенсилл с обратной стороны сегмента. Количество специализированных сенсилл в полях или скоплениях, которые всегда располагаются только на одной стороне сегмента, указано без пересчета. Наконец, количество строго локализованных хетоидных сенсилл при пересчете умножали на 1.33, так как трем видимым сенсиллам на сегменте всегда соответствует одна, расположенная на обратной стороне. Для оценки

плотности распределения сенсилл по поверхности была подсчитана площадь антеннальных сегментов (площадь цилиндра). Средние значения со стандартными ошибками были получены с помощью MS Excel 2010. Средние значения количества сенсилл на сегмент объединяли в группы по 5 сегментов, а ошибку среднего вычисляли для всего диапазона значений в каждой группе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У исследованных видов микроструктуры поверхности антенн имеют разную длину и расположены в 2 яруса. Верхний ярус представлен длинными, бороздчатыми **трихоидными сенсиллами** (длинные трихоиды), вероятно, не имеющими сенсорного значения и функционально сходными с чешуйками *Lepidoptera* и некоторых *Trichoptera*, а также **тонкими изогнутыми трихоидными сенсиллами** (изогнутые трихоиды), **хетоидными сенсиллами** (хетоиды) и **ушковидными сенсиллами**. Нижний ярус более разнообразен, в нем отмечены **стилоконические, базиконические и коронарные сенсиллы**, а также разные типы псевдоплакоидных сенсилл: **грибовидные, листовидные, рассеченные, вильчатые и мультивильчатые** (рис. 1). Наиболее структурно разнообразны сенсиллы нижнего яруса, в особенности псевдоплакоидные сенсиллы, которые могут быть таксономически значимы. Помимо сенсилл разного типа, кутикула антенн равномерно покрыта несенсорными образованиями — микротрихиями, достигающими 6—8 мкм в длину.

Кутикулярные структуры можно разделить на несколько групп в зависимости от их расположения на сегментах антенны. Сенсиллы с равномерным распределением, такие как длинные трихоидные, покрывают всю поверхность антенны с одинаковой частотой. Сенсиллы с неспецифической локализацией, также покрывая всю поверхность сегмента, расположены неравномерно по длине антенны. Сенсиллы со специфической локализацией приурочены к характерным местам антенны, могут быть одиночными или множественными и иногда образуют скопления или сенсорные поля. Скопления обычно формируются из тонких трихоидов и представляют собой группы от 4 или 5 до нескольких десятков однотипных сенсилл, среди которых встречаются и структуры других типов. Поля сенсилл — специализированные области, расположение которых на сегменте также неизменно, но формируются они только одним типом сенсилл — тонкими изогнутыми трихоидами (см. стр. 13).

Антенна ручейников сем. *Rhyacophilidae* нитевидная, состоит из утолщенного скалуса, покрытого только трихоидами, педицеллума и 40—46 сегментов флагеллума. Все сегменты цилиндрической формы, причем дистальные — более тонкие и вытянутые, чем проксимальные. Наибольшее разнообразие сенсилл достигается в зоне между 5-м и 15-м флагелломерами, в этой же зоне наиболее четко выражены сенсорные скопления и поля. Плотность покрытия сенсиллами поверхности сегментов уменьшается от проксимального участка антенны к дистальному, достигая максимума в области 10-го флагелломера (рис. 2).

Размер сенсилл каждого типа слабо различается на разных частях антенны и демонстрирует положительную корреляцию (4.6) с размером антенн. У представителей разных филогенетических ветвей рода *Rhyacophila* размер кутикулярных структур, по-видимому, не связан с таксономическим положением, хотя у сенсилл близкородственных видов он зачастую сходен (рис. 3, а, б). У одного из исследованных видов, *Rh. cupressorum*, отмечено разделение вильчатых псевдоплакоидов на 2 размерных подтипа — длинные ( $7.09 \pm 0.3$  мкм) и короткие ( $2.5 \pm 0.3$  мкм). Распределение по антенне числа сенсилл разных типов показано на рис. 4.

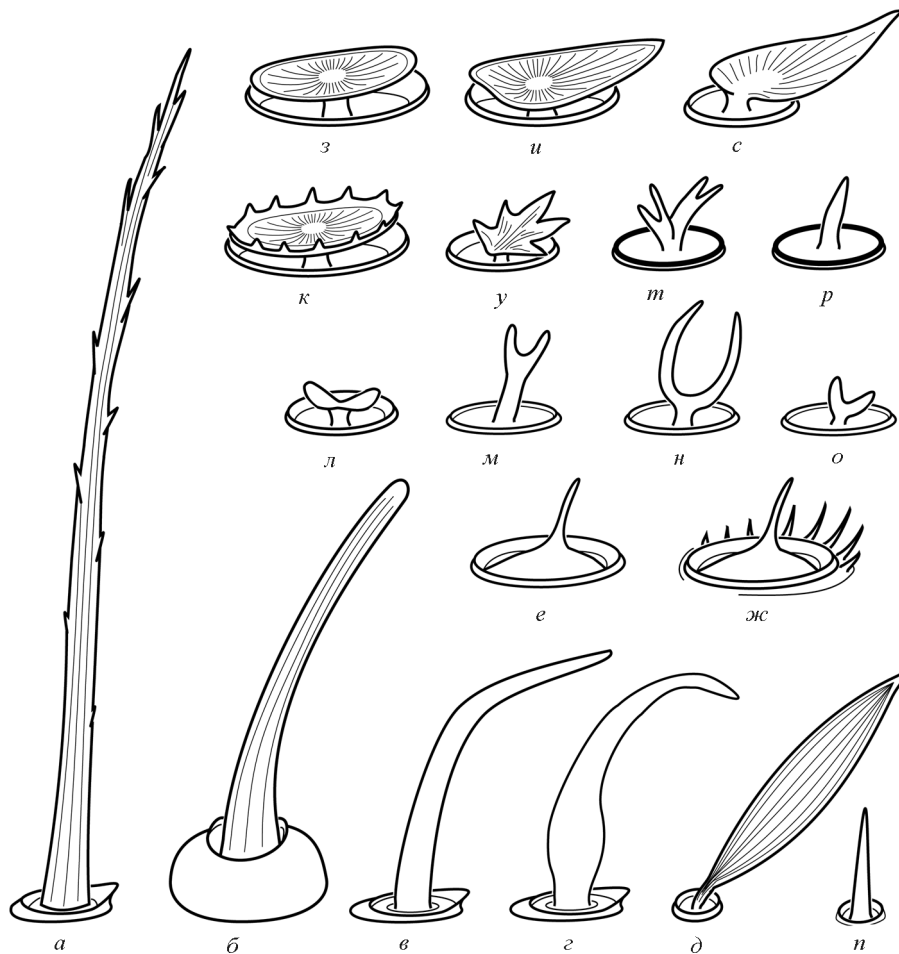


Рис. 1. Разнообразие типов сенсилл в сем. Rhyacophilidae (схема).

а — длинные трихонидные; б — хетоидные; в, г — изогнутые трихониды; д — ушковидные; е — базиконические; ж — коронарные; з—к — грибовидные псевдоплакоидные; л—о — вильчатые псевдоплакоидные; п — сенсиллы Бёмова органа; р — стилоконические; с — листовидные; т — мультивилчатые; у — расщепленные.

Основные особенности строения кутикулярных структур у ручейников сем. Rhyacophilidae рассмотрены на примере *Rh. nubila* (рис. 7, 8, см. вкл.). Этот вид характеризуется полным набором антеннальных структур и наиболее типичными особенностями их расположения. Антенна самцов *Rh. nubila* несет 7 типов сенсилл. Верхний ярус составляют **длинные трихонидные сенсиллы** (рис. 1, а; б, б). Они достигают в среднем  $60 \pm 6$  мкм в длину и расположены равномерно по всей поверхности антенны, в среднем по 60—80 на каждом сегменте.

**Хетоидные сенсиллы** (рис. 1, б) — более короткие,  $31 \pm 1.7$  мкм, находятся в том же ярусе, но характеризуются фиксированным количеством (4 на сегмент) и локализацией, формируя кольцо в дистальной трети каждого флагелломера. В то время как большинство антеннальных сегментов несет 1 кольцо хетоидов, дистальные флагелломеры могут иметь 2 таких кольца, и, таким образом, нести не 4, а 8 сенсилл этого типа. Апикальный сегмент нередко несет 12 хетоидов.



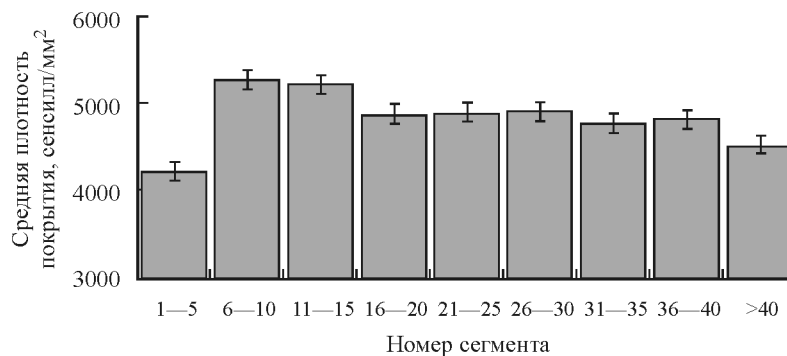


Рис. 2. Средняя плотность покрытия сенсиллами различных сегментов флагеллума антенны *Rhacophila nubila* Zett. в пересчете на мм<sup>2</sup>.

**Изогнутые трихонидные сенсиллы** (рис. 1, в, з) достигают в длину  $16 \pm 1.5$  мкм. Они образуют компактные скопления, расположенные вентрально вблизи дистального края флагелломера. Иногда к этим скоплениям добавляются одиночные изогнутые трихоиды в проксимальной части сегмента. Несмотря на то что сенсиллы этого типа расположены достаточно близко друг к другу, в промежутках между ними могут встречаться сенсиллы других типов (как правило, псевдоплакоидные). Базальные сегменты флагеллума несут по 3—5 изогнутых трихоидов, а к 10-му сегменту их количество возрастает до 8—10. На остальных сегментах прослеживается тенденция к постепенному уменьшению числа этих трихоидов вплоть до полного исчезновения вблизи вершины антенны (рис. 4, б).

Наконец, вентролатерально в верхнем ярусе у *Rh. nubila* присутствуют одиночные **ушковидные сенсиллы** (рис. 1, д), кутикулярная часть которых представляет собой вытянутую листовидную пластинку длиной  $40 \pm 4.8$  мкм, с глубокой продольной исчерченностью. Данный тип сенсилл обнаружен только у *Rh. nubila*.

Нижний ярус представлен тремя типами сенсилл: базиконическими, коронарными и псевдоплакоидными, причем последние формируют 2 четко выраженных структурных подтипа — грибовидные и вильчатые.

**Базиконические** (рис. 1, е) и **коронарные** (рис. 1, ж) **сенсиллы** *Rh. nubila* достигают в диаметре  $7.5 \pm 0.2$  мкм, их основания углублены на 1—2 мкм ниже уровня кутикулы. Каждая такая сенсилла имеет центральный отросток длиной  $5 \pm 0.2$  мкм. Эти два типа сенсилл очень сходны между собой: коронарный тип отличается от базиконического только наличием гребня из укороченных микротрихий, окружающих основание сенсиллы. Редкие одиночные базиконические сенсиллы встречаются в произвольных местах на поверхности антенны. Коронарные сенсиллы расположены вентролатерально в средней части флагелломера. Их количество практически не изменяется от основания к вершине антенны и составляет 4—8 сенсилл на сегмент, за исключением апикального флагелломера, лишённого сенсилл этого типа.

**Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы** (рис. 1, з) округлой формы, иногда с неровным или зубчатым краем; их диаметр составляет  $6.3 \pm 0.1$  мкм. Размер более мелких **вильчатых** (рис. 1, л) сенсилл составляет лишь  $2.5 \pm 0.1$  мкм. Эти два типа сенсилл покрывают всю поверхность антенны и характеризуются неспецифическим расположением, однако на базальных сегментах преобладают грибовидные псевдоплакоиды, а на апикальных — вильчатые. Смена преобладающего подтипа происходит достаточно резко, в районе 5—7-го сегментов (рис. 4, а).

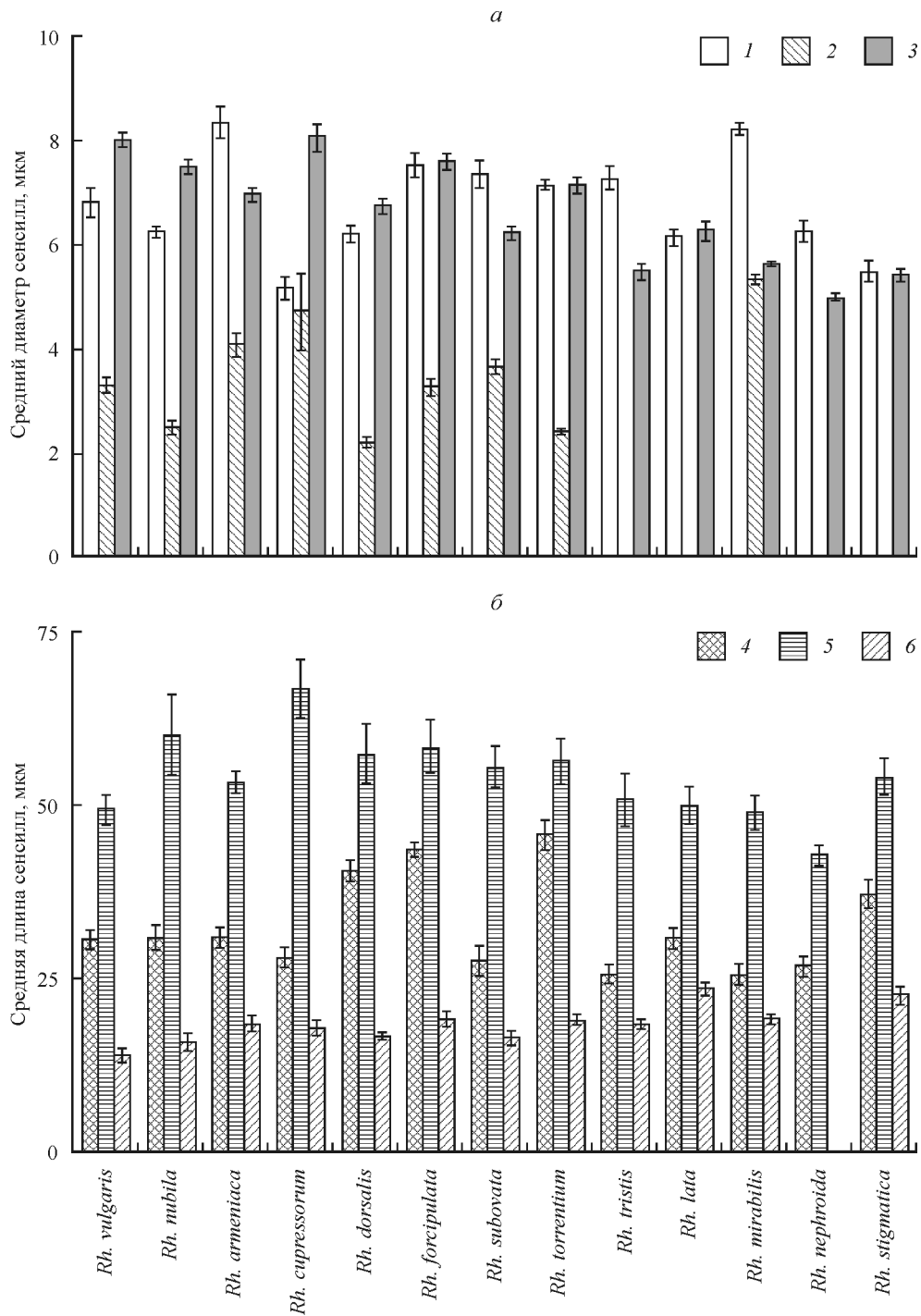


Рис. 3. Средние значения диаметра (а) и длины (б) основных типов сенсилл различных представителей сем. Rhyacophilidae.

1 — грибовидные псевдоплакоидные, 2 — вильчатые, 3 — коронарные, 4 — хетоидные, 5 — длинные трихонидные, 6 — изогнутые трихонидные.

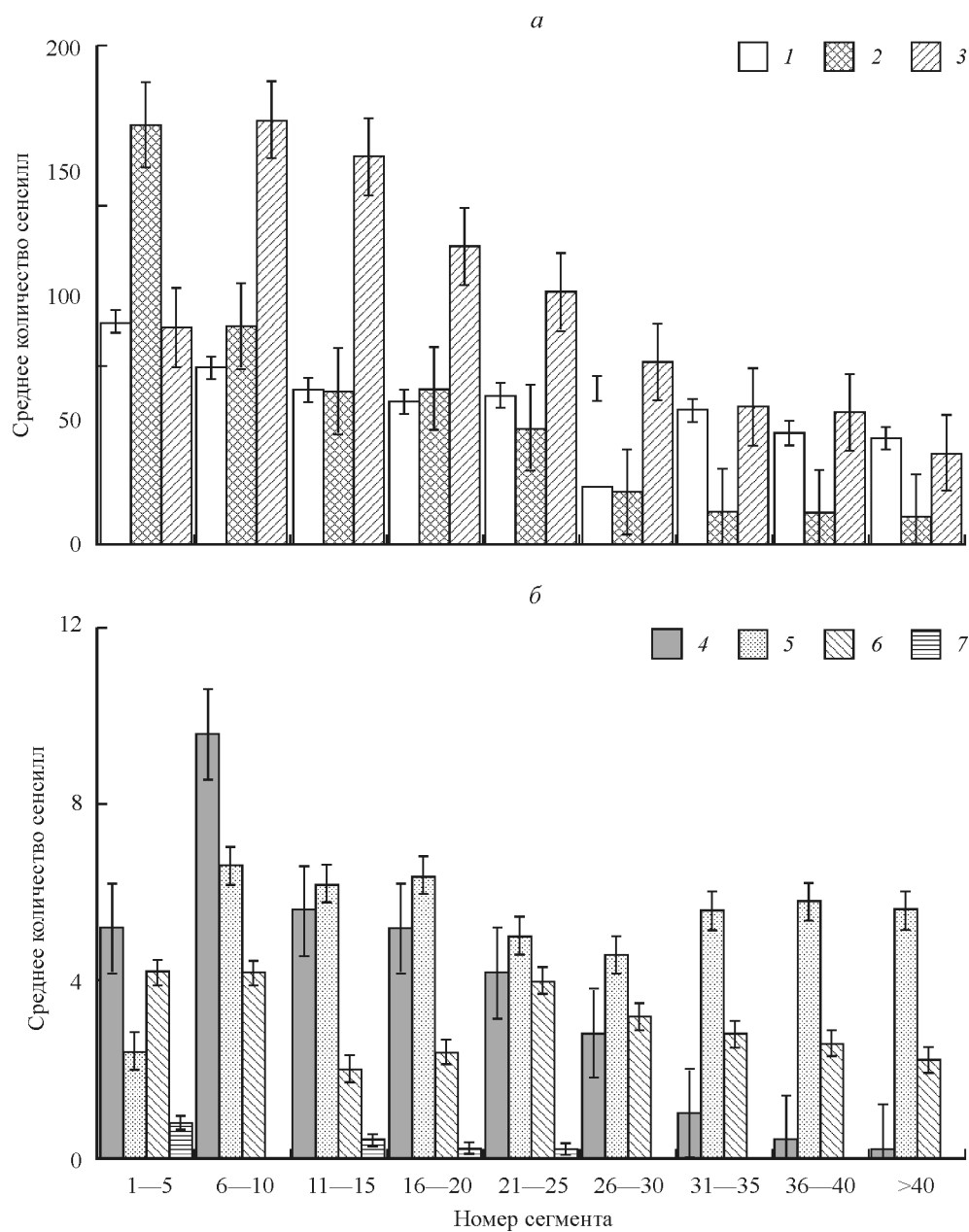


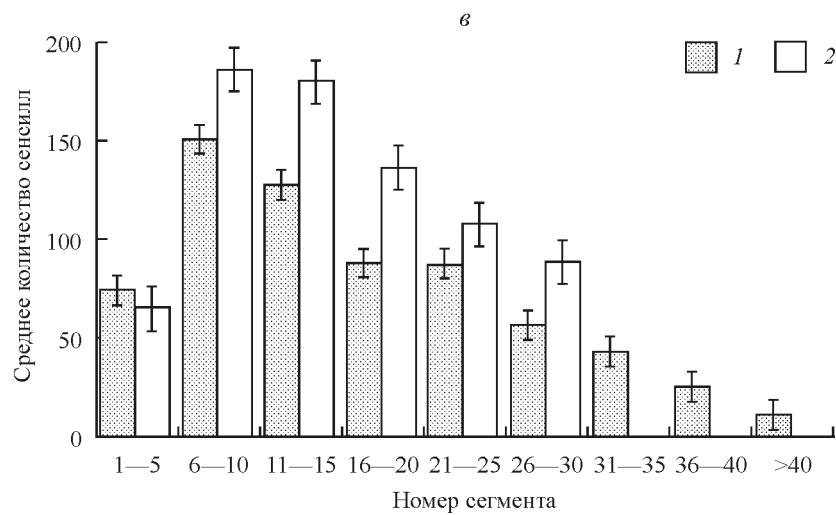
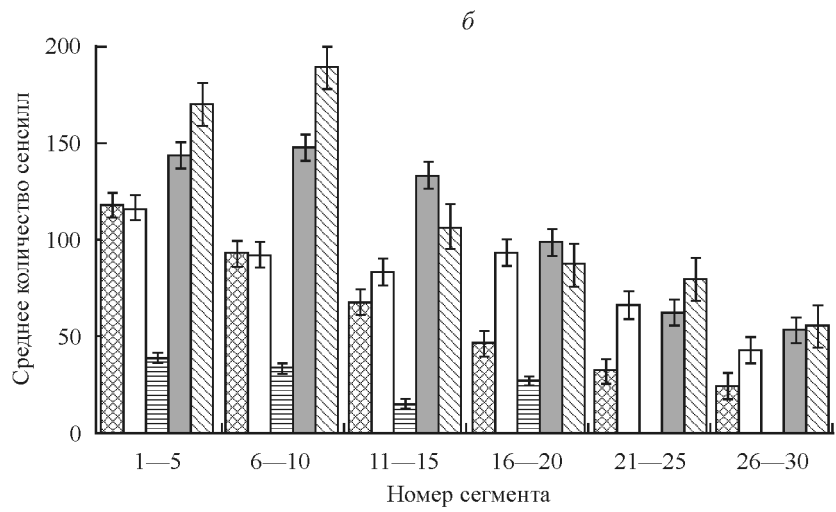
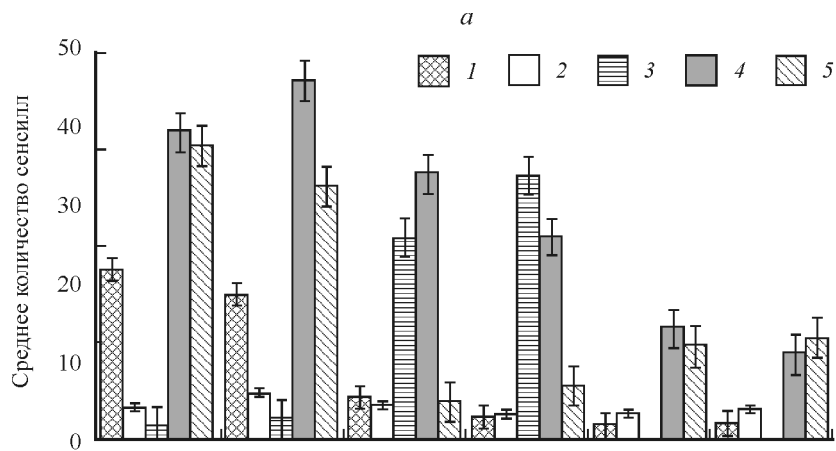
Рис. 4. Среднее количество сенсилл с неспецифическим (а) и специфическим (б) расположением у *Rhyacophila nubila* Zett.

1 — длинные трихонидные, 2 — грибовидные псевдоплакоидные, 3 — вильчатые, 4 — изогнутые трихонидные, 5 — хетоидные, 6 — коронарные, 7 — ушковидные.

Рис. 5. Средние значения количества сенсилл различных типов на флагеллах антенн ручейников сем. Rhyacophilidae (а — изогнутые трихонидные, б — грибовидные псевдоплакоидные, в — вильчатые псевдоплакоидные).

1 — ветвь *vulgaris*, группа *vulgaris*: *Rh. vulgaris* Pictet, *Rh. nubila* Zett., *Rh. cupressorum* Martynov, *Rh. armeniaca* Guerin-Meneville; 2 — ветвь *vulgaris*, прочие группы: *Rh. mirabilis* Levanidova et Schmid, *Rh. nephroidea* Sun et Yang; 3 — ветвь *philopotamoides*, группа *tristis*: *Rh. tristis* Pictet; 4 — ветвь *divaricata*, группа *nigrocephala*: *Rh. lata* Martynov; 5 — ветвь не определена, группа *stigmatica*: *Rh. stigmatica* (Kolenati).





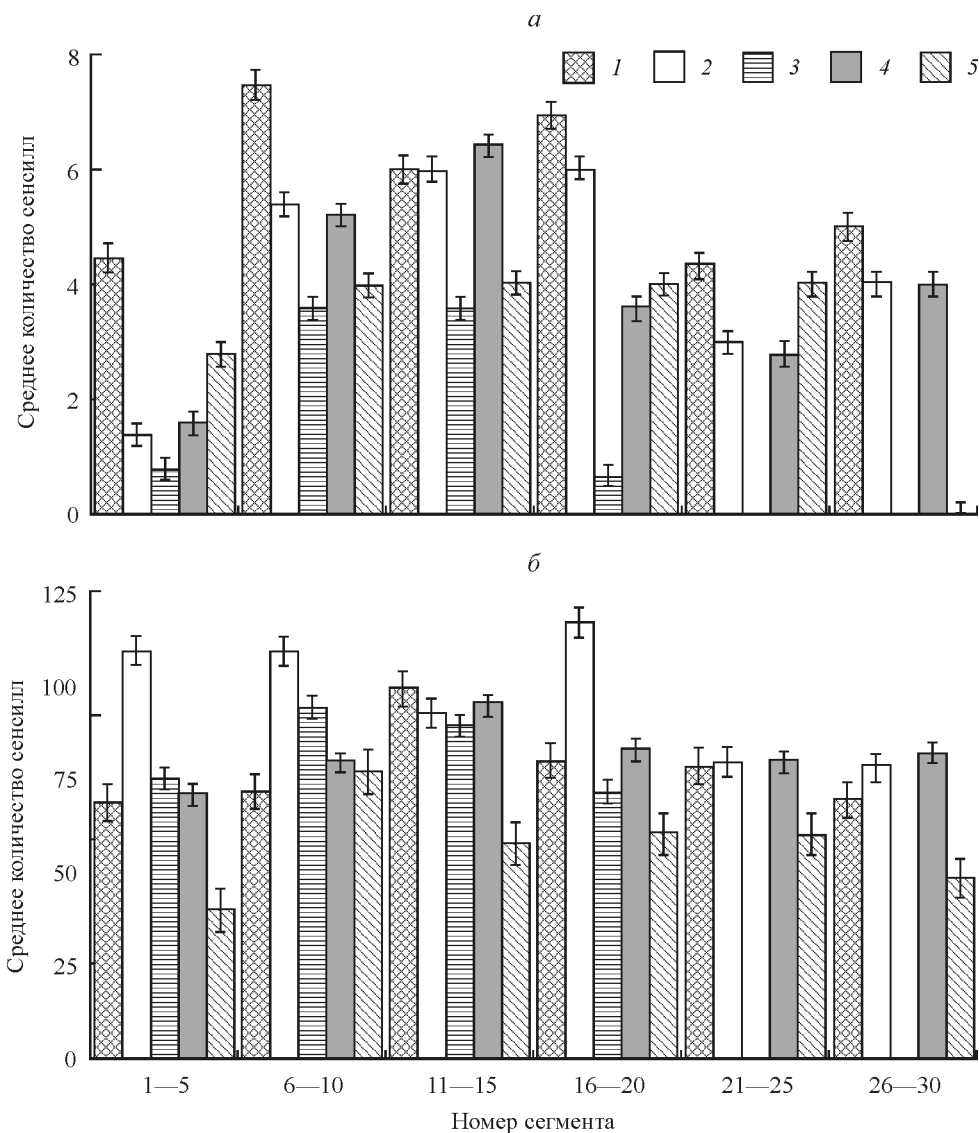


Рис. 6. Средние значения количества сенсилл различных типов на флагеллумах антенн ручейников сем. Rhyacophilidae (а — коронарные, б — длинные трихоидные).  
Обозначения те же, что и на рис. 5.

Все вышеперечисленные типы сенсилл, за исключением длинных трихоидных сенсилл, покрывают флагеллумы антенн, однако отсутствуют на скапусе и педицеллуме. В то же время дистальные поверхности скапуса и педицеллума у *Rh. nubila*, как и у всех риакофилид, покрыты так называемыми **бёмовыми сенсиллами** (рис. 1, n). Они образуют небольшие скопления, расположенные вентрально, и представляют собой короткие ( $16 \pm 0.7$  мкм) конические волоски. Количество бёмовых сенсилл составляет в среднем 10 на сегмент, а распределение на обоих базальных сегментах однотипно.

Самки этого вида обладают таким же набором сенсорных структур на антеннах, как и самцы, сенсорные структуры которых были описаны выше.

Тенденция к уменьшению числа сенсилл нижнего яруса к вершине антенны у самок также сохранялась.

Перечисленный выше набор сенсилл характерен и для других исследованных видов, однако зачастую подвергается модификации (рис. 9—11, см. вкл.). Наблюдаются различия в строении и расположении изогнутых трихоидных сенсилл. У всех исследованных видов эти сенсиллы образуют скопления на вентральной поверхности флагелломеров. В группе *vulgaris* скопления содержат от 5 до 22 сенсилл и наиболее выражены в основании флагеллумов. У представителей ветви *vulgaris* базальные части антенны (членики до 10-го) несут 1 небольшое скопление в проксимальной части и иногда одиночные сенсиллы — в проксимальной. На участке с 10-го по 15-й флагелломер (за исключением *Rh. tristis*) достигается наибольшее количество изогнутых трихоидов и они образуют 2 скопления в форме треугольников, направленных вершинами друг к другу. У *Rh. nubila* имеется только отчетливое дистальное скопление, а на месте проксимального расположены одиночные сенсиллы, не образующие обособленной группы. Площадь скоплений изогнутых трихоидных сенсилл может существенно варьировать на разных сегментах одной особи. После 15-го сегмента обычно сохраняется проксимальное скопление, редко — одиночные трихоиды в дистальной части (рис. 5, а).

В группах *divaricata* и *stigmatica* этот тип сенсилл присутствует в большем количестве, до 35—45 сенсилл на сегменте, при этом дистальное и проксимальное скопления у *Rh. stigmatica* могут сливаться, занимая, таким образом, практически всю вентральную поверхность флагелломеров. У *Rh. tristis* из ветви *philopotamoides* в отличие от остальных исследованных видов формируются хорошо выраженные сенсорные поля в апикальных частях флагелломеров (рис. 11, 7, 8). Эти поля представляют собой четко ограниченные от остальных сенсилл плотные группы изогнутых трихоидов с широким бутылковидным основанием. Максимальное число изогнутых трихоидных сенсилл у этого вида, 30—35 на сегмент, достигается в средней части антенны (20—30-й флагелломеры).

**Стилоконические сенсиллы** (рис. 1, р; 14, б, см. вкл.) обнаружены только у *Rh. lepnevae*. Эта небольшая волосковидная сенсилла имеет гладкую поверхность, плавно сужается к вершине; ее основание приподнято над поверхностью антенны. Встречаются такие сенсиллы одиночно или небольшими группами.

**Коронарные сенсиллы** (рис. 1, ж; 6, а; 9, 4; 10, 3) у всех изученных риакофилид особые, «переходного типа», сочетающие черты базиконических и коронарных сенсилл: они частично окружены со стороны, обращенной к вершине антенны, гребнем шипиков (утолщенных микротрихий), характерных для коронарной сенсиллы, с другой — гладким низким бортиком, как у типичных базиконических сенсилл. Эти сенсиллы регулярно встречаются среди изученных видов в среднем количестве 3 на сегмент. Распределение этих структур достаточно стабильно у всех риакофилид без значительных отклонений на разных частях антенны.

**Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы** (рис. 1, з—к; 5, б; 10, 3; 11, 4, б) у большей части исследованных видов имеют сходные размеры и форму. Пластинка псевдоплакоидной сенсиллы имеет округлую форму, иногда с неровными краями (*Rh. forcipulata*), и диаметр от 5.2 до 8.4 мкм. Различия между видами касаются главным образом количества и локализации этих сенсилл. Отмечается четкая тенденция к уменьшению числа грибовидных псевдоплакоидов от базальных члеников к вершине антенны, максимальное количество их наблюдается в базальной части антенны, на 5—10-м сегментах, иногда на 1—5-м сегментах, например у *Rh. mirabilis*. В группе *vulgaris* у *Rh. nubila* происходит смена преобладающего типа сенсилл с вильчатых на грибовидные в базальной части антенны, в то время как

у других видов группы вильчатые сенсиллы преобладают над грибовидными на всех флагелломерах. В этом случае отмечено наиболее резкое уменьшение среднего числа грибовидных псевдоплакоидных сенсилл (рис. 4, а).

**Листовидные сенсиллы** (рис. 1, с; 12; 14, 5). Этот тип сенсилл близок к грибовидному типу, но ножка прикреплена к верхней части сенсиллы («шляпке») асимметрично, близко к краю, создавая общее впечатление листа с пластинкой, перпендикулярной черешку. Такие сенсиллы обильно покрывают сегменты антенны у *Rh. kaltatica*. Гораздо меньше сенсилл данного типа отмечено у *Rh. lepnevae*, они имеют листовидную форму и размеры  $10 \times 5$  мкм.

**Вильчатые сенсиллы** (рис. 1, л—о; 5, в; 9, 3; 10, 4, 5) обнаружены у 10 видов из ветви *vulgaris*, за исключением группы *anatina* (*Rh. nephroidea*). У членов этой группы вильчатые сенсиллы имеют наиболее явные различия в строении и представлены несколькими обособленными подтипами: 1 — мелкие вильчатые сенсиллы со слабо выраженным основанием и небольшими лопастями (отростками), образующими вилку; 2 — вильчатые сенсиллы, имеющие не увеличенное основание и сильно удлинённые лопасти вилки, обнаружены у *Rh. subovata* и *Rh. cupressorum*; 3 — вильчатые сенсиллы с удлинённой базальной частью и не длинными апикальными лопастями, найдены у *Rh. armeniaca* (рис. 1, м; 10, 5). У *Rh. cupressorum* совместно встречаются вильчатые сенсиллы первого и второго подтипов. Их распределение связано с тенденцией смены доминирующего типа псевдоплакоидных сенсилл: базальные сегменты антенны несут относительно небольшое число вильчатых сенсилл, которое резко возрастает и достигает максимума на 6—11-м сегментах, в дальнейшем постепенно сокращаясь.

**Мультивильчатые сенсиллы** (рис. 1, м) обнаружены только у *Rh. lepnevae*. По-видимому, данный тип сенсилл формируется путем модификации листовидных псевдоплакоидных сенсилл. На первом этапе пластинка листовидной сенсиллы подвергается редукции, образуются выросты (рис. 13), при этом борозды и поры на верхней поверхности сохраняются. Наблюдается также сходство в строении теки у сенсилл этих двух типов. Мультивильчатые сенсиллы имеют 3—6 отростков. В большинстве случаев у этих сенсилл пропадают борозды и поры на поверхности (рис. 14, 1—4).

**Расчлененные сенсиллы** (рис. 1, у; 11, 4) обнаружены у *Rh. obliterateda* и *Rh. stigmatica*. Внешне они напоминают грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы, пластинка которых звездообразно разделена на 3—7 долей с заметной исчерченностью. Они существенно мельче грибовидных ( $4 \pm 0.1$  мкм в диаметре) и менее обильны. Распределение этих сенсилл такое же, как у грибовидных.

Проведена проверка изменчивости количества и локализации сенсилл нижнего яруса у удаленных популяций видов с широким ареалом. На примере *Rh. nubila* установлено, что между популяциями нет существенных различий в структуре сенсилл и их расположении.

У исследованного представителя сестринского рода *Himalopsyche* не было обнаружено принципиальных отличий в структуре и расположении сенсилл от изученных видов *Rhyacophila*. Среди сенсилл нижнего яруса обнаружены только коронарные и грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы.

Поверхность антенн некоторых видов включает повторяющиеся участки склеротизации, которые внешне представляют собой голые области кутикулы в дистальной трети антенны, лишённые сенсилл и микротрихий. У большинства видов, например у *Rh. vulgaris*, эти участки относительно небольшие, вытянутой или округлой формы. Иногда (*Rh. tristis*) они могут опоясывать весь сегмент. На дистальных сегментах антенны эти участки постепенно уменьшаются и полностью исчезают вблизи вершины. Подобные пояски или поля склеротизации ранее были обнаружены и в других таксонах ручейников.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Уникальные модификации стандартного набора сенсилл. Один из исследованных нами видов, имеющий неясные таксономические связи внутри рода, *Rh. stigmatica*, обладает набором антеннальных структур, который включает немногочисленные рассеченные псевдоплакоидные сенсиллы в сочетании с грибовидными сенсиллами. Распределение обоих подтипов соответствует общему плану: среднее количество сенсилл уменьшается от основания к вершине антенны. Сопоставление с другими видами рода показало, что рассеченные псевдоплакоидные сенсиллы кроме *Rh. stigmatica* отмечены только у *Rh. obliterata* из группы *vulgaris*. Наличие обоих подтипов псевдоплакоидных сенсилл может говорить о родстве *Rh. stigmatica* с представителями ветви *vulgaris*, что подтверждается также наличием двух разобщенных скоплений изогнутых трихоидов на проксимальном и дистальном краях каждого сегмента. Вероятно, рассеченные сенсиллы представляют собой базальное эволюционное состояние вильчатого подтипа псевдоплакоидных сенсилл, что также подтверждает нестабильное количество лопастей пластинки рассеченной сенсиллы, с тенденцией к уменьшению вплоть до трех. Другой вид, *Rh. obliterata*, в еще большей степени демонстрирует переход от рассеченного подтипа к вильчатому, поскольку на его антеннах среди многочисленных вильчатых сенсилл встречаются одиночные рассеченные, не отличающиеся от них размером и структурой поверхности. В группу *stigmatica* входят 18 рецентных видов, распространенных в Южной Европе от Португалии на западе до Турции и Болгарии на востоке. Таким образом, предварительно можно предполагать, что группа видов *stigmatica* родственна группе видов *vulgaris* и относится к эволюционной ветви *vulgaris*, однако для более надежных заключений необходим дополнительный материал.

Наиболее специфический набор сенсилл обнаружен у *Rh. lepnevae* — единственного исследованного вида из группы *sibirica*. Закономерности распределения сенсилл и их количественные особенности, присущие большинству других исследованных видов, у *Rh. lepnevae* сохраняются, но у него происходит значительная модификация структуры сенсилл. Так, грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы у этого вида замещаются листовидными, которые формируются за счет появления у грибовидных сенсилл резкой асимметрии. Тенденция к асимметрии псевдоплакоидов характерна не только для этого вида: листовидные сенсиллы независимо возникают у *Rh. kaltatica*, а также за пределами Rhyacophilidae, у примитивных представителей сем. Philopotamidae из рода *Dolophilodes* (Мельницкий и др., 2016). Аналогом вильчатых сенсилл у *Rh. lepnevae* выступают мультивильчатые сенсиллы. Они характеризуются высокой вариабельностью в пределах одного антеннального сегмента и могут образовывать от 3 до 6 отростков нестабильной формы; бороздчатая исчерченность на поверхности сенсиллы и наличие пор также не стабильны (рис 14, 2—5). Помимо этого, у *Rh. lepnevae* на антеннах отмечены крупные стилоконические сенсиллы, которые отсутствуют у других изученных видов (рис. 14, 6). Ранее стилоконические сенсиллы на антеннах ручейников не отмечались, но были обнаружены на других сенсорных придатках головы этих насекомых — максиллярных и лабиальных щупиках преимущественно на вершинных члениках (Мельницкий, Иванов, 2010). Размеры изогнутых трихоидных сенсилл у данного вида также изменяются в широких пределах. В восточной Палеарктике известно около 10 близких видов ручейников из группы *sibirica*, к их числу относится и *Rh. lepnevae*. Возможно, что на примере данного и родственных ему видов мы сталкиваемся с процессами реорганизации сенсорного вооружения антенн в ходе становления молодых таксонов, образующих группы близких



видов. Необходимо дальнейшее исследование видов группы *sibirica*, которое предполагается сделать в отдельной публикации.

Сенсиллы кампаниформного типа, наличие которых показано у представителей ряда семейств ручейников, у исследованных риакофилид не обнаружены. Коронарные сенсиллы у ранее исследованных семейств (Ivanov, Melnitsky 2011, 2016) отличаются от найденных в сем. Rhyacophilidae. Обычно эти сенсиллы окружены полным кольцом кутикулярных выростов, степень развития которых может отличаться у разных семейств; максимальное развитие их обнаружено у Hydropsychidae. У всех изученных видов Rhyacophilidae данные сенсиллы не имеют полного кольца выростов. За пределами зоны, покрытой выростами, периферия сенсиллы такая же, как у базиконических сенсилл. Переходный характер коронарных сенсилл может свидетельствовать в пользу архаичности данного семейства и морфологической преэволютивности базиконических и коронарных сенсилл.

Ушкovidные сенсиллы, найденные у *Rh. nubila*, напоминают внешне сенсиллы некоторых примитивных чешуекрылых из сем. Eriocraniidae (Larsson et al., 2002) и Lophocoronidae (Faucheux, 2006). У чешуекрылых подобные сенсиллы отличаются меньшими размерами, гораздо более широкой базальной частью и отсутствием выраженного стебелька, соединяющего верхнюю часть сенсиллы с антенной.

Распределение сенсилл по поверхности антенны. Скапус и педицеллум лишены большинства типов сенсилл, за исключением длинных трихоидных, но взамен 2 базальных членика антенн снабжены механорецепторными бемовыми волосками, которые в свою очередь отсутствуют на флагелломерах. Очевидно, что локализация бемовых волосков на скапусе и педицеллуме обусловлена необходимостью получения информации о положении антенны в пространстве при движениях, которые выполняются мускулатурой головы и скапуса: эти сенсиллы регистрируют отклонения соседних сегментов антенн в межсегментных сочленениях (Иванов, 2000). Наиболее богаты сенсиллами базальные членики флагеллума с 5-го по 15-й; общее количество сенсилл и плотность их расположения заметно уменьшаются к вершине антенны. Самый последний членик антенны почти всегда лишен сенсилл нижнего яруса (очень редко отмечаются единичные псевдоплакоидные сенсиллы).

Сенсорные скопления обнаружены у всех исследованных видов риакофилид за исключением *Rh. tristis*, где найдены сенсорные поля, состоящие только из особых изогнутых трихоидных сенсилл (рис. 1, 2). Сенсорные скопления и поля известны и в других семействах ручейников, например Molannidae, Limnephilidae, Phryganeidae, Philopotamidae (Ivanov, Melnitsky, 2011, 2016; Мельницкий и др., 2016; Melnitsky, Ivanov, 2016). Группировка сенсилл в стабильные скопления может говорить об их высокой специализации и функциональной значимости.

Во всех случаях, когда на сегментах антенны присутствует только один тип псевдоплакоидных сенсилл, наблюдается увеличение среднего числа длинных трихоидов: от 40—80 у видов с вильчатыми сенсиллами до 80—180 — у видов, чьи антенны несут только грибовидные псевдоплакоиды. У представителей групп *divaricata* и *stigmatica* на фоне отсутствия вильчатых сенсилл отмечается увеличение количества грибовидных псевдоплакоидных сенсилл, причем в последнем случае появляется дополнительный подтип псевдоплакоидов — рассеченные. Эти сенсиллы располагаются хаотично, в среднем по 3—5 на сегмент, наибольшее количество приходится на 6—10-й сегменты, что соответствует общей тенденции. В ветви *philopotamoides* количество грибовидных псевдоплакоидов, напротив, уменьшается. Отмечена также гетерономность сенсорного покрова по длине антенны, где происходит смена преобладающего типа сенсилл (*Rh. nubila*). У разных ви-



дов наблюдается переход от грибовидной к вильчатой и от грибовидной к рассеченной конфигурации апикальной части сенсиллы. Эти данные свидетельствуют о возможной трансформации грибовидных псевдоплакоидных сенсилл в вильчатые или рассеченные в пределах группы видов *vulgaris*.

Эволюционные закономерности. У всех исследованных видов сохраняется тенденция к росту количества псевдоплакоидных, коронарных и изогнутых трихоидных сенсилл на сегментах флагеллума с 1-го по 10-й с дальнейшим уменьшением их числа в направлении вершины антенны. Стоит отметить, что другие типы сенсилл, такие как длинные трихоидные и хетоидные, не имеют подобной тенденции и расположены более или менее единообразно. Подобные закономерности распределения не связаны с топологической специализацией сенсилл, поскольку отмечены как для массовых и неспецифически расположенных псевдоплакоидных, так и для трихоидных сенсилл, формирующих скопления. Можно предположить, что специфика распределения сенсилл связана функционально с расположением антенны насекомого в полете, когда поток набегающего воздуха попадает в первую очередь на вентролатеральные поверхности сегментов базальной части антенны. В пользу этого говорит наличие скоплений и полей изогнутых трихоидных, а также наибольшее количество псевдоплакоидных сенсилл именно на вентральных поверхностях базальных сегментов антенны. В группе *vulgaris* именно на базальных сегментах происходит смена подтипов псевдоплакоидных сенсилл, что может означать смену специализации в восприятии сигнала определенного типа.

Характеристики сенсилл могут быть тождественными у ближайших родственников, например, у сестринской пары видов *Rh. nubila* и *Rh. dorsalis*. Однако в большинстве случаев даже у близкородственных, недавно разошедшихся видов, в том числе из группы *vulgaris*, распределение и строение сенсилл у видов одной группы существенно различаются. Еще сильнее могут различаться разные группы видов рода *Rhyacophila*. Большое разнообразие форм грибовидных и вильчатых псевдоплакоидных сенсилл у исследованных видов предполагает быструю эволюцию этих структур, которая может в дальнейшем привести к формированию новых типов сенсилл. Быстрая эволюция сенсилл на низких таксономических уровнях подтверждается одновременным наличием двух размерных подтипов вильчатых сенсилл у *Rh. cupressorum* (рис. 10, 4). Отмечена тенденция к асимметрии грибовидных псевдоплакоидных сенсилл, которая приводит к независимому формированию листовидных сенсилл у неродственных видов *Rh. lepnevae* и *Rh. kaltatica*.

Антенны *Rh. tristis* несут группы видоизмененных изогнутых трихоидных сенсилл. Эти сенсиллы не только внешне отличаются от подобных сенсилл других риакофилид, но и собраны в компактные поля, что означает особую функциональную организацию, сочетающуюся с большей специализацией. Поля сенсилл у этого вида достигают максимального развития не на 10—15-м, где наиболее развиты скопления сенсилл этого типа у видов *Rhyacophila*, а дистальнее, на 20—30-м флагелломерах. Следовательно, накопление функционально обусловленных структурных различий в строении сенсилл близкородственных видов может приводить и к дальнейшей модификации закономерностей распределения сенсилл на антенне, достаточно консервативных в пределах рода *Rhyacophila*.

Увеличение количества исследованных видов в дальнейшем должно позволить в полной мере выявить различия между эволюционными линиями (ветвями) данного рода в строении сенсорного вооружения антенн. Такие исследования не только внесут вклад в развитие систематики ручейников, но будут также полезны для понимания эволюции сенсорных систем насекомых.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность профессору Г. Малицкому (Hans Malicky), Австрия, за предоставление материала по европейским риакофилидам.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 14-04-00139), 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 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. П. 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука. 279 с.
- Мельницкий С. И., Иванов В. Д. 2010. Эволюция пальпальных рецепторных комплексов Amphimesoptera. Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы X трихотерологического симпозиума и IV Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым; СОГУ им. К. Л. Хетагурова. Владикавказ: Издательство СОГУ. 27—33.
- Мельницкий С. И., Иванов В. Д. 2011. Ручейники семейства Rhyacophilidae фауны России. Материалы V Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран». Вып. 6: СОГУ им. К. Л. Хетагурова. Владикавказ: Издательство СОГУ. 133—137.
- Мельницкий С. И., Иванов В. Д., Валуйский М. Ю. 2016. Строение антеннальных сенсилл у Philopotamidae (Insecta: Trichoptera). Проблемы водной энтомологии России: Материалы VI Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. СОГУ им. К.Л. Хетагурова. Владикавказ: Издательство СОГУ. 78—82.
- Синицына Е. Е., Чайка С. Ю. 2006. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: МГУ. 343 с.
- Faucheux M. J. 2004a. Antennal sensilla of *Sabatinca sterops* Turner (Lepidoptera: Micropterigidae). Transactions of the Royal Society of South Australia. 128 (2): 187—194.
- Faucheux M. J. 2004b. Antennal sensilla of Trichoptera and Lepidoptera: Phylogenetic considerations. Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Entomologie. 128 (74): 69—71.
- Faucheux M. J. 2004c. Sensilla placodea on the antennae of Lepidoptera. Annales de la Société Entomologique de France. 40 (1): 105—107.
- Faucheux M. J. 2006. Antennal sensilla of male *Lophocorona pediasia* Common, 1973 and their phylogenetic implications (Lepidoptera, Lophocoronidae). Annales de la Société Entomologique de France. 42 (1): 113—118.
- Faucheux M. J. 1997. Sensory organs on the antennae of *Micropterix calthella* L. (Lepidoptera: Micropterigidae). Acta Zoologica (Stockholm). 78: 1—8.
- Frank D. L., Leskey T. C., Bergh J. C. 2010. Morphological characterization of antennal sensilla of the Dogwood Borer (Lepidoptera: Sesiidae). Annals of the Entomological Society of America. 103 (6): 993—1002.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2011. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera). Zoosymposia 5. Magnolia Press. 210—234.
- Ivanov V. D., Melnitsky S. I. 2016. Diversity of the olfactory sensilla in caddisflies (Trichoptera). Zoosymposia 10. Magnolia Press. 224—233.
- Kristensen N. P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera. Steenstrupia. 10: 141—191.
- Kristensen N. P. 1997. Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario. Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle. 173: 253—271.

- Larsson M. C., Hallberg E., Kozlov M. V., Francke W., Hansson B. S., Löfstedt C. 2002. Specialized olfactory receptor neurons mediating intra- and interspecific chemical communication in leafminer moths *Eriocrania* spp. (Lepidoptera: Eriocraniidae). *The Journal of Experimental Biology*. 205: 989—998.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2011. Structure and localization of sensilla on antennae of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 47 (6): 593—602.
- Melnitsky S. I., Ivanov V. D. 2016. Structure of the antennal olfactory sensilla in the genus *Molanna* (Trichoptera: Molannidae). *Zoosymposia* 10. Magnolia Press. 292—300.
- Morse J. [Интернет документ] 2016. Trichoptera World Checklist <http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/search.htm>. Last checked October 13, 2016.
- Schmid F. 1970. Le genre *Rhyacophila* et la famille des Rhyacophilidae (Trichoptera). *Memoires de la Société d'Entomologie du Canada*. 66: 1—230.
- Slifer E. H. 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Review of Entomology*. 15: 121—141.
- Snodgrass R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. McGraw—Hill, New York, London. 667 p.
- Tozer W. 1982. External antennal morphology of the adult and larva of *Nectopsyche albidula* (Walker) (Trichoptera: Leptoceridae). *Freshwater Invertebrate Biology*. 35—43.

STRUCTURE OF ANTENNAL SENSILLA IN THE CADDISFLY  
GENUS *RHYACOPHILA* PICTET (TRICHOPTERA, RHYACOPHILIDAE)

M. Yu. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov

*Key words:* sensillum, *Rhyacophila*, caddisflies, antenna, distribution of sensilla, evolution, microstructure.

SUMMARY

Microstructure and distribution of sensilla were studied in 25 species of caddisflies family Rhyacophilidae for the first time. Comparative analysis allowed to identify 13 sensilla types in members of this family: Long grooved trichoid, curved trichoid, chaetoid, mushroom-like pseudoplacoid, forked pseudoplacoid, leaf-like pseudoplacoid, dissected pseudoplacoid, multiforked pseudoplacoid, styloconic, auricillic, coronal, basiconic sensilla, and the Bohm's bristles. Largest variations were found in the pseudoplacoid sensilla. Dissected, leaf-like, auricillic, and multiforked sensilla were discovered in the order Trichoptera for the first time. Curved trichoid sensilla can be grouped or assembled in the sensory fields. Total number of sensilla on an antennal segment decreases towards the antenna apex. Data on structural diversity of sensilla in groups of fast-evolving species suggest the participation of sensilla structures in the speciation processes.