

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Биологический факультет

Кафедра энтомологии

Абу Дийак Ксения Тайсировна

Сенсорные поля антенн имаго кольчатощупиковых ручейников

(Trichoptera: Annulipalpia)

Выпускная квалификационная работа бакалавра

по направлению 06.03.01 «Биология»

Научный руководитель:

к. б. н., доцент В. Д. Иванов

Рецензент:

к. б. н. М. И. Жуковская

Санкт-Петербург

2021

СОДЕРЖАНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ	3
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	4
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	8
4. РЕЗУЛЬТАТЫ	10
4.1. Структурное разнообразие сенсилл на антеннах <i>Annulipalpia</i>	10
4.2. Форма сенсорных полей на антеннах <i>Annulipalpia</i> и количество сенсилл в сенсорных полях.....	20
5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	28
6. ВЫВОДЫ	32
7. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	33

ВВЕДЕНИЕ

Сенсиллы – покровные органы чувств, воспринимающие различные стимулы. Общие представления о сенсиллах насекомых были сформированы достаточно давно (Snodgrass, 1926), а в современных исследованиях внимание часто уделяется ультраструктуре органов чувств у насекомых различных групп. Данные об ультраструктуре и распределении сенсилл могут быть использованы в различных областях энтомологии, например, в сравнительной морфологии, таксономии и филогенетических исследованиях. Многие физиологические аспекты функционирования сенсорных комплексов антенн у насекомых не могут быть изучены без предварительного анализа особенностей их строения. Кроме этого, сравнительные данные об антеннальных сенсиллах могут внести ясность в понимание эволюции коммуникационных систем ручейников и насекомых в целом.

Сенсиллы могут располагаться поодиночке или объединяться в группы. Для групп волосковидных сенсилл на члениках антенн был предложен термин «сенсорные поля» (Melnitsky & Ivanov, 2011). Это более-менее компактные группы различной формы, состоящие из изогнутых трихонидных сенсилл и расположенные на вентральной стороне сегментов флагеллума.

Ручейники обладают сложной и разнообразной феромонной коммуникацией (Ivanov, 1993), вероятно, из-за этого в пределах отряда было найдено более 20 структурных типов и подтипов сенсилл (Melnitsky & Ivanov, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2016). Сенсорная поверхность антенн изучена у двух семейств подотряда *Annulipalpia* – *Philopotamidae* (Melnitsky et al., 2018) и *Ecnomidae* (Valuyskiy et al., 2019), таким образом, большая часть семейств *Annulipalpia* (ещё 7 семейств) остаётся неизученной. У исследованных семейств *Annulipalpia* не было найдено общего паттерна сенсорных полей, но обнаружено более низкое разнообразие сенсилл и сенсорных полей, чем у *Integrilpalpia* (Melnitsky & Ivanov, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2016). Предположительно, для *Annulipalpia* в целом свойственно более низкое разнообразие сенсорных полей, чем для *Integrilpalpia*, но в отдельных таксонах кольчатощупиковых ручейников может наблюдаться высокая вариабельность сенсорных полей. Чтобы проверить эту гипотезу, нужно провести сравнительный анализ с привлечением всех семейств подотряда *Annulipalpia*.

Цель данной работы – изучить сенсорные поля на антеннах кольчатощупиковых ручейников (*Annulipalpia*) и провести сравнительный анализ сенсорных полей у разных таксонов. Для достижения этой цели были определены следующие задачи:

- 1) Исследовать разнообразие сенсилл на флагеллумах антенн кольчатощупиковых ручейников, в том числе в составе сенсорных полей.
- 2) Исследовать расположение и форму сенсорных полей на антеннах.
- 3) Изучить количественное распределение изогнутых трихонидных сенсилл в сенсорных полях на протяжении антенны.
- 4) Сравнить модификации сенсорных полей у ручейников различных групп подотряда *Annulipalpia*.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Разнообразие сенсилл у насекомых очень велико как в структурном, так и в функциональном аспекте: сенсиллы бывают механорецепторами, хеморецепторами (ольфакторные и контактные), термо- и гигрорецепторами (Тыщенко, 1986; Иванов, 2000). По всему телу насекомого встречаются волосковидные механорецепторные сенсиллы. В местах сочленений сегментов присутствуют кампаниформные и хордотональные сенсиллы, реагирующие на деформацию кутикулы. В педицеллуме расположен Джонстонов орган, участвующий в восприятии положения антенн и состоящий из хордотональных сенсилл. Хеморецепторные сенсиллы представлены трихонидными, базиконическими, целоконическими и плакоидными сенсиллами. Контактные хеморецепторы обычно расположены на ротовых частях насекомого, на кончиках лапок, антеннах и яйцекладе; дистантные хеморецепторы расположены в основном на антеннах, но также могут присутствовать на максиллярных щупиках. Термо- и гигрорецепторы в основном находятся на антеннах; это трихонидные, базиконические и целоконические сенсиллы (Тыщенко, 1986).

В прошлом веке было опубликовано немало работ, в которых описано общее строение сенсилл насекомых (Dethier, 1963; Chapman, 1969; Wigglesworth, 1972; Елизаров, 1977; Steinbrecht, 1984; Иванов, 2000). Сенсиллы насекомых включают оболочечные и одну или несколько рецепторных клеток. Каждая рецепторная клетка является биполярным нейроном, аксон которого проводит сигналы в центральную нервную систему. Дендрит, заходящий в отросток сенсиллы, погружён в жидкость, которая выделяется оболочечными клетками. Эти клетки также участвуют в формировании кутикулярной части сенсиллы. Ближе всего к рецепторной клетке находится текогенная клетка, которая выделяет оболочку дендрита. Снаружи от текогенной клетки расположена трихогенная клетка, секретирующая кутикулу волоска сенсиллы. Самая наружная клетка,

торможенная, выделяет кутикулу теки (сочленовную мембрану у основания волоска) и замыкает полость сенсиллы, заполненную жидкостью.

Предлагались различные классификации сенсилл в зависимости от их структуры. Р. Снодграсс (Snodgrass, 1926) классифицировал сенсиллы по морфологии кутикулярного отдела: волосковидные (hair organs), плакоидные (plate organs), кампаниформные (campaniform organs) и сколопидии (scoloporphorous organs). Волосковидные сенсиллы, в свою очередь, делятся на трихоидные (sensilla trichodea), хетоидные (sensilla chaetica), базиконические (sensilla basiconica), целоконические (sensilla coeloconica), ампулиформные (sensilla ampullacea) и чешуйковидные (sensilla squamiformia). Было также предложено делить хеморецепторные сенсиллы на тонкостенные (обонятельные хеморецепторы) и толстостенные (контактные хеморецепторы) (Slifer, 1970). По Altner (1977) волосковидные сенсиллы делятся на не имеющие пор, имеющие терминальную пору и имеющие поры в стенке (с одинарной или двойной кутикулярной стенкой). Сенсиллы, не имеющие пор, могут выполнять механо-, гигро- или терморецепторную функцию; сенсиллы с терминальной порой могут быть механорецепторами или контактными хеморецепторами; сенсиллы с порами в стенке могут содержать обонятельные, термо- и гигрорецепторные клетки.

Различные по строению и функциям скопления сенсилл у насекомых известны достаточно давно: волосковые пластинки (Lowne, 1890; Pringle, 1938), скопления сколопидиев (von Siebold, 1844) и кампаниформных сенсилл (Hicks, 1857; Graber, 1882; Pringle, 1938) в основном выполняют функции проприорецепторов. Также часто встречаются скопления трихоидных ольфакторных сенсилл на сегментах антенн, максиллярных и лабиальных щупиков (Charman, 1969; Елизаров, 1977; Иванов, 2000).

Трихоидные сенсиллы могут формировать компактные группы на последнем членике антенны у короткоусых двукрылых, например, у Tabanidae (Иванов, 2007) и Drosophilidae (Venkatesh & Singh, 1984). У представителей разных семейств отряда Lepidoptera, сестринского по отношению к Trichoptera, трихоидные сенсиллы часто группируются на одной стороне члеников антенн: Noctuidae (Liu, 1984; Seada, 2015), Tortricidae (Razowski, 2004) и Crambidae (Li, 2018). Трихоидные сенсиллы *Isoceras sibirica* (Cossidae) сгруппированы на пластинчатых выростах члеников флагеллума (Liu, 2014).

Ручейники (Trichoptera) – широко распространённый отряд насекомых с полным превращением, являющийся сестринской группой Lepidoptera (Boudreaux, 1979; Hennig, 1981; Kristensen, 1975, 1981, 1991; Pashley, 1993). Обычно личинки и куколки ручейников обитают на дне пресноводных водоёмов, а имаго способны к полёту. В состав отряда входят 2 монофилетических подотряда: Annulipalpia (Hennig, 1981; Weaver, 1983; Weaver,

1984; Kjer et al, 2001, 2002) и Integripalpia (Weaver, 1983; Weaver, 1984; Kjer et al, 2001, 2002). Ранее предлагалось выделять третий подотряд – Spicripalpia (Weaver, 1984), но более поздние исследования указывают на то, что это парафилетический таксон (Ivanov, 1997; Frania & Wiggins, 1997; Kjer et al, 2001, 2002, 2016; Thomas et al, 2020).

В подотряд Annulipalpia входят 9 семейств: Philopotamidae Stephens, 1829; Stenopsychidae Martynov, 1924; Hydropsychidae Curtis, 1835; Polycentropodidae Ulmer, 1903; Psychomyiidae Walker, 1852; Xiphocentronidae Ross, 1949; Ecnomidae Ulmer, 1903; Dipseudopsidae Ulmer, 1904; Pseudoneureclipsidae Ulmer, 1951. В подотряде Annulipalpia выделяют два монофилетических надсемейства Philopotamoidea (Philopotamidae и Stenopsychidae) (Ross, 1967; Weaver, 1983; Weaver, 1984; Kjaerandsen, 1996; Holzenthal et al., 2007) и Hydropsychoidea (Hydropsychidae; Polycentropodidae; Psychomyiidae; Xiphocentronidae; Ecnomidae; Dipseudopsidae; Pseudoneureclipsidae) (Weaver, 1983, 1984, 1992; Ross, 1967; Holzenthal et al., 2007). В данной работе семейство Hydropsychidae принимается в широком смысле (включает подсемейства Arctopsychinae Martynov, 1924; Diplectroninae Ulmer, 1951; Smicrideinae Flint, 1974; Hydropsychinae Curtis, 1835; и Macronematinae Ulmer, 1905). Самое базальное подсемейство Arctopsychinae часто считают отдельным семейством Arctopsychidae (Fischer, 1963; Schmid, 1968; Levanidova, 1982); в качестве аргументов приводят некоторые признаки личиночной головы, крыльев и гениталий.

Сенсорная поверхность антенн подробно исследована у 9 семейств ручейников: Rhyacophilidae (Valuyskiy et al, 2017), Glossosomatidae (Valuyskiy et al, 2020b), Hydroptilidae (Wells, 1984), Apataniidae (Valuyskiy et al, 2020a), Limnephilidae (Ivanov & Melnitsky, 2011), Phryganeidae (Ivanov & Melnitsky, 2011), Molannidae (Melnitsky & Ivanov, 2016), Philopotamidae (Melnitsky et al., 2018) и Ecnomidae (Valuyskiy et al, 2019). Таким образом, изучено только два семейства Annulipalpia (Philopotamidae и Ecnomidae). Сенсорную поверхность антенн изучали в основном у самцов, так как они используют сенсиллы для поиска самок по феромонным сигналам.

Преыдушие исследования выявили на антеннах ручейников 8 типов сенсилл: длинные трихоидные, изогнутые трихоидные, хетоидные, псевдоплакоидные, базиконические, коронарные, целоконические и стилоконические (Melnitsky & Ivanov, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2016; Melnitsky & Ivanov, 2016; Valuyskiy et al, 2017; Melnitsky et al., 2018; Valuyskiy et al, 2019; Valuyskiy et al, 2020a; Valuyskiy et al, 2020b). При этом было обнаружено большое разнообразие структурных подтипов псевдоплакоидных сенсилл: грибовидные, рожковидные, звездчатые, зубчатые, листовидные, вильчатые, мультивильчатые, двулопастные, рассеченные, копьевидные и

ушкови́дные (Melnitsky & Ivanov, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2011; Ivanov & Melnitsky, 2016; Valuyskiy et al, 2017; Valuyskiy et al, 2020a). Коронарные, стилоконические и изогнутые трихонидные сенсиллы также могут образовывать подтипы.

На антеннах ручейников выявлено 4 типа распределения сенсилл: неспецифическое, специфическое, фиксированное и групповое (сенсорные поля и скопления) (Valuyskiy et al, 2017; Melnitsky et al., 2018; Valuyskiy et al, 2019; Valuyskiy et al, 2020a; Valuyskiy et al, 2020b). Неспецифическое распределение обычно характерно для длинных трихонидных и псевдоплакоидных сенсилл разных подтипов: эти сенсиллы более-менее равномерно покрывают всю поверхность сегмента антенны. Специфическое распределение свойственно базиконическим, коронарным и стилоконическим сенсиллам: они встречаются только в определённой области сегмента. Хетонидные сенсиллы характеризуются постоянным положением в ряду сегментов антенны (фиксированное распределение). Изогнутые трихонидные сенсиллы собраны в сенсорные поля различной формы на вентральной стороне сегментов. Количество сенсилл всех типов на сегмент снижается к вершине антенны (Valuyskiy et al, 2017; Melnitsky et al., 2018; Valuyskiy et al, 2019; Valuyskiy et al, 2020a; Valuyskiy et al, 2020b).

У самцов из ранее изученных семейств наблюдается достаточно большое разнообразие сенсорных полей:

- 1) Часто встречается одно компактное сенсорное поле на дистальной части сегмента. Такая форма сенсорных полей была обнаружена в семействах Rhyacophilidae (Valuyskiy et al, 2017), Glossosomatidae (Valuyskiy et al, 2020b), Phryganeidae (Ivanov & Melnitsky, 2011), Limnephilidae (Ivanov & Melnitsky, 2011), Apataniidae (Valuyskiy et al, 2020a) и Philopotamidae (Melnitsky et al., 2018).
- 2) Иногда наряду с дистально расположенным сенсорным полем на сегменте может быть поле меньшего размера, расположенное проксимально. Такая форма сенсорных полей характерна для отдельных представителей Rhyacophilidae (Valuyskiy et al, 2017), Apataniidae (Valuyskiy et al, 2020a) и Philopotamidae (Melnitsky et al., 2018).
- 3) Сенсорные поля занимают всю вентролатеральную сторону сегмента у некоторых Rhyacophilidae (Valuyskiy et al, 2017) и Glossosomatidae (Valuyskiy et al, 2020b).
- 4) Относительно узкие сенсорные поля, тянущиеся от проксимального края сегмента к дистальному, обнаружены у Molannidae (Melnitsky & Ivanov, 2016) и Limnephilidae (Ivanov & Melnitsky, 2011).
- 5) Сенсорные поля овальной формы найдены у Molannidae (Melnitsky & Ivanov, 2016).

б) Наличие двух сенсорных полей разного размера на дистальной части сегмента характерно для рода *Philopotamus* (Philopotamidae), сенсорное поле меньшего размера расположено латеральнее (Melnitsky et al., 2018).

Изогнутые трихонидные сенсиллы у Ecnomidae имеют неспецифическое распределение и не формируют сенсорных полей (Valuyskiy et al., 2019).

Сенсорная поверхность антенн у большинства семейств Annulipalpia остаётся неизученной. Однако сравнительные данные по различным семействам подотряда могут внести ясность в понимание эволюции поверхности антенн у Annulipalpia и у ручейников в целом. Признаки сенсорной поверхности антенн в будущем могут быть использованы в таксономии и филогенетических исследованиях, а также могут внести вклад в решение некоторых проблем систематики Trichoptera.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенсорная поверхность антенн исследована у самцов 34 видов ручейников из семи семейств подотряда Annulipalpia. В скобках указаны страны, где был собран материал.

Hydropsychidae

Arctopsychinae

Arctopsyche palpata Martynov, 1934 (Россия, Дальний Восток);

Parapsyche apicalis (Banks, 1908) (Канада);

Hydropsychinae

Hydropsyche newae Kolenati, 1858 (Россия, Ленинградская область);

Hydropsyche orientalis Martynov, 1934 (Россия, Дальний Восток);

Hydropsyche pellucidula (Curtis, 1834) (Россия, Ленинградская область);

Cheumatopsyche comorina (Navas, 1931) (Мадагаскар);

Hydronema persica Martynov, 1914 (Казахстан, Туркестанская область);

Diplectroninae

Diplectrona robusta Martynov, 1934 (Россия, Северный Кавказ);

Diplectrona gombak Olah, 1993 (Малайзия);

Diplectrona dulitensis Kimmins, 1955 (Малайзия);

Diplectrona hermione Malicky, Chantaramongkol, 2002 (Малайзия);

Smicrideinae

Smicridea murina McLachlan, 1871 (Панама);

Macronematinae

Centromacronema sp. (Перу);

Leptonema viridianum Navas, 1916 (Перу);

Aethaloptera evanescens (McLachlan, 1880) (Россия, Бурятия);

Amphipsyche gratiosa Navas, 1922 (Таиланд);

Macrostemum fenestratum (Albarda, 1881) (Малайзия);

Macrostemum radiatum (McLachlan, 1872) (Россия, Бурятия);

Macrostemum midas Malicky, Chantaramongkol, 1998 (Малайзия);

Polycentropodidae

Neureclipsis bimaculata (Linnaeus, 1758) (Россия, Ленинградская область);

Polycentropus flavomaculatus (Pictet, 1834) (Швеция);

Plectrocnemia conspersa (Curtis, 1834) (Швеция);

Cyrnus fennicus Klingstedt, 1937 (Россия, Ленинградская область);

Pahamunaya taleban Malicky&Chantaramongkol, 1993 (Таиланд);

Psychomyiidae

Psychomyia minima (Martynov, 1910) (Монголия);

Psychomyia flavida Hagen, 1861 (Россия, Дальний Восток);

Lype phaeopa (Stephens, 1836) (Россия, Ленинградская область);

Tinodes turanicus Martynov, 1927 (Узбекистан);

Tinodes waeneri (Linnaeus, 1758) (Россия, Ленинградская область);

Xiphocentronidae

Xiphocentron mnesteus Schmid, 1982 (Колумбия);

Dipseudopsidae

Dipseudopsis indica McLachlan, 1875 (Индия);

Hyalopsyche sachalinica Martynov, 1910 (Россия, Дальний Восток);

Pseudoneureclipsidae

Pseudoneureclipsis proxima Martynov, 1934 (Россия, Дальний Восток);

Stenopsychidae

Stenopsyche marmorata McLachlan, 1866 (Россия, Дальний Восток).

Кроме того, дополнительно получены данные по сенсорной поверхности антенн у самок 3 видов: *Leptonema viridianum* Navas, 1916 (Перу); *Macrostemum fenestratum* (Albarda, 1881) (Малайзия); *Macrostemum midas* Malicky, Chantaramongkol, 1998 (Таиланд, о. Самуй) (Hydropsychidae: Macronematinae).

Исследование было выполнено с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Был использован материал из коллекций кафедры энтомологии СПбГУ и Зоологического института РАН, а также собственные сборы. Образцы хранились в 95 % этаноле или в сухом виде. Антенны были удалены под биноклем с помощью пинцета, высушены на воздухе и помещены на столики для электронной микроскопии (с токопроводящим скотчем) вентральной стороной вверх для изучения сенсорных полей. После этого образцы были покрыты 20 нм слоем золота с помощью напылительной установки Leica EM SCD500. Микрофотографии образцов были получены с помощью сканирующих электронных микроскопов JEOL NeoScope JCM-5000 и Tescan MIRA3 в ресурсном центре СПбГУ "Развитие молекулярных и клеточных технологий".

Для подсчёта сенсилл и измерения их размеров была использована программа ImageJ 1.52a. Сенсиллы в сенсорных полях были подсчитаны вручную на видимой поверхности сегментов с помощью инструмента «Multi-point tool», затем их количество было пересчитано на всю поверхность сегментов в зависимости от формы сенсорных полей. Для удобства визуализации средние значения количества сенсилл и ошибки среднего были вычислены для групп из 5 флагелломеров (1–5, 6–10 и т. д.). Размеры сенсилл были измерены с помощью инструментов «Straight line» и «Segmented line», а также команды «Measure». Для измерений устанавливалась шкала с микрофотографией с помощью инструмента «Set scale». У грибовидных псевдоплакоидных сенсилл в зависимости от их формы проводились измерения диаметра (у округлых) или длины (у вытянутых). У других типов сенсилл была измерена длина. Средние размеры сенсилл и соответствующие ошибки среднего вычислены на основе 10 образцов данного типа сенсилл с разных сегментов или с того же сегмента. Все вычисления выполнены с помощью MS Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурное разнообразие сенсилл на антеннах *Annulipalpia*

На антеннах исследованных видов подотряда *Annulipalpia* было обнаружено 11 различных типов сенсилл:

Псевдоплакоидные сенсиллы у большинства изученных видов грибовидные и имеют более-менее округлую форму. При этом форма сенсилл данного типа часто претерпевает различные модификации, что приводит к образованию ушковидных, Т-образных и гребневидных псевдоплакоидных сенсилл.

Грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы (Рис. 1: А–Е) были найдены у всех исследованных видов, кроме *D. robusta* (Hydropsychidae: Diplectroninae), *Centromacronema* sp., *A. evanescens*, *A. gratiosa* и *M. radiatum* (Hydropsychidae: Macronematinae). Сенсиллы этого типа имеют расширенную апикальную часть, сидящую на короткой толстой ножке. Апикальная поверхность несёт расходящиеся от центра слабо ветвящиеся борозды, в которых видны поры. Размер грибовидных псевдоплакоидных сенсилл *Annulipalpia* находится в пределах от $3.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (*D. dulitensis* и *D. hermione*) до $9.9 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (*L. viridianum*) (Таблица 1).

Таблица 1. Размеры грибовидных псевдоплакоидных сенсилл у разных семейств *Annulipalpia*.

Семейства	Минимальный диаметр/длина, μm	Максимальный диаметр/длина, μm
Hydropsychidae	$3.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>D. dulitensis</i> и <i>D. hermione</i>)	$9.9 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>L. viridianum</i>)
Polycentropodidae	$4.6 \pm 1.4 \mu\text{m}$ (<i>C. fennicus</i>)	$9.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>P. taleban</i>)
Psychomyiidae	$6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>P. minima</i>)	$7.3 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>T. turanicus</i>)
Xiphocentronidae	$11.5 \pm 0.4 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$4.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>D. indica</i>)	$8.3 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>H. sachalinica</i>)
Pseudoneureclipsidae	$7.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	$5.4 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>S. marmorata</i>)	

У большинства изученных видов грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы имеют круглую и более-менее вогнутую апикальную часть (Рис. 1: А–В). У представителей подсемейства Macronematinae, а также у *P. taleban* (Psychomyiidae) и *X. mnesteus* (Xiphocentronidae) эти сенсиллы имеют овальную форму (Рис. 1: D). Антенны *S. murina* (Hydropsychidae: Smicrideinae) несут удлинённые и немного заострённые грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы, проксимальная часть которых сливается с кутикулой (Рис. 1: E). У *Ch. comorina* (Hydropsychidae: Hydropsychinae) апикальная часть этих сенсилл сильно вытянута в дистальном направлении и несёт зубцы (Рис. 1: C).

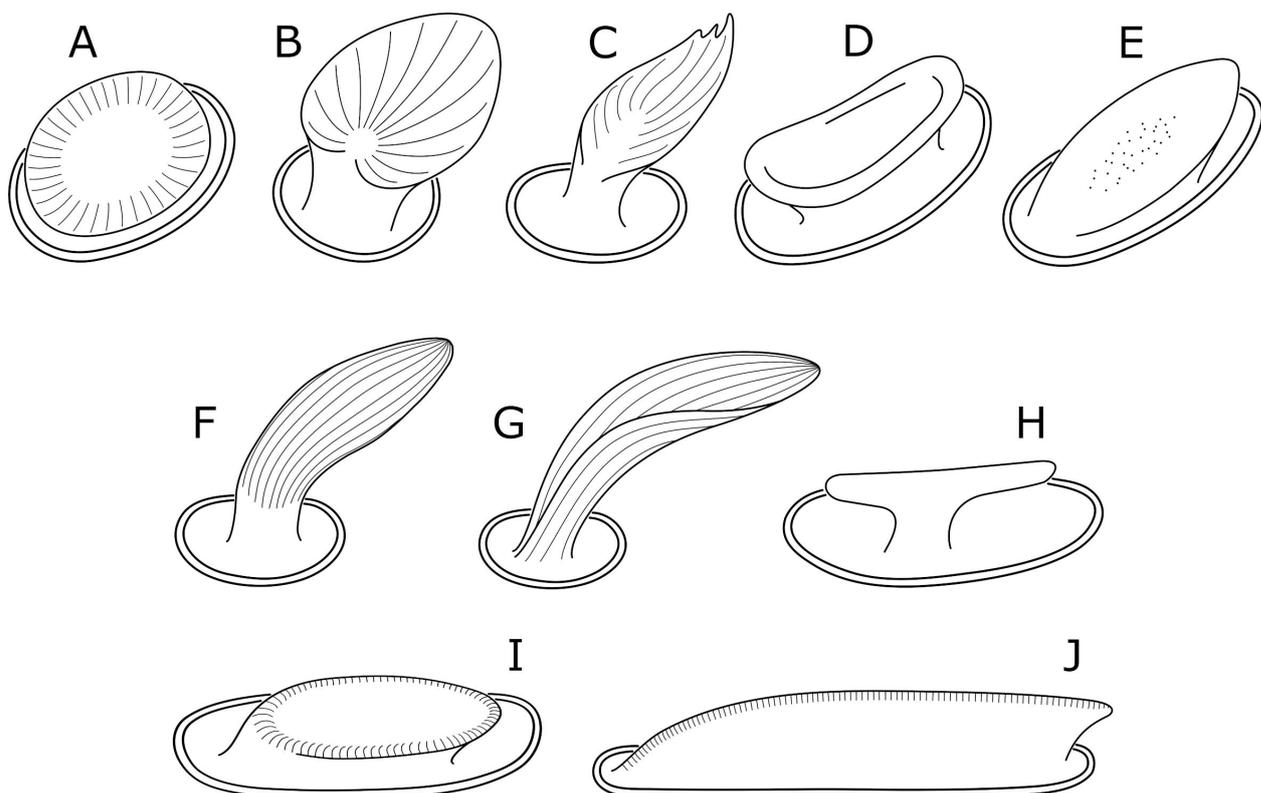


Рисунок 1. Псевдоплакоидные сенсиллы *Annulipalpia*.

A–E – грибовидные; F–G – ушковидные; H – Т-образные; I–J – гребневидные.

Ушковидные псевдоплакоидные сенсиллы (Рис. 1: F–G) представляют собой видоизменённые грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы. Они были найдены у *D. robusta*, *A. evanescens*, *A. gratiosa*, *M. fenestratum*, *M. radiatum* (Hydropsychidae), *C. fennicus*, *N. bimaculata* (Polycentropodidae) и *P. proxima* (Pseudoneureclipsidae). Это вытянутые структуры, плоские (у *C. fennicus*, *N. bimaculata* и *P. proxima*) (Рис. 1: G) или круглые (у Hydropsychidae) (Рис. 1: F) в поперечном сечении. Их поверхность несёт продольные неветвящиеся борозды, в которых есть поры. Длина этих сенсилл у Hydropsychidae находится в пределах от $4.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ у *A. gratiosa* до $7.5 \pm 0.3 \mu\text{m}$ у *D. robusta*; у *C. fennicus* $4.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$; у *N. bimaculata* $9.5 \pm 0.6 \mu\text{m}$; у *P. proxima* $15.2 \pm 0.3 \mu\text{m}$.

Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы (Рис. 1: H) обнаружены только у *M. radiatum* (Hydropsychidae: Macronematinae) и имеют длину $7.5 \pm 0.4 \mu\text{m}$. Эти сенсиллы имеют круглое в сечении основание и Т-образный отросток, ориентированный параллельно продольной оси сегмента. Поверхность сенсилл этого типа не имеет видимых борозд и пор.

Гребневидные псевдоплакоидные сенсиллы (Рис. 1: I–J) были найдены у самцов всех изученных видов подсемейства Macronematinae (Hydropsychidae), а также у самки *L. viridianum*. На антеннах самок *M. midas* и *M. fenestratum* сенсиллы этого типа отсутствуют.

Основания и отростки этих сенсилл сильно сужены и вытянуты вдоль оси сегмента, кутикулярная часть сенсилл не приподнимается над микротрихиями. Сенсиллы этого типа напоминают гребень, треугольный в поперечном сечении. Проксимальная часть гребневидных псевдоплакоидных сенсилл сливается с кутикулой, а дистальная образует короткий немного заостренный отросток. Апикальная поверхность этих сенсилл несёт короткие поперечные борозды с небольшим количеством пор. Длина этих структур находится в пределах от $6.6 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (*A. evanescens*) до $41.0 \pm 5.6 \mu\text{m}$ (*M. midas*).

У *A. evanescens* обнаружена переходная форма от грибовидных псевдоплакоидных сенсилл к гребневидным (Рис. 1: I). Эти сенсиллы имеют короткий широкий отросток овальной формы и окружены видоизменёнными микротрихиями. Основание сенсиллы узкое, а проксимальная часть сливается с кутикулой. Края апикальной части сенсилл несут короткие борозды без видимых пор, центр апикальной поверхности борозд не имеет. Гребневидные псевдоплакоидные сенсиллы *A. evanescens* короче, чем у других изученных видов: их длина не превышает $6.6 \pm 0.3 \mu\text{m}$.

Базиконические сенсиллы (Рис. 2: А) – небольшие волосковидные структуры с продольной исчерченностью, сидящие на округлом основании. Найдены у *D. robusta* (Hydropsychidae), *N. bimaculata*, *Pl. conspersa*, *C. fennicus*, *P. taleban* (Polycentropodidae), *L. phaeopa*, *T. waeneri* (Psychomyiidae), *X. mnesteus* (Xiphocentronidae) и *H. sachalinica* (Dipseudopsidae). Длина отростка сенсилл этого типа составляет от $3.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (*Pl. conspersa*) до $4.9 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (*H. sachalinica*) (Таблица 2).

Таблица 2. Размеры базиконических сенсилл у разных семейств Annulipalpia.

Семейства	Минимальная длина отростка, μm	Максимальная длина отростка, μm
Hydropsychidae	$3.3 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>D. robusta</i>)	
Polycentropodidae	$3.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>Pl. conspersa</i>)	$4.8 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>N. bimaculata</i>)
Psychomyiidae	$3.4 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>T. waeneri</i>)	$4.8 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>L. phaeopa</i>)
Xiphocentronidae	$3.4 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$4.9 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>H. sachalinica</i>)	
Pseudoneureclipsidae	Нет базиконических сенсилл	
Stenopsychidae	Нет базиконических сенсилл	

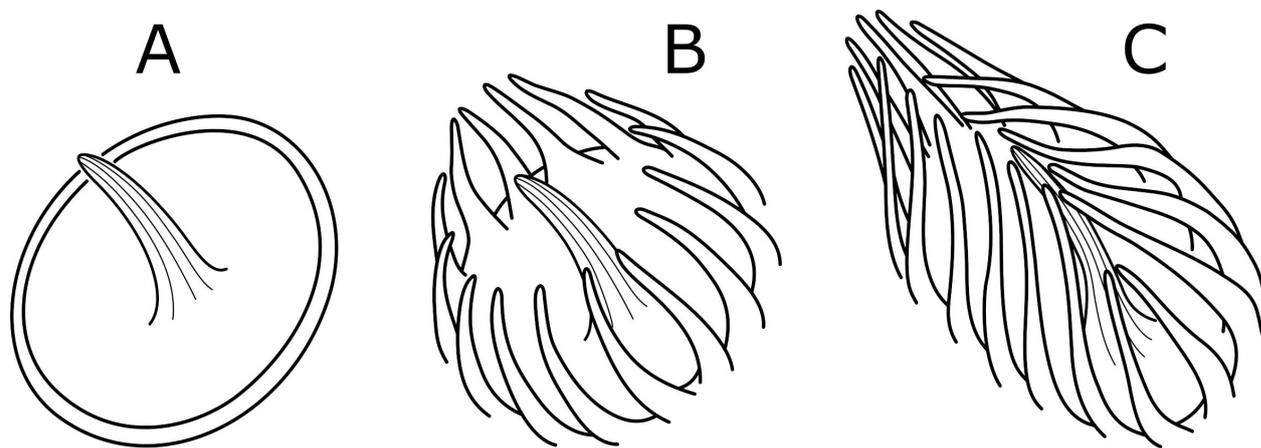


Рисунок 2. Базиконические (А) и коронарные (В–С) сенсиллы Annulipalpia.

Коронарные сенсиллы (Рис. 2: В–С) отличаются от базиконических только наличием модифицированных микротрихий вокруг основания сенсиллы. Микротрихии могут окружать сенсиллу полностью (Hydropsychinae, Macronematinae, *D. dulitensis*, *S. murina*, *S. marmorata*) или частично (Arctopsychinae, *D. robusta*, *D. gombak*, *D. hermine*, *Pl. conspersa*, *P. flavomaculatus*, *P. flavida*, *T. turanicus*, *P. proxima*). У одного вида, *Ch. comorina*, наблюдается модификация коронарных сенсилл: их основание удлинено вдоль продольной оси сегмента, но отросток сенсиллы не имеет уникальных морфологических особенностей (Рис. 2: С). Длина отростка коронарных сенсилл у Annulipalpia находится в пределах от $3.2 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (*Pl. conspersa*) до $6.8 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (*Ch. comorina*) (Таблица 3).

Таблица 3. Размеры коронарных сенсилл у разных семейств Annulipalpia.

Семейства	Минимальная длина отростка, μm	Максимальная длина отростка, μm
Hydropsychidae	$3.3 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>D. robusta</i>)	$6.8 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>Ch. comorina</i>)
Polycentropodidae	$3.2 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>Pl. conspersa</i>)	$3.8 \pm 0.6 \mu\text{m}$ (<i>P. flavomaculatus</i>)
Psychomyiidae	$4.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>T. turanicus</i>)	$5.3 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>P. flavida</i>)
Xiphocentronidae	Нет коронарных сенсилл	
Dipseudopsidae	Нет коронарных сенсилл	
Pseudoneureclipsidae	$4.3 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	$5.8 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>S. marmorata</i>)	

Стилоконические сенсиллы (Рис. 3) – очень короткие структуры конусовидной формы, не имеющие видимых борозд и пор. Эти сенсиллы обнаружены у *Ch. comorina*, *D. gombak*, *D. dulitensis*, *D. hermione*, *S. murina*, *L. viridianum*, *M. midas*, *M. radiatum* (Hydropsychidae), *N. bimaculata*, *Pl. conspersa*, *C. fennicus* (Polycentropodidae), *X. mnesteus* (Xiphocentronidae), *P. proxima* (Pseudoneureclipsidae) и у всех изученных представителей семейств Psychomyiidae и Dipseudopsidae. На флагелломерах трёх видов (*D. gombak*, *C. fennicus* и *D. indica*) обнаружено два подтипа стилоконических сенсилл. У *D. gombak* (Hydropsychidae: Diplectroninae) и *D. indica* (Dipseudopsidae) первый подтип стилоконических сенсилл имеет приподнятые края теки (Рис. 3: А), а у второго подтипа тека имеет выпуклую полусферическую форму (Рис. 3: В). Длина отростка стилоконических сенсилл у Annulipalpia находится в пределах от $1.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (*N. bimaculata*) до $5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (*D. indica*) (Таблица 4).

Таблица 4. Размеры стилоконических сенсилл у разных семейств Annulipalpia.

Семейства	Минимальная длина отростка, μm	Максимальная длина отростка, μm
Hydropsychidae	$1.7 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>S. murina</i>)	$2.4 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>D. dulitensis</i>)
Polycentropodidae	$1.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>N. bimaculata</i>)	$2.9 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>Pl. conspersa</i>)
Psychomyiidae	$1.8 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>L. phaeopa</i>)	$2.6 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (<i>T. turanicus</i>)
Xiphocentronidae	$2 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$2.4 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>H. sachalinica</i>)	$5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>D. indica</i>)
Pseudoneureclipsidae	$2.2 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	Нет стилоконических сенсилл	

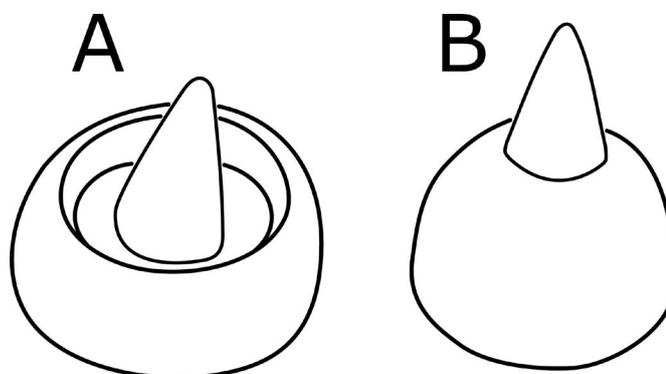


Рисунок 3. Стилоконические сенсиллы Annulipalpia.

А – с приподнятыми краями теки; В – с полусферической текой.

Длинные трихоидные сенсиллы (Рис. 4) – удлинённые структуры, имеющие суженное основание и асимметричные теки. Они всегда наклонены в дистальном направлении и покрывают всю поверхность сегмента, кроме участков, занятых другими сенсиллами. Размер длинных трихоидных сенсилл у *Annulipalpia* находится в пределах от $21.7 \pm 0.8 \mu\text{m}$ (*M. fenestratum*) до $58.8 \pm 6.3 \mu\text{m}$ (*P. apicalis*) (Таблица 5).

Таблица 5. Размеры длинных трихоидных сенсилл у разных семейств *Annulipalpia*.

Семейства	Минимальная длина, μm	Максимальная длина, μm
Hydropsychidae	$21.7 \pm 0.8 \mu\text{m}$ (<i>M. fenestratum</i>)	$58.8 \pm 6.3 \mu\text{m}$ (<i>P. apicalis</i>)
Polycentropodidae	$37.8 \pm 0.7 \mu\text{m}$ (<i>C. fennicus</i>)	$48 \pm 2.4 \mu\text{m}$ (<i>Pl. conspersa</i>)
Psychomyiidae	$29 \pm 1.2 \mu\text{m}$ (<i>T. waeneri</i>)	$42.3 \pm 2 \mu\text{m}$ (<i>L. phaeopa</i>)
Xiphocentronidae	$55.6 \pm 9.1 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$51.4 \pm 1.5 \mu\text{m}$ (<i>H. sachalinica</i>)	$57.2 \pm 3.5 \mu\text{m}$ (<i>D. indica</i>)
Pseudoneureclipsidae	$45.2 \pm 1.5 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	$49.2 \pm 1.9 \mu\text{m}$ (<i>S. marmorata</i>)	

У большинства исследованных видов длинные трихоидные сенсиллы имеют продольную исчерченность и зазубренную поверхность (Рис. 4: А). Эти структуры модифицированы у представителей подсемейства *Macronematinae* семейства *Hydropsychidae*: они уплощены и имеют перистую исчерченность (Рис. 4: В–С). У *S. marmorata* длинные трихоидные сенсиллы имеют гладкую поверхность без зубцов.

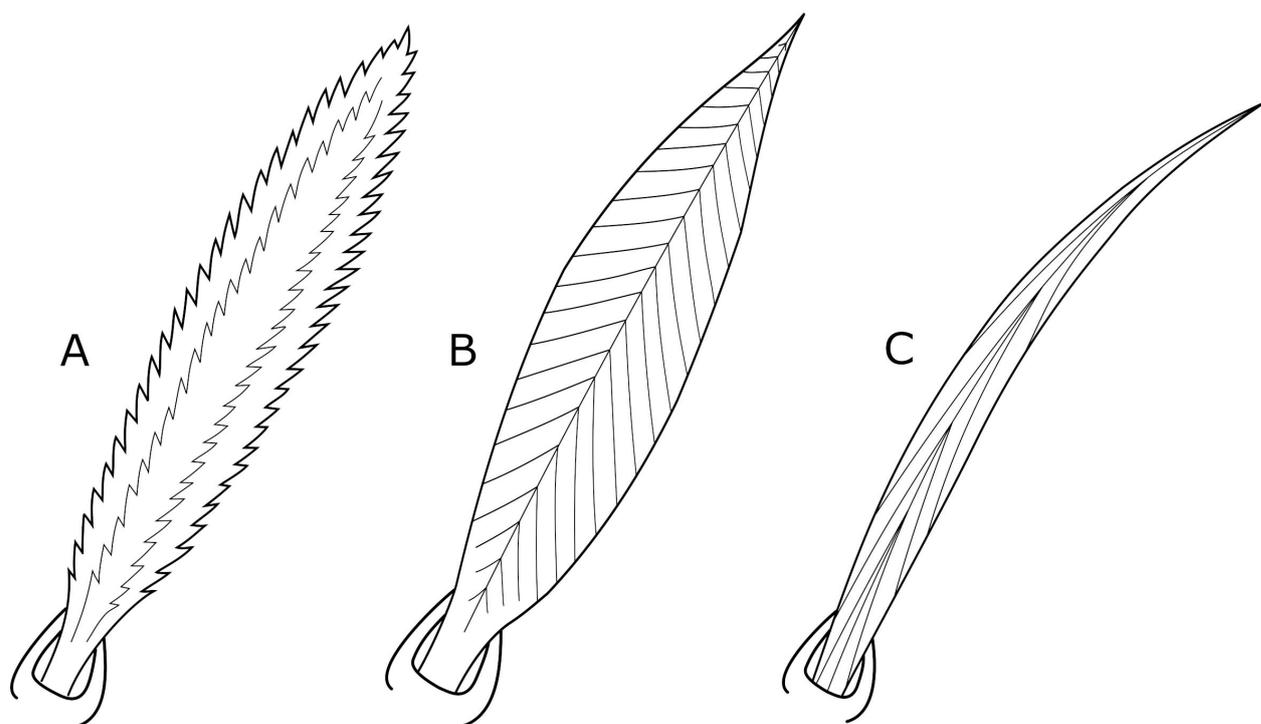


Рисунок 4. Длинные трихоидные сенсиллы *Annulipalpia*.

A – продольно исчерченные с зазубренной поверхностью; B–C – перисто исчерченные.

Хетоидные сенсиллы (Рис. 5: A–B) имеют волосковидную форму и круглое поперечное сечение. Они расположены почти под прямым углом к поверхности кутикулы. Размер этих структур у *Annulipalpia* варьирует в пределах от $13.9 \pm 0.9 \mu\text{m}$ у *A. evanescens* до $51.2 \pm 1.4 \mu\text{m}$ у *L. viridianum* (Таблица 6). Хетоидные сенсиллы у большинства исследованных видов имеют полусферические теки (Рис. 5: A). У *P. proxima* (*Pseudoneureclipsidae*) теки имеют приподнятые уплощённые края (Рис. 5: B).

Таблица 6. Размеры хетоидных сенсилл у разных семейств *Annulipalpia*.

Семейства	Минимальная длина, μm	Максимальная длина, μm
Hydropsychidae	$13.9 \pm 0.9 \mu\text{m}$ (<i>A. evanescens</i>)	$51.2 \pm 1.4 \mu\text{m}$ (<i>L. viridianum</i>)
Polycentropodidae	$19.1 \pm 1.3 \mu\text{m}$ (<i>P. taleban</i>)	$31.4 \pm 2.1 \mu\text{m}$ (<i>P. flavomaculatus</i>)
Psychomyiidae	$17.1 \pm 0.7 \mu\text{m}$ (<i>T. turanicus</i>)	$26.5 \pm 0.3 \mu\text{m}$ (<i>T. waeneri</i>)
Xiphocentronidae	$28.3 \pm 1.5 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$27.5 \pm 1.1 \mu\text{m}$ (<i>H. sachalinica</i>)	$34.8 \pm 1 \mu\text{m}$ (<i>D. indica</i>)
Pseudoneureclipsidae	$24.5 \pm 1 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	$45.3 \pm 1.4 \mu\text{m}$ (<i>S. marmorata</i>)	

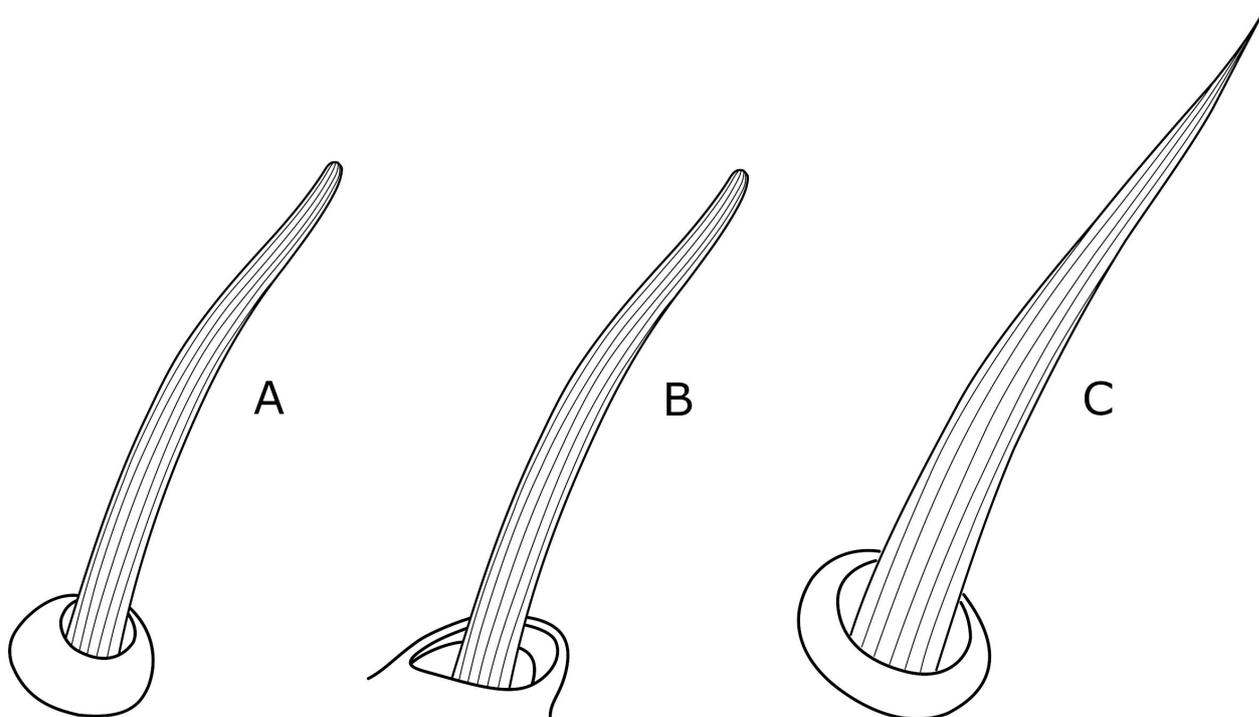


Рисунок 5. Хетоидные (А–В) и утолщённые хетоидные (С) сенсиллы *Annulipalpia*.

Утолщённые хетоидные сенсиллы (Рис. 5: С) были найдены у *Centromacronema* sp. и *A. evanescens* (Hydropsychidae: Macronematinae). Это продольно исчерченные волосковидные структуры, круглые в поперечном сечении и сужающиеся к вершине. Толстые хетоидные сенсиллы имеют круглые расширенные теки, слегка приподнимающиеся над поверхностью сегмента. Длина этих сенсилл составляет 61.0 ± 2.3 μm у *Centromacronema* sp. и 32.8 ± 1.5 μm у *A. evanescens*.

Изогнутые трихоидные сенсиллы (Рис. 6) короче, чем длинные трихоидные сенсиллы и обычно имеют кольчатую исчерченность. Размер изогнутых трихоидных сенсилл у *Annulipalpia* варьирует от 10.3 ± 0.4 μm у *H. persica* до 39.7 ± 1 μm у *H. sacchalinica* (Таблица 7; Рис. 7). У большинства (кроме *A. evanescens*, *X. mnesteus* и *P. proxima*) исследованных видов эти сенсиллы собраны в сенсорные поля на вентролатеральной стороне флагелломеров.

D. indica (Dipseudopsidae) и *P. proxima* (Pseudoneureclipsidae) имеют два подтипа изогнутых трихоидных сенсилл. На антеннах *D. indica* имеются более короткие и более длинные изогнутые трихоидные сенсиллы (Рис. 6: А, D). У *P. proxima* один из подтипов имеет более глубокую кольчатую исчерченность, чем другой (Рис. 6: А, С). Для *L. phaeopa* (Psychomyiidae) характерна модификация изогнутых трихоидных сенсилл: они имеют продольную исчерченность вместо кольчатой (Рис. 6: В).

Таблица 7. Размеры изогнутых трихOIDных сенсилл у разных семейств Annelipalpia.

Семейства	Минимальная длина, μm	Максимальная длина, μm
Hydropsychidae	$10.3 \pm 0.4 \mu\text{m}$ (<i>H. persica</i>)	$35.0 \pm 0.6 \mu\text{m}$ (<i>Centromacronema</i> sp.)
Polycentropodidae	$19 \pm 1 \mu\text{m}$ (<i>P. flavomaculatus</i>)	$20.9 \pm 0.4 \mu\text{m}$ (<i>C. fennicus</i>)
Psychomyiidae	$15.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$ (<i>T. waeneri</i>)	$37.3 \pm 1.5 \mu\text{m}$ (<i>L. phaeopa</i>)
Xiphocentronidae	$18.1 \pm 1.9 \mu\text{m}$ (<i>X. mnesteus</i>)	
Dipseudopsidae	$13.7 \pm 0.4 \mu\text{m}$ (<i>D. indica</i>)	$39.7 \pm 1 \mu\text{m}$ (<i>H. sacchalinica</i>)
Pseudoneureclipsidae	$18 \pm 1 \mu\text{m}$ (<i>P. proxima</i>)	
Stenopsychidae	$30.4 \pm 1.2 \mu\text{m}$ (<i>S. marmorata</i>)	

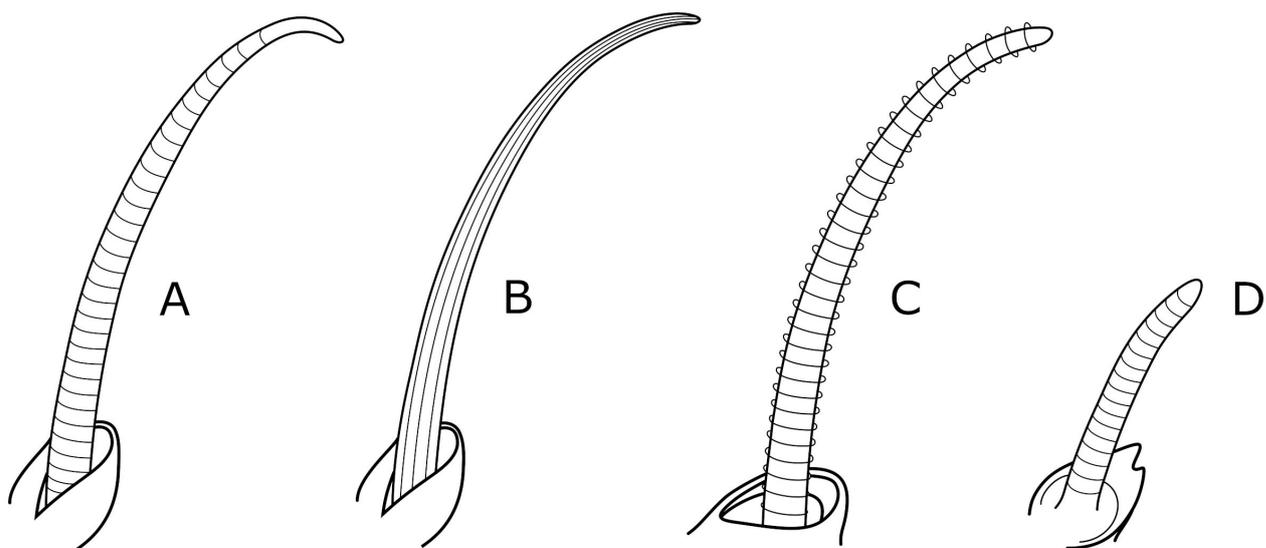


Рисунок 6. Изогнутые трихOIDные сенсиллы Annelipalpia.

A – с кольчатой исчерченностью; B – с продольной исчерченностью; C – с глубокой кольчатой исчерченностью; D – укороченные.

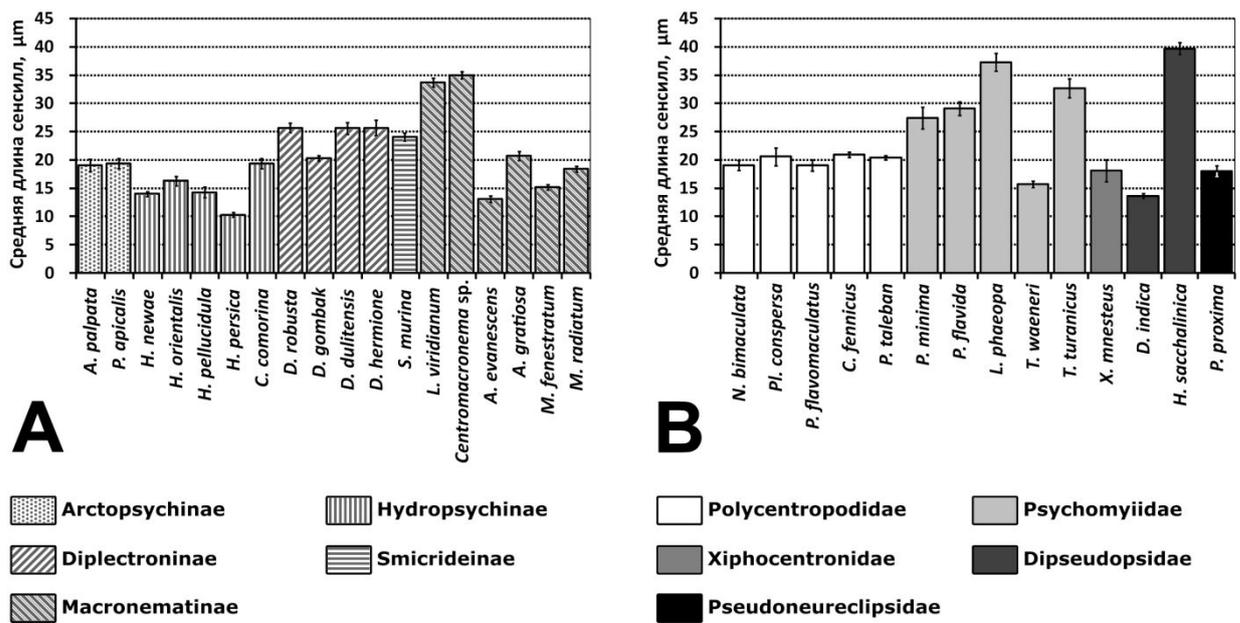


Рисунок 7. Размер изогнутых трихоидных сенсилл *Annulipalpia*.
 А – *Hydropsychidae*; В – *Psychomyioidea*.

Форма сенсорных полей на антеннах *Annulipalpia* и количество сенсилл в сенсорных полях

Сенсорные поля обычно расположены на базальных сегментах антенны и всегда находятся на вентролатеральной стороне флагелломера. В промежутках между изогнутыми трихоидными сенсиллами могут присутствовать другие типы сенсилл. Количество изогнутых трихоидных сенсилл в сенсорных полях сильно отличается у разных изученных видов, но всегда максимально на базальных флагелломерах и снижается по направлению к вершине антенны (Таблица 8; Рис. 8). Наиболее дистальные сегменты несут одиночные изогнутые трихоидные сенсиллы, а сенсорные поля на этих сегментах отсутствуют. У изученных видов найдено 6 вариантов формы сенсорных полей:

Сенсорные поля, покрывающие всю вентролатеральную сторону сегмента (Рис. 9: С–D; Рис. 11: А), обнаружены у многих *Hydropsychidae* (*Diplectroninae*, *S. murina*, *C. comorina*, *A. gratiosa*, *Centromacronema* sp.). Количество сенсилл в полях такой формы на базальных сегментах варьирует от 53 (*A. gratiosa*) до 329 (*D. hermione*). В середине антенны у большинства *Diplectroninae* (кроме *D. robusta*) и *C. comorina* сенсорные поля разделяются на дистальную и проксимальную части (Рис. 11: А); у *D. robusta* и *S. murina* они отсаются только на дистальных частях сегментов и не разделяются на две части; у *A. gratiosa* и *Centromacronema* sp. сенсорные поля в середине антенны становятся более узкими.

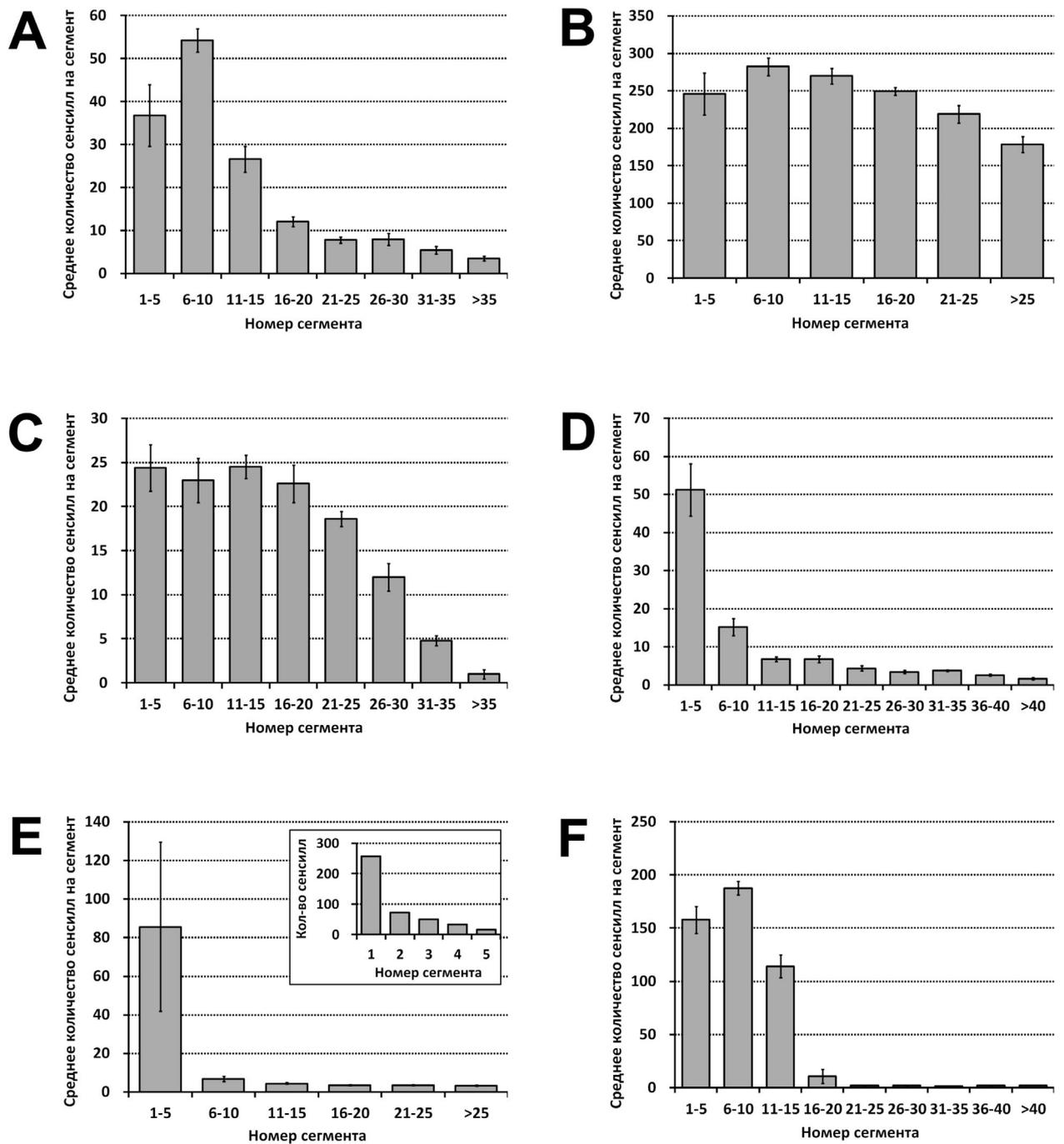


Рисунок 8. Количественное распределение изогнутых трихOIDных сенсилл на антеннах *Annulipalpia*.

A – *A. palpata*; B – *H. sachalinica*; C – *P. flavomaculatus*; D – *H. newae*; E – *L. viridianum*; F – *Centromacronema* sp.

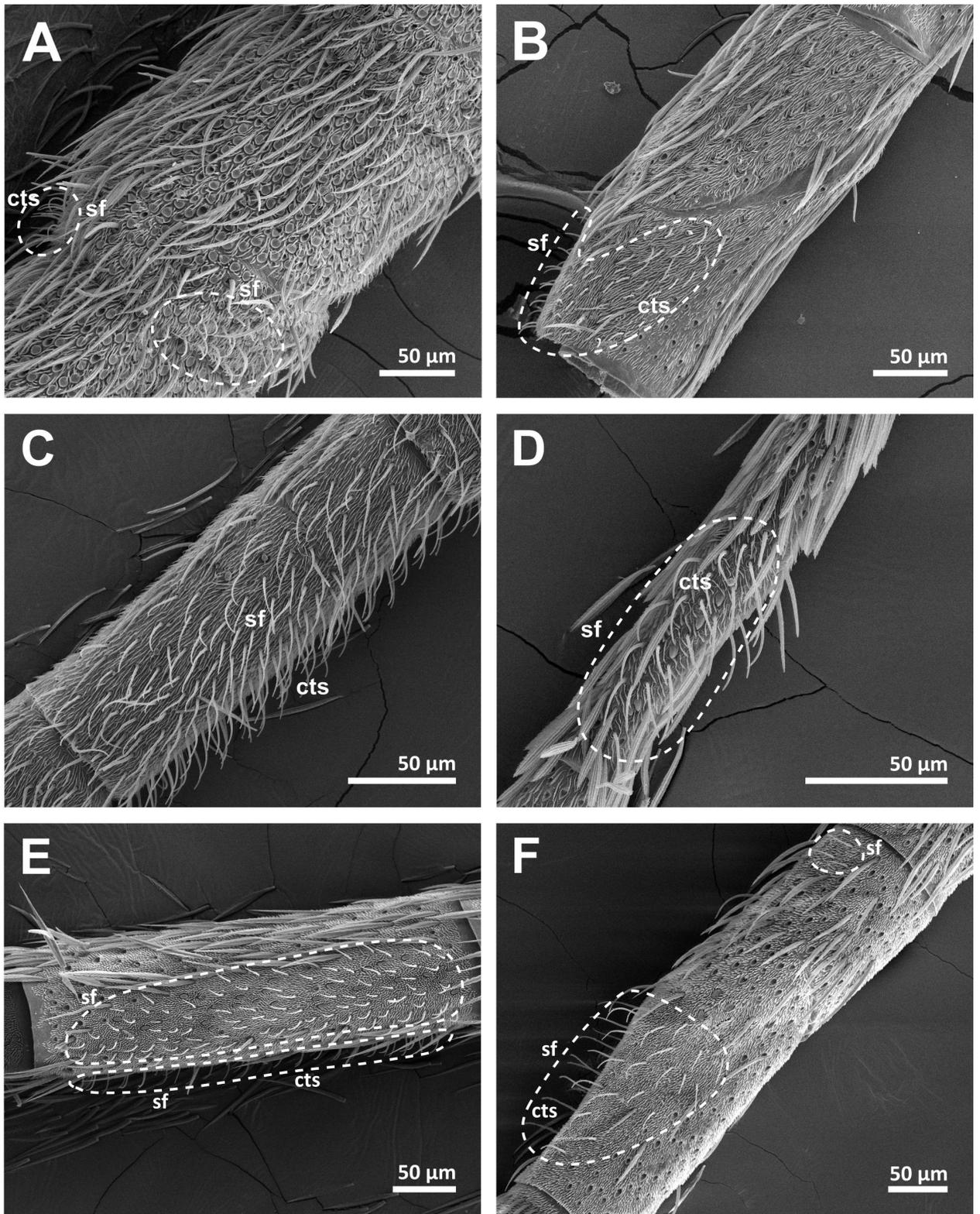


Рисунок 9. Сенсорные поля Hydropsychidae.

А – 4-ый флагелломер *A. palpata*; В – 2-ой флагелломер *H. pellucidula*; С – 3-ий флагелломер *D. dulitensis*; D – 13-ый флагелломер *S. murina*; E – 2-ой флагелломер *M. midas*; F – 4-ый флагелломер *L. viridianum*.

Обозначения: sf – сенсорные поля; cts – изогнутые трихоидные сенсиллы.

Пунктирные линии обозначают примерные границы сенсорных полей.

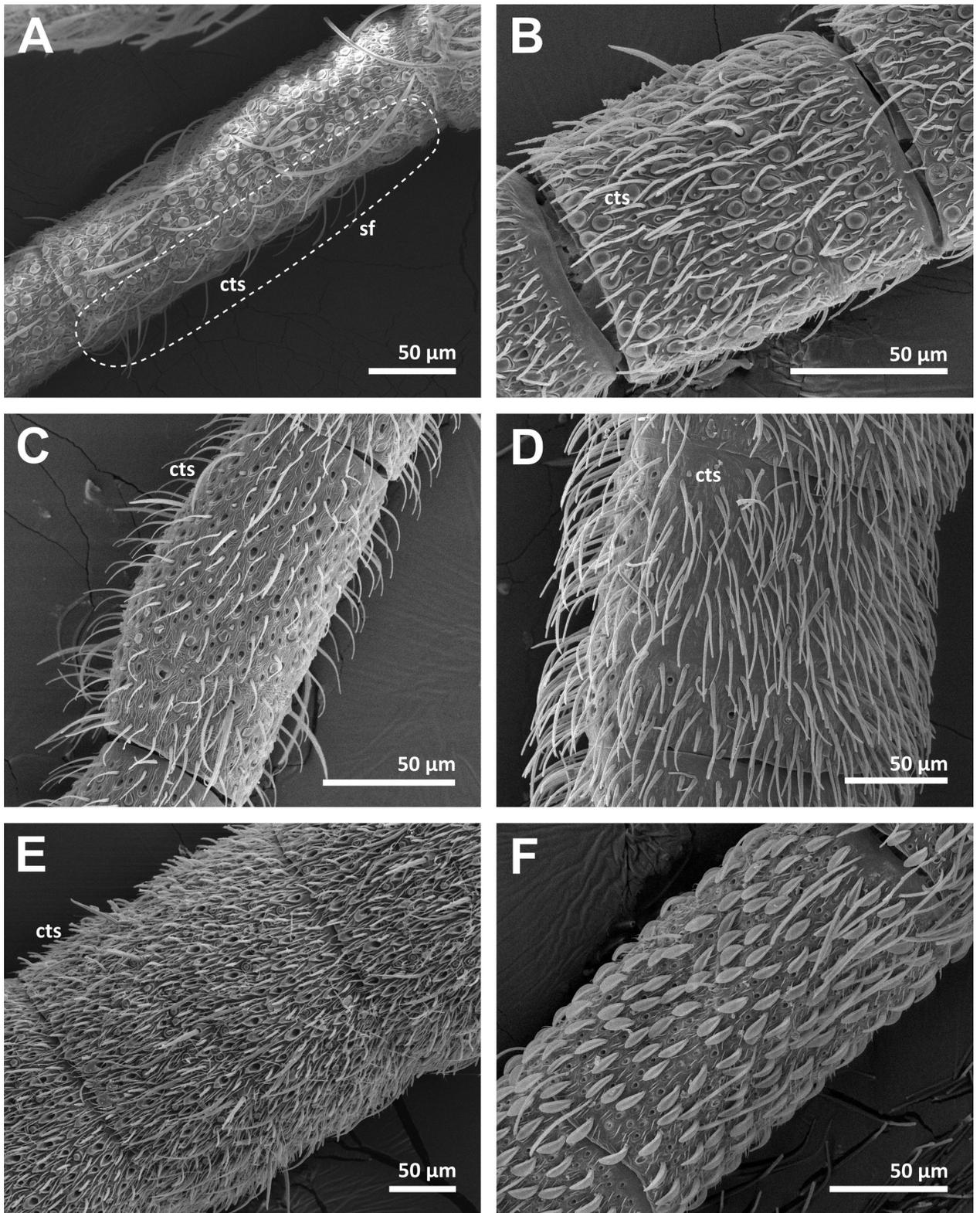


Рисунок 10. Распределение изогнутых трихOIDных сенсилл на флагелломерах Psychomyioidea.

А – 1-ый флагелломер *P. flavida*; В – 4-ый флагелломер *T. waeneri*; С – 13-ый флагелломер *C. fennicus*; D – 7-ой флагелломер *H. sachalinica*; E – 9-ый флагелломер *D. indica*; F – 8-ой флагелломер *P. proxima*.

Обозначения: sf – сенсорные поля; cts – изогнутые трихOIDные сенсиллы.

Пунктирные линии обозначают примерные границы сенсорных полей.

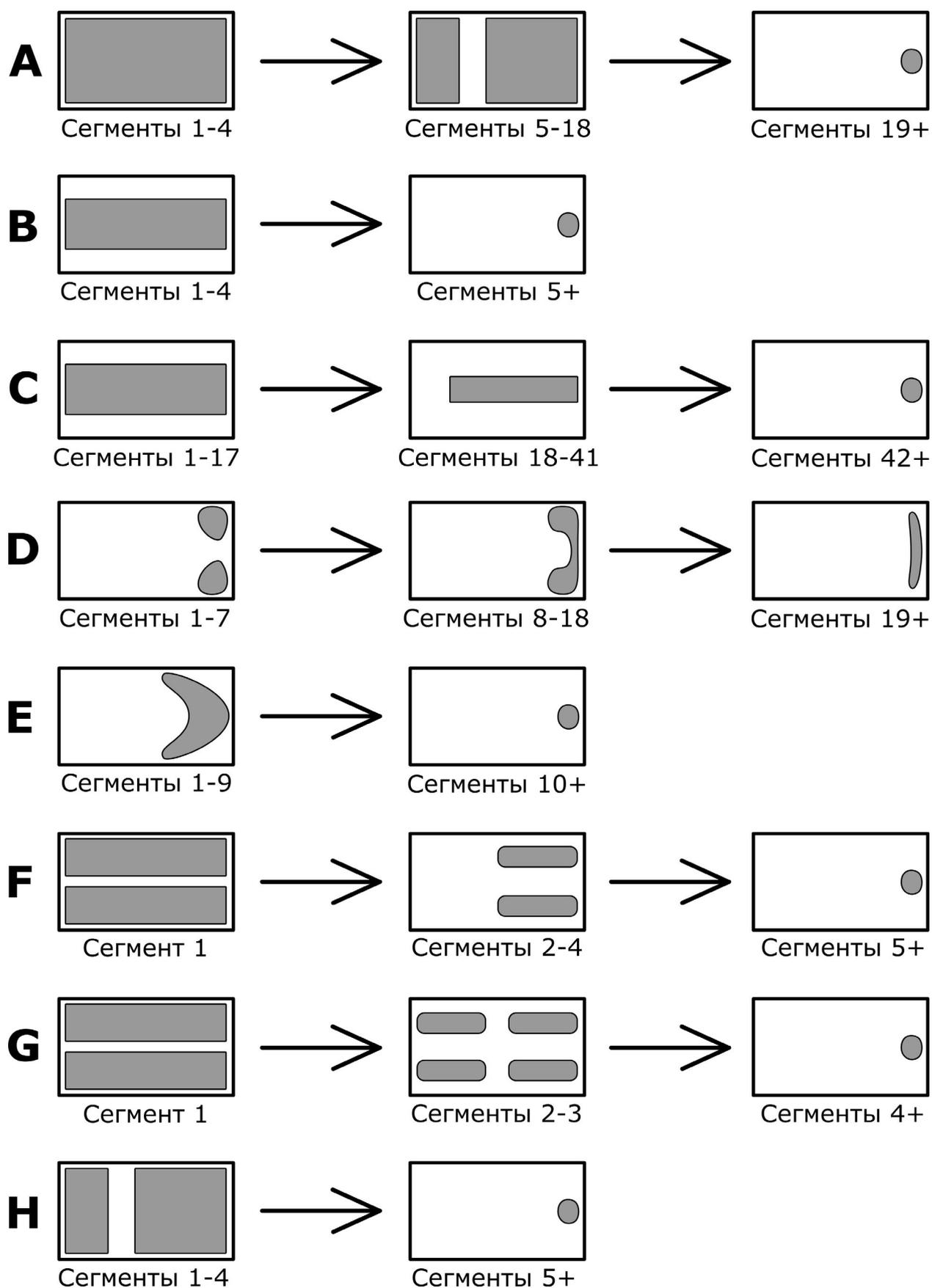


Рисунок 11. Изменение формы сенсорных полей *Annullipalpia* на протяжении антенны.
 A – *D. hermione*; B – *P. flavida*; C – *S. marmorata*; D – *N. bimaculata*; E – *H. pellucidula*; F –
M. radiatum; G – *M. fenestratum*; H – *L. viridianum*.

Суженные сенсорные поля, тянущиеся от проксимального края сегмента к дистальному (Рис. 10: А; Рис. 11: В–С), найдены у большинства Psychomyiidae (кроме *T. waeneri*) и у *S. marmorata*. Количество изогнутых трихоидных сенсилл на базальных сегментах в этих сенсорных полях составляет от 32 (*P. minima*) до 48 (*T. turanicus*) у Psychomyiidae и 54 у *S. marmorata*. У Psychomyiidae сенсорные поля такой формы в середине антенны становятся более округлыми и сохраняются только на дистальной части сегмента (Рис. 11: В). У *S. marmorata* сенсорные поля в середине антенны становятся более узкими, а к концу антенны приобретают круглую форму и сохраняются на дистальных частях сегментов (Рис. 11: С).

Парные сенсорные поля на дистальной части сегмента (Рис. 9: А; Рис. 11: D) характерны для некоторых Hydropsychidae (Arctopsychinae, *H. newae*, *H. persica*) и Polycentropodidae (*N. bimaculata*, *P. flavomaculatus*). Эти два поля содержат одинаковое количество сенсилл (от 15 на базальных сегментах в одном поле у *P. flavomaculatus* до 50 у *N. bimaculata*), которое снижается до 2–3 сенсилл на дистальных сегментах. Сенсорные поля такой формы остаются отдельными на протяжении всей антенны у Arctopsychinae и *H. persica*. У *H. newae*, *N. bimaculata* и *P. flavomaculatus* эти два сенсорных поля сливаются в одно поле в середине антенны (Рис. 11: D).

U-образные сенсорные поля на дистальной части сегмента (Рис. 9: В; Рис. 11: E) найдены у *H. orientalis* и *H. pellucidula* (Hydropsychidae: Hydropsychinae). Эти сенсорные поля находятся на дистальных частях сегментов и в базальной части антенны содержат от 27 изогнутых трихоидных сенсилл у *H. orientalis* до 80 у *H. pellucidula*. В середине антенны сенсорные поля у этих видов становятся более округлыми (Рис. 11: E), а на дистальных сегментах количество сенсилл в них снижается до 1–3 на сегмент.

Парные сенсорные поля, расположенные параллельно продольной оси сегмента (Рис. 9: E; Рис. 11: F–G), обнаружены у всех изученных видов рода *Macrostemum* (Hydropsychidae: Macronematinae). Эти сенсорные поля присутствуют в основном на первых двух флагелломерах и наиболее развиты на первом сегменте флагеллума (от 764 изогнутых трихоидных сенсилл у *M. fenestratum* до 1226 у *M. midas*). У *M. fenestratum* сенсорные поля второго и третьего флагелломеров разделены на 4 группы изогнутых трихоидных сенсилл (Рис. 11: G). Сенсорные поля *M. radiatum* и *M. midas* сохраняются на дистальных частях второго, третьего и четвёртого сегментов флагеллума (Рис. 11: F). После четвёртого флагелломера сенсорные поля резко редуцируются до одиночных изогнутых трихоидных сенсилл.

Поперечно разделённые сенсорные поля (Рис. 9: F; Рис. 11: H) (большее по площади дистальное и меньшее проксимальное) характерны для *L. viridianum*

(Hydropsychidae: Macronematinae). Количество изогнутых трихоидных сенсилл в сенсорных полях у этого вида максимально на первом флагелломере (257 сенсилл) и резко снижается на более дистальных сегментах. Проксимально расположенное сенсорное поле полностью редуцируется, начиная с 5 сегмента. Субапикальные сегменты антенны имеют не более 4 изогнутых трихоидных сенсилл, расположенных дистально.

Сенсорные поля отсутствуют у девяти изученных видов. Изогнутые трихоидные сенсиллы многочисленны (Таблица 8) и демонстрируют неспецифическое распределение по всей поверхности сегмента у некоторых Polycentropodidae (*Pl. conspersa*, *C. fennicus*, *P. taleban*), а также у *D. indica*, *H. sachalinica* (Dipseudopsidae) и *T. waeneri* (Psychomyiidae) (Рис. 10: В–Е). Количество изогнутых трихоидных сенсилл на сегмент при таком типе распределения варьирует от 135 (*P. taleban*) до 207 (*Pl. conspersa*) у Polycentropodidae; у *T. waeneri* максимальное количество изогнутых трихоидных сенсилл на сегмент составляет 110; у *D. indica* – 220; у *H. sachalinica* – 312. Количество изогнутых трихоидных сенсилл на антеннах *Pl. conspersa*, *C. fennicus*, *P. taleban*, *H. sachalinica* и *D. indica* убывает очень медленно, и дистальные сегменты флагеллума несут большое количество этих сенсилл (Рис. 8: В). При этом для *D. indica* характерно наличие двух типов изогнутых трихоидных сенсилл: более короткие многочисленны и равномерно распределены по вентролатеральной стороне сегментов, а более длинные одиночные и находятся у дистального края сегмента. У *T. waeneri* количество изогнутых трихоидных сенсилл резко снижается после 24-го флагелломера, а на более дистальных сегментах эти сенсиллы отсутствуют. Для трёх изученных видов (*A. evanescens*, *X. mnesteus* и *P. proxima*) характерно низкое количество изогнутых трихоидных сенсилл, не собранных в сенсорные поля (Таблица 8; Рис. 10: F). Изогнутые трихоидные сенсиллы у *A. evanescens* есть только на первом флагелломере, где они расположены вокруг двух больших групп ушковидных псевдоплакоидных сенсилл. У *X. mnesteus* одиночные изогнутые трихоидные сенсиллы (не более 9 на сегмент) распределены случайным образом по вентролатеральной стороне флагелломеров. Антенны *P. proxima* несут изогнутые трихоидные сенсиллы двух типов (не более 4 сенсилл на сегмент), которые расположены у дистального края сегментов.

Таблица 8. Количество изогнутых трихоидных сенсилл у изученных видов.

Зелёный – Hydropsychidae; оранжевый – Polycentropodidae; синий – Psychomyiidae; голубой – Xiphocentronidae; красный – Dipseudopsidae; фиолетовый – Pseudoneureclipsidae; жёлтый – Stenopsychidae.

Подсемейства Hydropsychidae: 1 – Arctopsychinae; 2 – Hydropsychinae; 3 – Diplectroninae; 4 – Smicrideinae; 5 – Macronematinae.

Виды		Максимальное количество cts на сегмент	Номер флагелломера с максимальным количеством cts
1	<i>Arctopsyche palpata</i> Martynov, 1934	61	7
	<i>Parapsyche apicalis</i> (Banks, 1908)	48	8
2	<i>Cheumatopsyche comorina</i> Navas, 1931	150	1
	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	80	1
	<i>Hydropsyche newae</i> Kolenati, 1858	68	3
	<i>Hydropsyche orientalis</i> Martynov, 1934	27	3
	<i>Hydroneura persica</i> Martynov, 1914	22	2 и 3
3	<i>Diplectrona hermione</i> Malicky, Chantaramongkol, 2002	329	3
	<i>Diplectrona gombak</i> Olah, 1993	230	4
	<i>Diplectrona dulitensis</i> Kimmins, 1955	199	4
	<i>Diplectrona robusta</i> Martynov, 1934	189	1
4	<i>Smicridea murina</i> McLachlan, 1871	116	1
5	<i>Macrostemum midas</i> Malicky, Chantaramongkol, 1998	1226	1
	<i>Macrostemum radiatum</i> (McLachlan, 1872)	866	1
	<i>Macrostemum fenestratum</i> (Albarda, 1881)	764	1
	<i>Leptonema viridianum</i> Navas, 1916	257	1
	<i>Centromacronema</i> sp.	203	6
	<i>Amphipsyche gratiosa</i> Navas, 1922	53	1
	<i>Aethaloptera evanescens</i> (McLachlan, 1880)	36	1
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)		207	10
<i>Cyrnus fennicus</i> Klingstedt, 1937		176	11
<i>Pahamunaya taleban</i> Malicky, Chantaramongkol, 1993		135	6
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)		100	1

<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	30	6
<i>Tinodes waeneri</i> (Linnaeus, 1758)	110	6
<i>Psychomyia flavida</i> Hagen, 1861	51	1
<i>Tinodes turanicus</i> Martynov, 1927	48	1
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	38	2
<i>Psychomyia minima</i> (Martynov, 1910)	32	1
<i>Xiphocentron mnesteus</i> Schmid, 1982	9	6
<i>Hyalopsyche sachalinica</i> Martynov, 1910	312	9
<i>Dipseudopsis indica</i> McLachlan, 1875	220	20
<i>Pseudoneureclipsis proxima</i> Martynov, 1934	4	7
<i>Stenopsyche marmorata</i> McLachlan, 1866	82	6

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Значительное разнообразие типов сенсилл в пределах изученного подотряда в основном определяется модификациями грибовидных псевдоплакоидных сенсилл, которые преобразованы в ушковидные, гребневидные и Т-образные псевдоплакоидные сенсиллы. При этом разнообразие сенсилл неравномерно в различных группах: у Hydropsychidae встречается четыре типа псевдоплакоидных сенсилл (грибовидные, ушковидные, гребневидные и Т-образные), у Polycentropodidae и Pseudoneureclipsidae – два типа (грибовидные и ушковидные), у остальных семейств найдены только грибовидные псевдоплакоидные сенсиллы. В свою очередь, в семействе Hydropsychidae модификации псевдоплакоидных сенсилл в основном характерны для подсемейства Macronematinae.

Сенсорные поля в пределах подотряда сильно различаются по количеству изогнутых трихонидных сенсилл (от 22 у *H. persica* до 1226 у *M. midas*) и форме. Сенсорные поля всегда расположены на вентролатеральной стороне сегментов. Это может быть связано с тем, что ручейники летают с поднятыми антеннами, и потоки воздуха при полёте обдувают антенны именно с вентролатеральной стороны (Ivanov & Melnitsky, 2011). Количество изогнутых трихонидных сенсилл всегда убывает по направлению к вершине антенны. Возможно, это объясняется тем, что дистальные части антенны сильнее базальных подвержены инерции и действию силы тяжести, поэтому сенсиллы, расположенные на базальных флагелломерах, могут давать более точную информацию для ориентации в пространстве (Ivanov & Melnitsky, 2011). Другой причиной убывания

количества сенсилл к концу антенны может быть затруднённый доступ гемолимфы к дистальным сегментам и худшее снабжение питательными веществами.

В пределах семейства Hydropsychidae сенсорные поля очень разнообразны по количественному распределению изогнутых трихоидных сенсилл и по форме. В различных подсемействах наблюдаются как случаи увеличения сенсорных полей (Diplelectroninae и Smicrideinae), так и случаи их редукции (Macronematinae).

Для Arctopsychinae характерно наличие двух небольших сенсорных полей на дистальной части сегмента; наибольшее количество изогнутых трихоидных сенсилл наблюдается на 6 – 10 флагелломерах. Похожий паттерн был ранее найден у представителей рода *Philopotamus* (Melnitsky et al., 2018) из семейства Philopotamidae, которое считается базальным семейством в пределах подотряда Annulipalpia. Такой паттерн модифицирован в подсемействах Diplelectroninae и Smicrideinae, которые демонстрируют тенденцию к увеличению размеров сенсорных полей: они занимают всю вентролатеральную сторону сегментов. Похожее распределение изогнутых трихоидных сенсилл ранее было найдено у некоторых Lepidoptera, например, у Noctuidae (Liu, 1984; Seada, 2015), Tortricidae (Razowski, 2004) и Crambidae (Li, 2018).

У представителей подсемейства Hydropsychinae обнаружено большое разнообразие формы сенсорных полей. У некоторых видов из этого подсемейства форма сенсорных полей сходна с Arctopsychinae (*H. newae* и *H. persica*), но наибольшее количество сенсилл в сенсорных полях наблюдается на 1–5 флагелломерах. Этот паттерн видоизменён у некоторых (*H. orientalis* и *H. pellucidula*) представителей подсемейства: на дистальной части сегмента присутствует одно U-образное сенсорное поле, предположительно образовавшееся путём слияния двух сенсорных полей.

Для большинства Macronematinae характерна редукция сенсорных полей: базальные сегменты флагеллума несут большое количество изогнутых трихоидных сенсилл, а на 6 – 10 сегментах происходит резкое снижение их числа (обычно не более 4 сенсилл на сегмент). Похожий случай редукции сенсорных полей найден у Leptoceridae (Tozer, 1982), которые имеют такие же длинные и тонкие антенны, как Macronematinae. Редукция сенсорных полей также обнаружена у двух эндемичных триб семейства Apataniidae: для них характерно низкое число изогнутых трихоидных сенсилл на всех сегментах антенны (Valuyskiy et al., 2020b). Наряду с редукцией сенсорных полей у Macronematinae происходит увеличение разнообразия их формы на базальных сегментах.

В пределах семейства Polycentropodidae было найден один паттерн сенсорных полей: парные сенсорные поля на дистальной части сегмента; количество изогнутых трихоидных сенсилл максимально на 1–5 флагелломерах и медленно убывает к концу

антенны (*N. bimaculata* и *P. flavomaculatus*). Похожая форма сенсорных полей встречается в разных группах Annulipalpia: Arctopsychninae, некоторые Hydropsychinae и некоторые Philopotamidae (Melnitsky et al., 2018). У части представителей семейства (*Pl. conspersa*, *C. fennicus* и *P. taleban*) сенсорных полей нет, а флагелломеры несут большое количество неспецифически распределённых изогнутых трихоидных сенсилл. Такой же способ распределения этих сенсилл найден у *T. waeneri* (Psychomyiidae), *H. sachalinica*, *D. indica* (Dipseudopsidae), а также у видов рода *Ecnomus* из семейства Ecnomidae (Valuyskiy et al., 2017).

У большинства Psychomyiidae (кроме *T. waeneri*) наблюдается одинаковый паттерн сенсорных полей, что, вероятно, говорит о низкой скорости эволюции сенсорной поверхности антенн в пределах семейства. У данных видов сенсорные поля тянутся от проксимального к дистальному краю сегмента, эти поля относительно узкие и не покрывают всю вентролатеральную сторону сегмента; максимальное количество изогнутых трихоидных сенсилл достигается на 1–5 флагелломерах и может убывать либо более-менее плавно, либо резко на 6–10 сегментах флагеллума. Паттерн распределения изогнутых трихоидных сенсилл претерпевает модификацию у *T. waeneri*: сенсорные поля отсутствуют, а изогнутые трихоидные сенсиллы имеют неспецифическое распределение; их количество максимально на 6 – 10 флагелломерах.

Несмотря на то, что семейство Xiphocentronidae является сестринской группой Psychomyiidae (Holzenthall et al., 2007), распределение изогнутых трихоидных сенсилл у *X. mnesteus* сильно отличается от представителей семейства Psychomyiidae. У этого вида сенсорные поля отсутствуют, а сегменты несут одиночные изогнутые трихоидные сенсиллы. Похожий случай редукции сенсорных полей до одиночных изогнутых трихоидных сенсилл найден у *P. proxima* (Pseudoneureclipsidae) и *Chimarrhodella* sp. (Philopotamidae) (Melnitsky et al., 2018). Сенсорные поля также отсутствуют у видов рода *Ecnomus* (Ecnomidae): антенны этих видов несут большое количество неспецифически распределённых изогнутых трихоидных сенсилл (Valuyskiy et al., 2017).

У *S. marmorata* из семейства Stenopsychnidae сенсорные поля тянутся от проксимального края сегмента к дистальному, что отличается от представителей сестринской группы Philopotamidae (Holzenthall et al., 2007), флагелломеры которых несут одно или два сенсорных поля на дистальной части сегмента (Melnitsky et al., 2018). Количественное распределение изогнутых трихоидных сенсилл у *S. marmorata* сходно с Philopotamidae: 6–10 флагелломеры несут наибольшее количество этих сенсилл.

Таким образом, у Annulipalpia найдено семь вариантов формы сенсорных полей, три из которых не встречаются у Integripalpia (парные сенсорные поля на дистальной

части сегмента, U-образные сенсорные поля и вытянутые вдоль сегмента парные сенсорные поля). Исследованные семейства *Integrilipia* имеют пять вариантов сенсорных полей, но многие семейства этого подотряда до сих пор не изучены.

Можно заключить, что сенсорные поля эволюционируют неравномерно в пределах подотряда, а темпы их эволюции наиболее быстры в семействе *Hydropsychidae*, где было обнаружено 5 типов формы сенсорных полей (Рис. 12). В пределах этого семейства разнообразие сенсорных полей также неравномерно и наиболее велико в подсемействах *Macronematinae* и *Hydropsychinae*. Наряду с большим количеством вариантов формы сенсорных полей в семействе *Hydropsychidae* наблюдается и высокое структурное разнообразие сенсилл. Резкое возрастание разнообразия сенсорных полей в отдельных группах подотряда может иметь функциональное значение. Было показано, что количество сенсилл в сенсорных полях может быть адаптацией к климатическим условиям (Valuyskiy et al., 2019). Возможно, количество изогнутых трихоидных сенсилл и форма сенсорных полей также могут зависеть от особенностей поведения или количества половых феромонов.

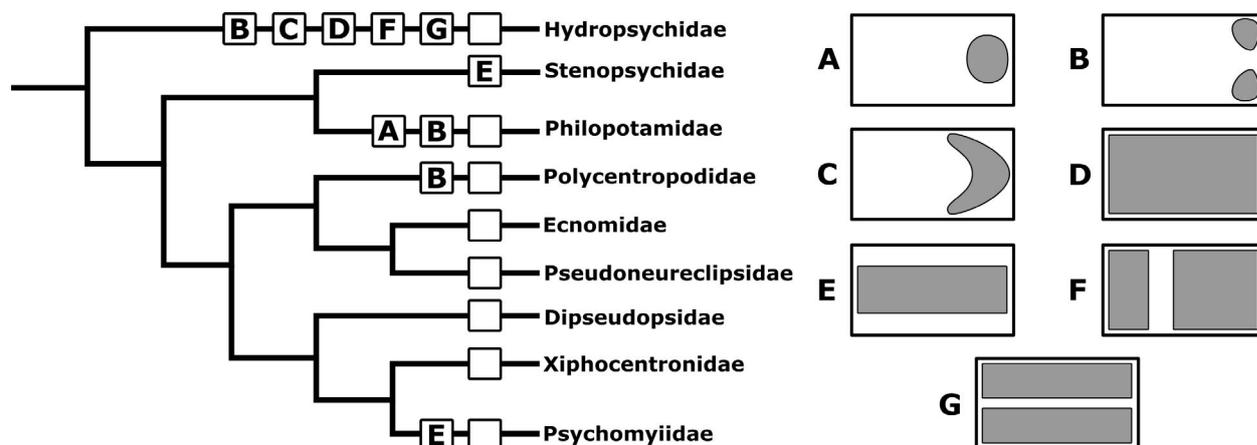


Рисунок 12. Распределение типов сенсорных полей на филогенетической схеме подотряда *Annulipalpia*.

Пустые квадраты обозначают отсутствие сенсорных полей у некоторых или у всех изученных представителей.

Филогенетическая схема из статей Kjer et al., 2016 и Thomas et al., 2020.

ВЫВОДЫ

- 1) У *Annulipalpia* найдено 11 структурных типов сенсилл. Наибольшее разнообразие типов сенсилл обнаружено у *Hydropsychidae* (11 типов сенсилл, три из них уникальны для этого семейства). Другие изученные семейства имеют не более 8 типов сенсилл.
- 2) Базальные сегменты антенн *Annulipalpia* имеют больше сенсилл в сенсорных полях, чем дистальные.
- 3) Сенсорные поля *Annulipalpia* имеют семь основных вариантов формы: сенсорные поля, покрывающие всю вентролатеральную сторону сегмента; суженные сенсорные поля, тянущиеся от проксимального края сегмента к дистальному; одно сенсорное поле на дистальной части сегмента; парные сенсорные поля на дистальной части сегмента; U-образные сенсорные поля на дистальной части сегмента; парные сенсорные поля, расположенные параллельно продольной оси сегмента; поперечно разделённые сенсорные поля.
- 4) Наибольшее разнообразие в расположении сенсорных полей найдено у *Hydropsychidae* (пять типов сенсорных полей), у других семейств подотряда разнообразие сенсорных полей низкое (не более двух типов сенсорных полей в каждом семействе).
- 5) У многих представителей подотряда сенсорные поля отсутствуют, но изогнутые трихоидные сенсиллы всегда имеются. Виды, не имеющие сенсорных полей, найдены во всех изученных семействах, кроме *Stenopsychidae*.
- 6) Отдельные признаки сенсорных полей (форма сенсорных полей, количество сенсилл в них) в дальнейшем можно будет использовать для филогенетических и сравнительно-морфологических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность В. Д. Иванову и М. Ю. Валуйскому за помощь на всех этапах работы, а также В. Д. Иванову, С. И. Мельницкому, Н. Ю. Клюге и И. А. Махову за предоставленный материал. Работа выполнена в рамках проекта № 109-16530 Ресурсного центра СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Елизаров, Ю. А. Хеморецепция насекомых / Ю. А. Елизаров. — Москва: Изд-во МГУ, 1978.
- 2) Иванов, В. П. Органы чувств насекомых и других членистоногих / В. П. Иванов. — Москва: Наука, 2000.
- 3) Иванов, В. П. Исследование в растровом электронном микроскопе сенсорных органов на антеннах слепней *Hybomitra bimaculata* и *Tabanus bovinus* (Diptera: Tabanidae) / В. П. Иванов // Паразитология. — 2007. — Т. 41. — С. 5.
- 4) Леванидова, И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР / И. М. Леванидова. — Ленинград: Наука, 1982.
- 5) Тыщенко, В. П. Физиология насекомых / В. П. Тыщенко. — Москва: Высш. шк., 1986.
- 6) Altner, H. Insect sensillum specificity and structure: An approach to a new typology / H. Altner // Olfaction and Taste, VI — Paris: J. Le Magnen and P. Macleod (eds.), 1977.
- 7) Boudreaux, H. B. Arthropod Phylogeny with Special Reference to Insects / H. B. Boudreaux. — New York : Wiley, 1979.
- 8) Chapman, R. F. The insects. Structure and function / R. F. Chapman. — London: Hodder and Stoughton, 1969.
- 9) Dethier, V. G. The Physiology of Insect Senses. Methuen's monographs on biological subjects / V. G. Dethier. — New York: John Wiley & Sons Inc., 1963.
- 10) Fischer, F. C. J. Hydropsychidae, Arctopsychidae. Trichopteroorum Catalogus 4 / F. C. J. Fischer. — Amsterdam: Nederlandsche Entomologische Vereeniging, 1963.
- 11) Frania, H.E. Analysis of morphological and behavioural evidence for the phylogeny and higher classification of Trichoptera (Insecta) / H.E. Frania, G.B. Wiggins // Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum — 1997. — Vol. 160. — P. 1-67.
- 12) Graber, V. Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. / V. Graber // Archiv. mikr. Anat. — 1882. — Vol. 20. — P. 506-640.

- 13) Hennig, W. *Insect Phylogeny* / W. Hennig. — New York : Wiley. — 1981.
- 14) Hicks, J. B. On a new organ in insects / J. B. Hicks // London: Journ. Proc. Linn. Soc. — 1857. — Vol. 1. — P. 136-140.
- 15) Holzenthal, R. W. An update on the phylogeny of caddisflies (Trichoptera) / R.W. Holzenthal, R.J. Blahnik, K.M. Kjer, A.P. Prather // Proceedings of the 12th International Symposium on Trichoptera. The Caddis Press, Columbus, Ohio. — 2007. — P. 143-153.
- 16) Ivanov, V. D. Principles of sexual communication in caddisflies (Insecta, Trichoptera) / V. D. Ivanov // Sensory systems of arthropods. — 1993. — P. 609-626.
- 17) Ivanov, V. D. Rhyacophiloidea: a paraphyletic taxon / V. D. Ivanov // Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio. — 1997.
- 18) Ivanov, V. D., Melnitsky, S. I. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera) / V. D. Ivanov, S. I. Melnitsky // Zoosymposia. — 2011. — Vol. 5. — №. 1. — P. 210-234.
- 19) Ivanov, V. D., Melnitsky, S. I. Diversity of the olfactory sensilla in caddisflies (Trichoptera) / V. D. Ivanov, S. I. Melnitsky // Zoosymposia. — 2016. — Vol. 10. — №. 1. — P. 224-233.
- 20) Kjaerandsen, J. *Wlitrichia introperlica* new genus, new species, and *Cyclopsiella anderseni* new genus, new species, two new monobasic genera of microcaddisflies from Ghana (Trichoptera: Hydroptilidae: Hydroptilini) / J. Kjaerandsen // Proc. 8th Int. Symp. Trichoptera, ed. RW Holzenthal, OS Flint Jr. Columbus, OH. — 1996.
- 21) Kjer, K. M. Phylogeny of Trichoptera (caddisflies): characterization of signal and noise within multiple datasets / K. M. Kjer, R. J. Blahnik, R. W. Holzenthal // Systematic Biology. — 2001. — Vol. 50. — №. 6. — P. 781-816.
- 22) Kjer, K. M. Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera) / K. M. Kjer, R. J. Blahnik, R. W. Holzenthal // Zoologica Scripta. — 2002. — Vol. 31. — №. 1. — P. 83-91.
- 23) Kjer, K. M. Progress on the phylogeny of caddisflies (Trichoptera) / K.M. Kjer, J. Thomas, X. Zhou, P.B. Frandsen, E. Scott, R.W. Holzenthal // Zoosymposia. — 2016. — Vol. 10. — №. 1. — P. 248-256.

- 24) Kristensen, N. P. The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts / N. P. Kristensen // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 1975. – Vol. 13. – №. 1. – P. 1-44.
- 25) Kristensen, N. P. Phylogeny of insect orders / N. P. Kristensen // *Annual review of entomology*. – 1981. – Vol. 26. – №. 1. – P. 135-157.
- 26) Kristensen, N. P. Phylogeny of extant hexapods / N. P. Kristensen // *The insects of Australia*. – 1991. – Vol. 2. – P. 125-140.
- 27) Li, Y. Ultrastructure of antennal sensilla of three fruit borers (Lepidoptera: Crambidae or Tortricidae) / Y. Li, F. Liu, X. Du, Z. Li, J. Wu // *PloS one*. – 2018. – Vol. 13. – №. 10.
- 28) Liu, H. J. Sensilla on the antennal flagellum of the bertha armyworm moth, *Mamestra configurata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae): a scanning electron microscope study / H. J. Liu, T. P. Liu // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1984. – Vol. 77. – №. 3. – P. 236-245.
- 29) Liu, H. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Isoceras sibirica* Alpheraky (Lepidoptera, Cossidae) / H. Liu, Z. Liu, X. Jing, M. Yang, J. Liu, J. Zhang // *Annales de la Société entomologique de France (NS)*. – Taylor & Francis, 2014. – Vol. 50. – №. 3-4. – P. 350-357.
- 30) Lowne, B. T. The Anatomy, Physiology, Morphology, and Development of the Blow-fly (*Calliphora erythrocephala*) / B. T. Lowne — London: R. H. Porter, 1890-1892.
- 31) Melnitsky, S. I. Structure and localization of sensilla on antennae of caddisflies (Insecta: Trichoptera) / S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. – 2011. – Vol. 47. – №. 6. – P. 593-602.
- 32) Melnitsky, S. I. Structure of the antennal olfactory sensilla in the genus *Molanna* (Trichoptera: Molannidae) / S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // *Zoosymposia*. – 2016. – №. 10. – P. 292-300.
- 33) Melnitsky, S. I. Comparison of sensory structures on the antenna of different species of *Philopotamidae* (Insecta: Trichoptera) / S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov, M. Yu. Valuyskiy, L.V. Zueva, M. I. Zhukovskaya // *Arthropod structure & development*. – 2018. – Vol. 47. – №. 1. – P. 45-55.

- 34) Pashley, D. P. Systematics of holometabolous insect orders based on 18S ribosomal RNA / D. P. Pashley, B. A. McPherson, E. A. Zimmer // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1993. – Vol. 2. – №. 2. – P. 132-142.
- 35) Prather, A. L. Phylogenetic analyses of Leptoceroidea and Calamoceratidae, and revisions of the Neotropical genera Banyallarga and Phylloicus (Insecta: Trichoptera). / A. L. Prather – University of Minnesota, 2002.
- 36) Pringle J. W. S. Proprioception in insects: II. The action of the campaniform sensilla on the legs / J. W. S. Pringle // *Journal of Experimental Biology*. – 1938. – Vol. 15. – №. 1. – P. 114-131.
- 37) Pringle, J. W. S. Proprioception in insects: III. The function of the hair sensilla at the joints / J. W. S. Pringle // *Journal of Experimental Biology*. — 1938. — Vol. 15. — P. 467-473.
- 38) Razowski, J., Wojtusiak J. Some data on sensilla and sculpture of antenna in adult Tortricidae (Insecta: Lepidoptera) / J. Razowski, J. Wojtusiak // *Genus*. – 2004. – Vol. 15. – №. 2. – P. 257-266.
- 39) Ross, H. H. The evolution and past dispersal of the Trichoptera / H. H. Ross // *Annual review of entomology*. – 1967. – Vol. 12. – №. 1. – P. 169-206.
- 40) Schmid, F. La famille des Arctopsychides (Trichoptera). / F. Schmid // *Société entomologique du Québec*. – 1968. – Vol. 1. – P. 1-84.
- 41) Seada, M. A. Antennal morphology and sensillum distribution of female cotton leaf worm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) / M. A. Seada // *The Journal of Basic & Applied Zoology*. – 2015. – Vol. 68. – P. 10-18.
- 42) von Siebold, C. T. Über das stimm- und gehörorgan der orthopteren / C. T. von Siebold // *Arch. für Naturgesch.* – 1844. – Vol. 10. – P. 52-81.
- 43) Slifer, E. H. The structure of arthropod chemoreceptors / E. H. Slifer // *Annual review of entomology*. – 1970. – Vol. 15. – №. 1. – P. 121-142.
- 44) Snodgrass, R. E. The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system / R. E. Snodgrass // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. – 1926.

- 45) Steinbrecht, R. A. Chemo-, hygro- and thermoreceptors. / R. A. Steinbrecht // Invertebrates. Biology of the Integument. (Eds AG Bereiter-Hahn, AG Matoltsy and KS Richards.) – 1984. – Vol. 1. – P. 523-553.
- 46) Thomas, J. A. A multigene phylogeny and timeline for Trichoptera (Insecta) / J.A. Thomas, P.B. Frandsen, E. Prendini, X. Zhou, R.W. Holzenthal // Systematic Entomology. – 2020. – Vol. 45. – №. 3. – P. 670-686.
- 47) Tozer, W. External antennal morphology of the adult and larva of *Nectopsyche albida* (Walker) (Trichoptera: Leptoceridae) / W. Tozer // Freshwater Invertebrate Biology. – 1982. – Vol. 1. – №. 1. – P. 35-43.
- 48) Valuyskiy, M. Y. Structure of antennal sensilla in the caddisfly genus *Rhyacophila pictet* (Trichoptera, Rhyacophilidae) / M. Y. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // Entomological Review. – 2017. – Vol. 97. – №. 6. – P. 703-722.
- 49) Valuyskiy, M. Y. Comparative Analysis of Antennal Surfaces in Adult Caddisflies of the Genus *Ecnomus* McLachlan (Trichoptera, Ecnomidae) / M. Y. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99. – №. 3. – P. 302-309.
- 50) Valuyskiy, M. Y. Diversity and distribution of antennal sensilla in Glossosomatidae in comparison with other basal families of caddisflies (Insecta: Trichoptera) / M. Y. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // Zoosymposia. – 2020. – Vol. 18. – №. 1. – P. 179-190.
- 51) Valuyskiy, M. Y. Structure and Evolution of the Antennal Sensory Surface in Endemic Caddisfly Tribes Baicalinini and Thamastini (Trichoptera: Apataniidae) from Lake Baikal / M. Y. Valuyskiy, S. I. Melnitsky, V. D. Ivanov // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. – 2020. – Vol. 56. – №. 4. – P. 318-332.
- 52) Venkatesh, S. Sensilla on the third antennal segment of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae) / S. Venkatesh, R. N. Singh // International Journal of Insect Morphology and Embryology. – 1984. – Vol. 13. – №. 1. – P. 51-63.
- 53) Weaver, J. S. III The evolution and classification of Trichoptera, with a revision of the Lepidostomatidae and a North American synopsis of this family. / J. S. Weaver III – 1983.

- 54) Weaver, J. S. III The evolution and classification of Trichoptera. Part I: the groundplan of Trichoptera / J. S. Weaver III // Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk, The Hague. – 1984. – P. 413-419.
- 55) Weaver, J. S. III Further remarks on the evolution of Trichoptera: a reply to Wiggins / J. S. Weaver III // Cladistics. – 1992. – Vol. 8. – №. 2. – P. 187-190.
- 56) Wells, A. Comparative studies of antennal features of adult Hydroptilidae (Trichoptera) / A. Wells // Series entomologica. – 1984.
- 57) Wigglesworth, V. B. Sense organs: mechanical and chemical senses / V. B. Wigglesworth // The principles of insect physiology. – Springer, Dordrecht – 1972. – P. 256-309.