

УДК 595.7-148 : 595.762

© М. А. Алексеев, Е. Е. Синицына и С. Ю. Чайка

ПАЛЬЦЕВИДНЫЕ СЕНСИЛЛЫ ЖУКОВ (COLEOPTERA)

[M. A. ALEKSSEV, E. E. SINITSYNA a. S. Yu. CHAIKA. THE DIGITIFORM SENSILLA IN BEETLES (COLEOPTERA)]

Первые сведения о пальцевидных сенсиллах были приведены в статье Захарука, в которой рассмотрены сенсорные органы личинок щелкунов (Zacharuk, 1962). В этой работе пальцевидные сенсиллы, обнаруженные на нижнечелюстных и нижнегубных щупиках, названы сколопоидами. Каждая из 6 сенсилл, расположенных на латеральной стороне дистальных члеников щупиков, иннервируется 1 биполярным нейроном. Позже эти сенсиллы уже под названием пальцевидных неоднократно упоминались в работах по морфологии личинок жуков (Hallberg, 1982; Chan et al., 1988; Baker, Ellsbury, 1989; Chen et al., 1992; Чайка, Томкович, 1997; Томкович, Чайка, 2001; Синицына, Чайка, 2003). Ультраструктура пальцевидных сенсилл была изучена у личинок жуков *Ctenicera destructor* (Zacharuk et al., 1977), *Agabus bipustulatus*, *Hydrobius fuscipes* (Guse, Honomichl, 1980), *Tenebrio molitor* и *Dermestes maculatus* (Honomichl, Guse, 1981). Показано также, что число пальцевидных сенсилл значительно увеличивается после метаморфоза и у имаго совокупность этих сенсилл можно рассматривать как сенсорный орган.

Электрическая активность, регистрируемая от рецепторных клеток пальцевидных сенсилл личинок жуков в ответ на механическое воздействие, позволила сделать вывод о восприятии ими вибрационных сигналов (Zacharuk et al., 1977). В других работах указывается на возможное восприятие рецепторными клетками пальцевидных сенсилл изменений температуры и влажности (Guse, Honomichl, 1980), а также CO₂ (Doane, Klingler, 1978). К настоящему времени сложилось представление о пальцевидных сенсиллах как о широко распространенных сенсорных структурах, которые можно обнаружить не только у личинок и имаго жуков, но и у некоторых видов личинок перепончатокрылых (Синицына и др., 2003) и гусениц чешуекрылых (Albert, 1980; Devitt, Smith, 1982; Grimes, Neunzig, 1986a, 1986b). Целью настоящей работы было изучение в сравнительном плане этих необычных сенсорных органов у жуков, различающихся средой обитания и типом питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для морфологического изучения служили личинки (Л) 50 видов и имаго (И) 21 вида жуков из 21 семейства: Carabidae — *Carabus cancellatus* Ill. (Л), *Pelophila borealis* Pk. (Л), *Loricera pilicornis* F. (Л), *Scarites terricola* Bon. (Л), *Clivina fossor* L. (Л), *Epaphius secalis* Pk. (Л), *Pterostichus melanarius* Ill. (Л), *Agonotum (Platynus) assimile* Pk. (Л), *Curtonotus auli-*

cus Pz. (JI), *Chlsenius vestitus* Pk. (JI), *Harpalus rubripes* Duft. (JI, И); Dytiscidae — *Hyphydrus ovatus* L. (JI), *Rhantus* sp. (JI), *Acilius sulcatus* L. (JI), *Dytiscus marginalis* L. (JI, И), *Platambus maculatus* L. (JI); Hydrophilidae — *Hydrobius fuscipes* L. (JI, И), *Enochrus* sp. (JI), *Sphaeridium scarabaeoides* L. (JI, И), *S. bipustulatum* F. (JI); Histeridae — *Hister* sp. (И); Silphidae — *Necrophorus* sp. (JI, И), *Oiceoptoma thoracica* L. (JI, И); Staphylinidae — *Quedius* sp. (JI), *Creophilus maxillosus* L. (И); Scarabaeidae — *Aphodius* sp. (JI), *Oryctes nasicornis* L. (JI, И), *Melolontha hyppocastani* L. (JI, И), *Phyllopertha horticola* L. (JI), *Cetonia aurata* L. (JI, И), *Geotrupes stercorarius* L. (И); Elateridae — *Selatossomus nigricornis* Pz. (JI), *Elater balteatus* L. (JI), *Melanotus rufipes* Hbst. (JI); Lyctidae — *Ligistoperus sanguineus* L. (JI); Cantharidae — *Cantharis fusca* L. (JI, И), *C. rustica* Fall. (JI), *C. obscura* L. (JI), *Rhagonicha fulva* Scop. (И); Cleridae — *Trichodes apiarius* L. (И); Anobiidae — *Dorcatoma* sp. (JI), *Lasioderma serricorne* F. (JI), *Stegobium paniceum* L. (JI), *Cacotemnus (Anobium) rufipes* L. (JI); Byturidae — *Byturus tomentosus* F. (JI); Coccinellidae — *Platynaspis luteorubra* Gz. (JI), *Propylaea quatuordecimpunctata* L. (JI); Cisidae — *Cis boleti* Scop. (JI), *C. jacquemarti* Mel. (JI); Alleculidae — *Isomira murina* L. (JI); Tenebrionidae — *Tribolium confusum* Duv. (JI, И), *Tenebrio molitor* L. (JI, И), *Zophobas rugipes* Kirsch (JI, И); Cerambycidae — *Rhagium* sp. (JI), *Spondylis buprestoides* L. (JI), *Callidium violaceum* L. (JI), *Leptura rubra* L. (И), *Strangalina arcuata* Pz. (И); Chrysomelidae — *Galerucella viburni* Pk. (JI), *G. nymphaeae* L. (JI), *Cassida viridis* L. (JI), *C. vibex* L. (JI), *C. rubiginosa* Mull. (JI), *C. sanguinosa* Sffr. (JI), *Leptinotarsa decemlineata* Say. (И); Attelabidae — *Byctiscus betulae* L. (JI); Ipididae — *Ips* sp. (JI).

Фиксированный в спирте материал обезвоживали в 100%-ном спирте и ацетоне, высушивали в потоке воздуха или методом «критической точки» с использованием ацетона. Придатки головы монтировали на специальном столике, соблюдая определенную ориентацию для лучшего обзора интересующей области. Просмотр препаратов проводили с помощью растрового электронного микроскопа Hitachi S-405A с регистрацией на фотопленку или в цифровом формате. Изучение ультраструктуры пальцевидных сенсилл проведено у *Zophobas rugipes*. Насекомых фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.3), затем в 2%-ном растворе четырехоксида осмия на том же буфере. Контрастирование производили в насыщенном растворе уранилацетата в 70%-ном этаноле. После последовательного обезвоживания в спиртах и ацетоне материал заливали в смесь смол эпон. Ультратонкие срезы окрашивали цитратом свинца по методу Рейнольдса. Просмотр и фотографирование срезов проводили на трансмиссионном микроскопе JEM—100B.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пальцевидные сенсиллы являются хорошо заметными морфологическими структурами, расположенными на апикальном членике нижнечелюстных, а у некоторых видов и нижнегубных щупиков у широкого круга личинок и имаго жуков из разных семейств. Несмотря на простоту их внешней организации (волосковидная сенсилла в среднем 15—25 мкм длиной погружена в стенку сегмента щупика), наблюдается значительное разнообразие у разных видов степени погруженности сенсилл в кутикулу придатка, размещения сенсилл на членике, их числа и размеров. Пальцевидные сенсиллы крайне редко отсутствуют у личинок и имаго жуков. У некоторых видов, например сем. Dytiscidae, наблюдается размещение на месте, обычно занимаемом пальцевидными сенсиллами, лентовидных сенсилл либо смещение пальцевидных сенсилл на субапикальный членик щупика.

СЕНСИЛЛЫ ЛИЧИНОК

Диапазон изменчивости пальцевидных сенсилл довольно широкий даже в пределах одного семейства, что может быть продемонстрировано на личинках жукелиц (Carabidae). У личинок этого семейства, которые за редким исключением являются подвижными хищниками, имеется от 3—4 до 30 пальцевидных сенсилл. Только у видов рода *Carabus* они диффузно распределены на вентролатеральной поверхности дистальной половины чле-

ника обоих щупиков (рис. 1, А, см. вкл. рис. 1—4). У всех личинок других изученных видов жужелиц пальцевидные сенсиллы (чаще в количестве 3—4) расположены параллельно друг другу, образуя четкий ряд (рис. 1, В—Д). Если их число достаточно велико, как у *Chlaenius vestitus* (рис. 1, Е) или *Clivina fossor* (рис. 1, Ж), то они образуют компактную группу сенсилл, ориентированную по продольной оси членика щупика.

Пальцевидные сенсиллы могут находиться на дистальной (рис. 2, В, Д), медиальной (рис. 1, Г) или базальной (рис. 1, Е, Ж) частях дистального членика щупика личинок, при этом не выявлено какой-либо корреляции между расположением сенсилл на щупике и положением вида в системе конкретного семейства (табл. 1). Следует отметить, что пальцевидные сенсиллы на нижнечелюстных щупиках, как правило, занимают дистальную или медиальную область, но всегда расположены ниже ряда кнопоквидных сенсилл. На лабиальных щупиках пальцевидные сенсиллы располагаются проксимальнее сенсилл других типов, если таковые имеются. Размеры сенсилл одинаковые у одного вида, а у разных видов изученных семейств они варьируют от 3 до 58 мкм (табл. 1).

У личинок *Carabus cancellatus* пальцевидные сенсиллы лежат наиболее открыто на поверхности щупика и окружены незамкнутой валиком кутикулы (рис. 1, Б). На вершине сенсиллы иногда заметна субапикальная пора. Вероятно, такие черты можно рассматривать как базовые, потому что у личинок других видов полость, в которой лежит пальцевидная сенсилла, хотя и широко открыта, по всему периметру плотно охвачена валиком окружающей кутикулы.

Личинки водных жуков семейств Dytiscidae и Hydrophilidae (среди которых встречаются и обитатели суши) имеют слабо развитые пальцевидные сенсиллы, или они функционально замещаются длинными трихоидными или уплощенными (лентовидными) сенсиллами, лежащими, однако, на субапикальном членике. Так, у *Dytiscus marginalis*, *Platambus maculatus* и *Hydrobius fuscipes* у вершины субапикального членика щупиков имеется по 2 лентовидные сенсиллы длиной 170, 60 и 40 мкм соответственно (рис. 2, А). У личинок 2 других видов Dytiscidae — *Hyphydrus ovatus* и *Rhantus* sp. — лентовидные сенсиллы отсутствуют, но имеется по небольшой сенсилле в виде маленького бугорка у основания субапикального членика нижнечелюстного щупика. По 1 пальцевидной сенсилле у вершины апикального членика максиллярного щупика обнаружено у личинок 3 видов сем. Hydrophilidae — *Enochrus* sp., *Sphaeridium scarabaeoides* и *S. bipustulatum* (рис. 2, Б, В). Два последних вида обитают на суше в помете крупных животных и являются хищниками. Это подтверждает мнение о том, что лентовидные сенсиллы сформировались только у водных форм жуков.

Рассматривая топографию пальцевидных сенсилл у наземных личинок жуков — представителей разных семейств, следует отметить, что они могут находиться в дистальной, срединной и базальной частях члеников щупиков. Однако для каждого семейства характерно какое-то одно их положение. Это удается проследить на видах семейств Scarabaeidae, Elateridae, Anobiidae, Cerambycidae и Chrysomelidae (табл. 1).

Пальцевидные сенсиллы, близкие по форме к таковым личинок жужелиц и расположенные в широко открытых овальных углублениях кутикулы, обнаружены у некоторых видов семейств Elateridae и Cantharidae (рис. 2, Г, Д). У личинок других семейств (Scarabaeidae, Alleculidae, Cerambycidae и Attelabidae) пальцевидные сенсиллы внешне имеют вид узкой щели с глубокопогруженным волоском. У *Lasioderma serricorne*, *Stegobium paniceum*, *Platynaspis luteorubra* и *Ips* sp. пальцевидные сенсиллы также узкие, глубокопогруженные, но с выступающим дистальным концом (рис. 2, З). Совершенно свободные, погруженные в кутикулу только своим

Таблица 1

Топография и размеры пальцевидных сенсилл на нижнечелюстных щупиках личинок жуков (с указанием типа питания и места обитания последних)

Семейство, вид	Тип питания	Место обитания	Положение на щупике	Длина сенсиллы (мкм)
Сем. Carabidae				
<i>Carabus cancellatus</i>	X	ПП	1, 2	13
Сем. Dytiscidae				
<i>Hyphydrus ovatus</i>	X	В	5	3
<i>Rhantus</i> sp.	X	В	1	4
Сем. Hydrophilidae				
<i>Enochrus</i> sp.	X	В	1	11
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i>	X	Н	1	11
<i>S. bipustulatum</i>	X	Н	2	8
Сем. Staphylinidae				
<i>Quedius</i> sp.	X	ПП	3	11
Сем. Scarabaeidae				
<i>Aphodius</i> sp.	К	Н	2	18
<i>Oryctes nasicornis</i>	С	Пг, ДТ	3	58
<i>Phyllopertha horticola</i>	Ф	П	3	29
<i>Melolontha hyppocastani</i>	С	Пг, ДТ	2	47
<i>Cetonia aurata</i>	С	Пг, ДТ	2	28
Сем. Elateridae				
<i>Selatosomus nigricornis</i>	X	Др	1	19
<i>Elater balteatus</i>	X	Др, ПК	1	27
<i>Melanotus rufipes</i>	X	Др	1	32
Сем. Lyctidae				
<i>Ligistoperus sanguineus</i>	X	Др, ПК	2	20
Сем. Cantharidae				
<i>Cantharis fusca</i>	X	ПП	3	24
<i>C. rustica</i>	X	ПП	3	12
Сем. Anobiidae				
<i>Dorcatoma</i> sp.	М	ДГ, Др	4	35
<i>Lasioderma serricorne</i>	Ф	З	4	25
<i>Stegobium paniceum</i>	Ф	З	4	37
<i>Cacotemnus rufipes</i>	Кс	ПК	1, 2, 4	20, 28, 15
Сем. Byturidae				
<i>Byturus tomentosus</i>	Ф	Я	2	18
Сем. Coccinellidae				
<i>Platynaspis luteorubra</i>	X	ПНР	3	11
<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i>	X	ПНР	3	25
Сем. Cisidae				
<i>Cis jacquemarti</i>	М	ДГ	1	10
<i>C. boleti</i>	М	ДГ	2	14
Сем. Alleculidae				
<i>Isomira murina</i>	X	Др	2	25

Таблица 1 (продолжение)

Семейство, вид	Тип питания	Место обитания	Положение на щупике	Длина сенсиллы (мкм)
Сем. Tenebrionidae				
<i>Tribolium confusum</i>	Ф	З	2	13
Сем. Cerambycidae				
<i>Rhagium</i> sp.	Кс	ПК	2	34
<i>Spondylis buprestoides</i>	Кс	Корни сосны	2	34
<i>Callidium violaceum</i>	Кс	Др	3	27
Сем. Chrysomelidae				
<i>Galerucella viburni</i>	Ф	ПНР	3	18
<i>G. nymphaeae</i>	Ф	ПНР	3	10
<i>Cassida viridis</i>	Ф	ПНР	3	10
<i>C. vibex</i>	Ф	ПНР	3	10
<i>C. rubiginosa</i>	Ф	ПНР	3	11
<i>C. sanguinosa</i>	Ф	ПВР	3	12
Сем. Attelabidae				
<i>Byctiscus betulae</i>	Ф	Трубки из листьев	4	15
Сем. Ipididae				
<i>Ips</i> sp.	Кс	Пк	4	12

Примечание. Тип питания: Х — хищник, Ф — фитофаг, С — сапрофаг, Кс — ксилофаг, М — мицетофаг. Места обитания: В — вода, ДГ — древесные грибы, Др — древесина, Н — навоз, Пг — перегной, ПК — под корой деревьев, ПВР — поверхность водных растений, ПНР — поверхность наземных растений, Я — ягоды. Положение на щупике: 1 — вершина щупика, 2 — середина щупика, 3 — базальная часть щупика, 4 — почти по всей длине щупика, 5 — вершина субапикального членика щупика.

основанием прилегающие сенсиллы обнаружены у *Cis boleti* и *Cassida rubiginosa* (рис. 2, Е, Ж).

Число пальцевидных сенсилл у видов даже одного семейства весьма разное, но у многих изученных видов имеется только 1 сенсилла. У хищных личинок рода *Cantharis* число пальцевидных сенсилл варьирует от 1 (*C. obscura*) до 3 (*C. fusca*) и 5 (*C. rustica*) (рис. 2, Д). У личинки ксилофага *Rhagium* sp. (Cerambycidae) обнаружено несколько щелей разной длины, но кутикулярные отделы сенсилл не видны. У *Cacotemnus rufipes* (Anobiidae), также ксилофага, имеются 3 сенсиллы, из которых латеральная сенсилла имеет широко открытую полость, а 2 другие — узкие. У жуков щелкунов (*Selatosomus nigricornis*, *Elatер balteatus* и *Melanotus rufipes*) имеется по 1 сенсилле, но у *Ctenicera destructor* — их 5 (Zacharuk et al., 1977).

Размеры пальцевидных сенсилл значительно различаются у личинок не только из разных семейств, но и у видов одного семейства (табл. 1). Самые маленькие сенсиллы обнаружены у личинок *Hyphydrus ovatus* и *Rhanthus* sp. (Dytiscidae). У других изученных видов этого семейства (*Acilius sulcatus*, *Dytiscus marginalis*, *Platambus maculatus*) пальцевидные сенсиллы на дистальном членике нижнечелюстного щупика отсутствуют, а на субапикальном членике, как уже отмечалось, имеются лентовидные сенсиллы. Для видов Scarabaeidae длина пальцевидных сенсилл варьирует от 18 мкм у *Aphodius* sp. до 28 у *Cetonia aurata* и 47 мкм у *Melolontha hyppocastani*, хотя личинки 2 последних видов сходны по размерам и особенностям биологии. То, что личинки средних возрастов *Oryctes nasicornis* име-

ют наиболее крупную пальцевидную сенсиллу (58 мкм), неудивительно, поскольку личинка этого вида имеет крупное тело. Интересно, что у личинок старшего возраста этого вида пальцевидная сенсилла вообще исчезает, а на ее месте появляется округлое и неглубокое впячивание кутикулы диаметром около 70 мкм. Однако у нескольких видов *Chrysomelidae* размеры пальцевидных сенсилл почти одинаковые, а у 2 видов *Galerucella* (*G. viburni* и *G. nymphaeae*) того же семейства они различаются.

Выявить четкую корреляцию между длиной пальцевидных сенсилл и размерами личинок не удалось. Например, мелкие личинки жуков в сем. *Anobiidae* (*Cacotemnus rufipes* и *Stegobium paniceum*) обладают крупными пальцевидными сенсиллами — 28 и 37 мкм соответственно.

СЕНСИЛЛЫ ИМАГО

У имаго жуков пальцевидные сенсиллы развиты в большей степени, чем у личинок, и формируют настоящий сенсорный орган, состоящий из многих сенсилл (рис. 3). Этот орган располагается на вентро-латеральной поверхности дистального членика нижнечелюстного щупика, а иногда (*Hister* sp.) и на нижнегубном щупике. У наземных жуков этот орган представлен у большинства изученных видов компактной группой сенсилл, образующих в совокупности овал (рис. 3, *Е*). Такой орган овальной или почти округлой формы расположен на гладкой поверхности кутикулы, а иногда во впадине, как у *Melolontha hyppocastani*. Размещение сенсорного органа на придатке разнообразное, но чаще он размещается в базальной половине дистального членика щупика (рис. 3, *Г*, *Д*, *Ж*). Продольная ось пальцевидных сенсилл не всегда совпадает с осью придатка. Так, у мертвоеда *Oiceoptoma thoracica* и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* сенсиллы образуют 2 почти поперечных ряда (рис. 3, *Е*, *З*).

У имаго *Dytiscus marginalis*, как и у личинок, сенсорный орган отличается значительным своеобразием. На апикальном членике нижнечелюстного щупика этих жуков имеются 2 ряда косо сходящихся лентовидных сенсилл по 13—14 штук в каждом (рис. 3, *А*). Между рядами этих сенсилл и немного дистальнее имеется овальная группа плакоидных сенсилл, таких же, как на антеннах. На нижнегубном щупике имеются идентичные группы лентовидных сенсилл, но без группы плакоидных (рис. 3, *Б*). У самок и самцов строение сенсорного щупикового органа одинаковое, но число плакоидных сенсилл у самок больше, чем у самцов, — 200 и 140 соответственно.

У имаго жуков *Sphaeridium scarabaeoides* у дистального края концевой членика нижнечелюстного щупика обнаружена только 1 пальцевидная сенсилла, похожая на сенсиллу личинки (рис. 3, *В*); у *Hydrobius fuscipes* также имеется только 1 сенсилла длиной 4 мкм. У некоторых видов жуков (*Trichodes apiarius*, *Tenebrio molitor* и *Tribolium confusum*) нам не удалось обнаружить пальцевидных сенсилл. У представителей сем. *Cantharidae* у основания апикального членика щупиков среди длинных трихоидных сенсилл обнаружена 1 пальцевидная сенсилла, а у *Cantharis fusca* не выявлено ни одной.

У *Zophobas rugipes* пальцевидные сенсиллы образуют 1 поперечный ряд по дистальному краю нижнечелюстного щупика (рис. 4, *А*). На срезах через кутикулярный отдел этих сенсилл видна полость, в которой находятся периферические отростки рецепторных клеток (рис. 4, *Б*, *В*). В отличие от пальцевидных сенсилл изученных ранее личинок жуков иннервация этих сенсилл у имаго *Z. rugipes* осуществляется 3 рецепторными клетками (рис. 4, *Г*).

Таблица 2

Пальцевидные сенсиллы на нижнечелюстном щупике у имаго жуков

Семейство, вид	Количество	Размеры (мкм)	Семейство, вид	Количество	Размеры (мкм)
Сем. Hydrophilidae			Сем. Cantharidae		
<i>Hydrobius fuscipes</i>	1	4	<i>Rhagonicha fulva</i>	2	32
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i>	1	10	<i>Cantharis fusca</i>	Нет	
Сем. Silphidae			Сем. Cleridae		
<i>Oiceoptoma thracica</i>	31	50	<i>Trichodes apiarius</i>	*	
Сем. Staphylinidae			Сем. Tenebrionidae		
<i>Creophilus maxillosus</i>	30	29	<i>Tenebrio molitor</i>	*	
Сем. Scarabaeidae			<i>Tribolium confusum</i>	Нет	
<i>Geotrupes stercorarius</i>	90	22	<i>Zophobas rugipes</i>	32	38
<i>Oryctes nasicornis</i>	150	20	Сем. Cerambycidae		
<i>Cetonia aurata</i>	100	24	<i>Strangalina arcuata</i>	50	24
<i>Melolontha hyppocastani</i>	110	22	Сем. Chrysomelidae		
			<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	18	42

Как показано в табл. 2, число пальцевидных сенсилл у имаго жуков варьирует в больших пределах: от 1 — у *Sphaeridium scarabaeoides*, *Rhagonicha fulva* до 90—150 — у видов сем. Scarabaeidae. Однако размеры сенсилл изменяются в меньшем диапазоне — от 20 до 50 мкм. Самые длинные сенсиллы обнаружены у личинок жуков сем. Silphidae — 50 мкм. Такие существенные различия в развитии этого органа на щупиках у имаго, вероятно, связаны с разным значением воспринимаемых стимулов у видов. Кроме того, пальцевидные сенсиллы имаго более свободно лежат в углублениях кутикулы сегмента щупика по сравнению с сенсиллами личинок (рис. 3, Г).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представленный материал в совокупности с литературными данными других авторов (Нопомичл, 1980; Mann, Crowson, 1984) дает достаточно полное представление о распространении пальцевидных сенсилл у личинок и имаго жуков. Лишь в редких случаях у личинок не удавалось найти пальцевидные сенсиллы, при этом только у видов, обитающих в воде. Так, у некоторых Dytiscidae они замещаются другими сенсорными органами или слабо выражены, а у *Macrolea* — водных Chrysomelidae — полностью отсутствуют. Не выявлены пальцевидные сенсиллы и у имаго некоторых жуков семейств Tenebrionidae и Cleridae.

Хотя пальцевидные сенсиллы наиболее широко представлены у жуков, они обнаружены и в некоторых других отрядах Holometabola. В частности, пальцевидные сенсиллы являются постоянными сенсорными структурами на нижнечелюстных щупиках гусениц чешуекрылых (Albert, 1980; Grimes, Neunzig, 1986a, 1986b) и обнаружены нами у личинок некоторых видов пилильщиков (Синицына и др., 2003). Необходимо отметить, что у гусениц чешуекрылых они расположены на дорсальной поверхности нижнечелюстных щупиков, т. е. обращены к ротовой полости и имеют вид кусочка кутикулы, как бы отщепившегося от поверхности членика.

Несмотря на довольно обширные сведения по пальцевидным сенсиллам, их функция окончательно не выяснена. В работе, выполненной на личинках щелкуна *Ctenicera destructor* (Zacharuk et al., 1977). По данным этого исследования, высказано предположение о механорецепторной, а точнее вибрационной функции пальцевидных сенсилл, а также о возможном их участии в контроле движения насекомых в почве. В другой работе, выполненной на личинках *Agabus bipustulatus* (Dytiscidae) и *Hydrobius fuscipes* (Hydrophilidae), авторы приписывают пальцевидным сенсиллам гигро- и термочувствительную функцию (Guse, Honomichl, 1980). Для пальцевидных сенсилл гусениц чешуекрылых высказано предположение о механорецепторной функции, поскольку сенсиллы подвергаются раздражению краем листа, захваченного челюстями во время питания. Еще одна возможная функция этих сенсилл у листоедов — проприоцепторная (Mann, Crowson, 1984). Пальцевидные сенсиллы у имаго жуков, возможно, выполняют несколько функций, поскольку они иннервируются несколькими нейронами, по крайней мере у *Zophobas rugipes* — 3.

У жуков на латеральной поверхности нижнечелюстных щупиков, а у отдельных видов и на нижнегубных щупиках имеются своеобразные сенсиллы — тупоконечные, без подвижного сочленения с кутикулой придатка, длиной в среднем 30 мкм. Они частично или полностью погружены в кутикулу придатка и ориентированы преимущественно вдоль его продольной оси. Лишь у отдельных видов жуков эти сенсиллы свободные, но при этом тесно прилегают к стенке щупика. Количество сенсилл варьирует у личинок разных видов от 1 до 10, а у имаго — от 1 до 150. Сенсиллы представляют собой полый волосок, внутри которого находится слабоветвящийся дендрит рецепторной клетки. Стенки волоска не имеют пор, единственная субапикальная пора в большинстве случаев плохо выражена. Все эти признаки и отсутствие ответа на растворы химических соединений в электрофизиологических экспериментах с личинками не дают оснований рассматривать их как хеморецепторы (Zacharuk et al., 1977). Пальцевидная сенсилла не может отклоняться по оси, не имея базального сочленения или хотя бы утончения кутикулы в ее основании. У некоторых личинок (*Ctenicera destructor* — Elateridae) и некоторых в сем. Curculionidae наблюдали отклонение дистальной половины волоска, что свидетельствует о значительной гибкости кутикулы в этой области (Zacharuk et al., 1977; Honomichl, 1980). Но такие случаи, когда отмечались отклонения, единичны. У большинства изученных видов (как личинок, так и имаго) пальцевидные сенсиллы достаточно плотно упакованы в кутикуле щупика, и трудно представить возможность отклонения их концов. В то же время между стенкой волоска и ложбинкой в стенке кутикулы щупика имеется небольшой зазор, обеспечивающий волоску некоторое смещение. Трудно предположить, что развитие пальцевидных сенсилл связано только с обитанием личинок в сыпучих субстратах, поскольку пальцевидные сенсиллы имеются и у насекомых, не связанных с почвой. В частности, у личинок и имаго водных жуков пальцевидные сенсиллы развиты в меньшей степени, или они замещаются другими морфологическими структурами, которые явно связаны с восприятием механических раздражителей — колебания воды (лентовидные сенсиллы у плавунцов). Если волосок сенсиллы изгибается в лунке кутикулы под воздействием некоторого механического стимула, то изменение давления внутрисенсиллярной жидкости может передаваться на дендрит. Ответ рецепторной клетки, возникающий при легком дрожании волоска под действием механических стимулов также указывает на высокую чувствительность рецепторных клеток пальцевидных сенсилл к механическим раздражителям (Zacharuk et al., 1977). Для более открыто лежащих пальце-

видных сенсилл, которые характерны для хищных форм (личинки жужелиц, некоторых щелкунов, мягкотелок), восприятие механического стимула или вибрации более приемлемо при поисках жертв по производимым ими шумам. Для личинок со скрытыми пальцевидными сенсиллами можно предположить их иную функцию. Не следует исключать и возможность расширения или изменения воспринимаемых модальностей при сохранении общей морфологии этих сенсорных органов у имаго.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48779).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Синицина Е. Е., Чайка С. Ю. Рецепторные органы личинок жужелиц (Carabidae, Coleoptera) // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 276—288.
- Синицина Е. Е., Чайка С. Ю. и Очиров И. В. Рецепторные органы личинок сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Symphyta) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, вып. 10. С. 1201—1210.
- Томкович К. П. и Чайка С. Ю. Сенсорные органы личинок долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в связи с проблемой классификации надсемейства // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80, вып. 2. С. 294—306.
- Чайка С. Ю. и Томкович К. П. Сенсорные органы личинок жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомол. обозр. 1997. Т. 76, вып. 3. С. 508—520.
- Albert P. J. Morphology and innervation of mouth part sensilla in larvae of the spure budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera, Tortricidae) // Canad. J. Zool. 1980. Vol. 58. P. 842—851.
- Baker G. T., Ellsbury M. M. Morphology of the mouth part and antenna of the larvae of the clover stem borer, *Languria mozardi* Latreille (Coleoptera: Languriidae) // Proc. Ent. Soc. Wash. 1989. Vol. 91. P. 15—21.
- Chan W. P., Baker G. T., Ellsbury M. M. Sensilla on the larvae of four Hypera species (Coleoptera, Curculionidae) // Proc. Ent. Soc. Wash. 1988. Vol. 90, N 3. P. 269—287.
- Chen J., Li H., Chen H. Scanning electron microscopy of sensilla of adult antenna and maxillary palp in the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* Fabr. // Acta Agriculture Univer. Pekinensis. 1992. Vol. 18, N 1. P. 99—102.
- Doane J. F., Klingler J. Location of CO₂-receptive sensilla on larvae of the wireworm *Agriotes lineatus* obscure, and *Limonijs californicus* // Ann. Ent. Soc. Am. 1978. Vol. 71. P. 357—363.
- Devitt B. D., Smith Y. J. Morphology and mouth part sensilla in the darksided cutworm *Euxoa messoria* (Harris) (Lepidoptera: Noctuidae) // Int. J. Insect Morph. Embryol. 1982. Vol. 11. P. 255—270.
- Grimes L. R., Neunzig H. H. Morphological survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Dytrysia (Lepidoptera): palpi // Ann. Ent. Soc. Am. 1986a. Vol. 79. P. 491—509.
- Grimes L. R., Neunzig H. H. Morphology survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Dytrysia (Lepidoptera): mesal lobes (lacinioalea) // Ann. Ent. Soc. Am. 1986b. Vol. 79. P. 510—526.
- Guse G. W., Honomichl K. Die digitiformen Sensillen auf dem Maxillarpalpus von Coleoptera. II. Feinstruktur bei *Agabus bipustulatus* (L.) und *Hydrobijs fuscipes* (L.) // Protoplasma. 1980. Vol. 103. P. 55—68.
- Hallberg E. Sensory organs in *Ips typographus* (Insecta, Coleoptera). Fine structure of the sensilla of the maxillary and labial palps // Acta Zool. 1982. Vol. 63. P. 191—198.
- Honomichl K. Die digitiformen Sensillen auf dem Maxillarpalpus von Coleoptera. I. Vergleichend topographische Untersuchung des kutikularen Apparates // Zool. Anz. 1980. Bd 204. S. 1—12.
- Honomichl K., Guse G.-W. Digitiform sensilla on the maxillary palp of Coleoptera. III. Fine structure in *Tenebrio molitor* L. and *Dermestes maculatus* De Geer // Acta Zool. 1981. Vol. 62, N 1. P. 17—25.
- Mann J. S., Crowson R. A. On the digitiform sensilla of adult beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) // Ent. Gen. 1984. Vol. 9, N 3. P. 121—133.
- Zacharuk R. Y. Sense organs of the head of larvae of some Elateridae (Coleoptera): their distribution, structure and innervation // J. Morphol. 1962. Vol. 111, N 1. P. 1—34.
- Zacharuk R. Y., Albert P. J., Bellany F. W. Ultrastructure and function of digitiform sensilla on the labial palp of a larval elaterid (Coleoptera) // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 55, N 3. P. 569—578.

SUMMARY

The digitiform sensilla located on the maxillary and, in many species, also on labial palpi, are investigated in larvae of 59 species and adults of 21 species of 21 families of the Coleoptera. The number of the sensilla is widely varying even within a family. The length of the sensilla varies from 3 to 58 mkm. In the larvae, the digitiform sensilla can be located in the distal, median, or basal part of the palpal segment, their location manifesting no correlation with the systematic position of a particular species in the family. The digitiform sensilla in adults are arranged in compact groups which can be considered sensory organs. Larvae of water beetles of the families Dytiscidae and Hydrophilidae possess poorly developed digitiform sensilla. The unique tape-shaped sensilla are revealed in the larvae and adults of water beetles. Possible functions of the digitiform sensilla are discussed.