

Особенности иннервации антеннальных сенсилл паразитического наездника *Megaphragma viggianii* (Hymenoptera, Trichogrammatidae)

А. В. Дьякова*, Е. М. Жирков, А. А. Полилов

Биологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: anndiakova@yandex.ru

Антеннальные сенсиллы играют ключевую роль в жизни насекомых, обеспечивая восприятие химических, механических, термических и других сигналов окружающей среды. Хотя ультраструктура этих сенсорных органов хорошо изучена у крупных видов, особенности их организации у микроскопических насекомых, особенно в условиях экстремальной миниатюризации, остаются практически не исследованными. В данной работе было проведено исследование иннервации антеннальных сенсилл миниатюрного паразитического наездника *Megaphragma viggianii* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) размером тела менее 0,2 мм. На основании полученных данных установлены функциональные специализации антеннальных сенсилл *M. viggianii*: 7 типов сенсилл, включая механорецепторные (ChS-AP), проприоцепторные (TS-AP), вкусовые (TS-UP, BS), термо-/гигрорецепторные (SS), а также ольфакторные (MPS1, MPS2). Показано, что количество и морфология чувствительных нейронов соответствуют таковым у крупных насекомых, несмотря на установленную ранее редукцию вспомогательных клеток сенсилл. Результаты демонстрируют сохранение определенного уровня сложности строения антеннальных сенсилл у *M. viggianii* даже при значительном уменьшении размеров тела.

Вступление

Исследование сенсилл насекомых, представителей самых разных групп и размерных классов, ведется давно, и с появлением и распространением новых возможностей и техник в микроскопии количество и качество подобных работ растет. Особенно информативным является исследование ультраструктуры сенсилл, позволяющее определить функциональную

специализацию сенсилл и их гомологические связи, однако, такие работы встречаются значительно реже, чем описание поверхностной морфологии. Внутреннее строение сенсилл в большинстве случаев исследуют с применением трансмиссионной электронной микроскопии. Нередки описания сенсилл смешанного типа, совмещающих в себе несколько модальностей, например, хемо- и механорецепцию, что невозможно с точностью установить лишь по внешнему строению сенсиллы (Chiappini et al., 2001). Детальные морфологические исследования охватывают вопрос онтогенеза антеннальных сенсилл (Blöchl & Selzer, 1988; Kuhbandner, 1985). Исследование ультраструктуры позволяет определить количество нейронов, иннервирующих каждый тип сенсилл. Благодаря этому становится возможным предположить уровень их чувствительности и сравнить его с уровнем чувствительности у близких видов с другой стратегией выживания (Ranieri et al., 2016). Также количество нейронов в некоторых случаях позволяет точнее определить специализацию сенсиллы, так, термо/гигрорецептор с тремя чувствительными нейронами, как правило, чувствителен к холоду, сухости и влажности (Yokohari, 1999).

Несмотря на то, что ультраструктура сенсилл крупных насекомых изучена достаточно подробно, для миниатюрных насекомых подобные данные отсутствуют. Ранее была исследована внешняя морфология антеннальных сенсилл миниатюрного паразитического наездника *Megaphragma viggianii* размером тела менее 0,2 мм (Diakova et al., 2018). Было установлено, что у *M. viggianii* антенны состоят из меньшего числа члеников по сравнению с более крупными видами; при этом число сенсилл на антеннах сокращается, но их типы и функциональное разнообразие сохраняются, что свидетельствует о сохранении сложной сенсорной функции даже при крайней миниатюризации. Задачей данной работы стало исследовать иннервацию сенсилл *M. viggianii* с помощью современного метода ионно-электронной микроскопии (FIB-SEM), а также провести сравнение с имеющимися данными по крупным насекомым.

Материалы и методы

Материал

Имаго *Megaphragma viggianii* Fusu, Polaszek, and Polilov 2022 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) были выведены из яиц *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché, 1833) (Thysanoptera: Thripidae).

FIB-SEM

Детальный протокол можно найти в предыдущей публикации (Polilov et al., 2021). Голову отделяли от тела в холодном фиксаторе и сразу же переносили в свежий фиксатор при температуре 4°C на 1 час. Фиксатор состоял из 1% глутарового альдегида (GA) и 1% оксида

осмия (OsO₄) в 0.1М какодильном буфере (pH = 7.2). После этого материал промывали в том же буфере и фиксировали в течение 2 часов в 2% GA в буфере при температуре 4°C. Затем материал снова промывали в буфере и проводили постфиксацию в 2% OsO₄ в буфере в течение 16 часов при 4°C. После фиксации материал промывали бидистиллированной водой (ddH₂O), а затем обрабатывали 1% раствором уранилацетата (UA) в ddH₂O в течение ночи при 4°C, после чего помещали (в том же растворе) в термостат на 2 часа при 50°C. Затем образцы промывали в ddH₂O и контрастировали раствором аспарата свинца по Уолтону (2 часа, 50°C). После этого материал снова промывали в ddH₂O. Далее проводили обезвоживание материала с использованием этанола и ацетона. Материал помещали в смесь заливочной среды (Epon, Sigma) и ацетона (1:2) на 2 часа при комнатной температуре (RT), а затем в смесь 1:1 на ночь при RT, после чего образцы переносили в заливочную среду на 5 часов при RT. В конечном итоге образцы помещали в силиконовые заливочные формы со свежим Epon и оставляли в термостате на 48 часов при 60°C.

Образцы *M. viggianii* исследовали с использованием FIB-SEM (сканирующий электронный микроскоп Zeiss Merlin, оснащенный фокусированным ионным пучком Zeiss Capella) (Xu et al., 2017). Для визуализации всей головы использовали скорость сканирования 2 МГц с первичным электронным пучком силой 2 нА, при этом конечные воксели имели размеры 8 × 8 нм по осям x и y, а срез выполнялся с шагом 8 нм. Были получены стеки изображений для трех образцов (один самец и две самки).

Результаты и обсуждение

Были изучены антенны двух самок и одного самца *M. viggianii*. На основании полученных данных об иннервации было пересмотрено деление сенсилл на морфофункциональные типы, использованное в предыдущей публикации (Diakova et al., 2018). В связи с отсутствием чувствительных нейронов беспоровые трихоидные сенсиллы первого типа (TS1-AP) были классифицированы как нечувствительные микротрихии. Также на основании ранее проведенного исследования, позволившего обнаружить поры на поверхности сенсилл, обозначенных в изначальной публикации как плакоидные сенсиллы (PS), они были классифицированы как мультипоровые плакоидные сенсиллы 2 типа (MPS2) (Diakova & Polilov, 2021). В связи с изменением нумерации беспоровые трихоидные сенсиллы первого типа (TS1-AP) были переименованы в беспоровые трихоидные сенсиллы (TS-AP), а мультипоровые плакоидные сенсиллы (MPS) в мультипоровые плакоидные сенсиллы 1 типа (MPS1). Таким образом, на антеннах *M. viggianii* обнаруживаются 7 типов сенсилл: беспоровая хетоидная сенсилла (ChS-AP), беспоровая трихоидная сенсилла (TS-AP), однопоровая трихоидная сенсилла (TS-UP), стилоконическая сенсилла (SS), мультипоровая плакоидная сенсилла 1 типа (MPS1),

базиконическая сенсилла (BS) и мультипоровая плакоидная сенсилла 2 типа (MPS2), две последние уникальны для антенн самок.

Исследование внутренней морфологии сенсилл не выявило присутствия вспомогательных клеток (текогенной, трихогенной и торможенной) ни у одной из антеннальных сенсилл взрослой самки *M. viggianii* (подробнее см. Дьякова и др., 2025). Подобная адаптация не была ранее описана, и, по всей видимости, является следствием сильной миниатюризации объекта исследования. Можно предположить, что на стадии куколки происходит лизис вспомогательных клеток сенсилл, однако, проверка данной гипотезы требует тщательного изучения куколочной стадии *M. viggianii*.

Беспоровая хетоидная сенсилла (ChS-AP)

Эти сенсиллы сужаются к тупому беспоровому кончику и имеют кутикулярный кратер в основании (Diakova et al., 2018). Каждая сенсилла иннервирована одним чувствительным нейроном, дендрит которого подходит к кутикулярному кратеру, образуя апикально трубчатое тело (Рис. 2). Данная морфология является характерной чертой механорецепторной сенсиллы, и была ранее описана для паразитических наездников с применением трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) (Chiappini et al., 2001).

Беспоровая трихоидная сенсилла (TS-AP)

Эти маленькие беспоровые сенсиллы имеют конусообразную форму с тупой вершиной и расположены в круглых кутикулярных кратерах (Diakova et al., 2018). Дендрит единственного чувствительного нейрона TS-AP образует короткую ресничку, вплотную подходящую к кутикулярному кратеру (Рис. 1). Подобная иннервация сенсиллы характерна для проприоцептивных сенсилл, называемых также «щетинками Бёма» в честь ученого, описавшего их у *Lepidoptera* (Böhm, 1911). TS-AP типичны для паразитических наездников; они расположены группами на суставных поверхностях между головой и скапусом, а также скапусом и педицеллумом (Consoli et al., 1999). Было показано, что *Trichogramma minutum* Riley, 1871 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) используют данные сенсиллы для определения положения скапуса по отношению к голове (Schmidt & Smith, 1986).

Однопоровая трихоидная сенсилла (TS-UP)

TS-UP – длинные и тонкие, суженные в продольном направлении, со слегка расширенным кончиком и апикальной порой (Diakova et al., 2018). TS-UP на 2-м флагелломере иннервированы пятью нейронами, на 3-м флагелломере – двумя. Дендриты расположены группой, они заходят внутрь сенсиллы и там ветвятся (Рис. 3). Эти сенсиллы, судя по всему, уникальны для изученных

видов; сенсиллы, похожие на TS-UP по форме, были описаны у *Trichogramma nubilae*, *T. galloi* и *T. Pretiosum* (Consoli et al., 1999), однако, они были многопоровыми и не имели небольшого апикального расширения, несущего пору. Наличие небольшой группы ветвящихся дендритов указывает на вкусовую функцию TS-UP, что подтверждается морфологическими данными (отсутствие пор в кутикулярной стенке и отсутствие кутикулярного кратера, а также наличие апикальной поры). У самцов эти сенсиллы оканчиваются намного дистальнее всех остальных сенсилл; можно предположить, что они задействованы в половом поведении.

Стилоконическая сенсилла (SS)

Эти сенсиллы с вершущей в форме вытянутой луковицы не несут пору (Diakova et al., 2018). SS иннервированы тремя нейронами, заходящими в полость кутикулярного отдела сенсиллы (Рис. 4). Они не были ранее описаны у паразитических наездников, однако иннервация позволяет говорить об их термо/гигрорецепторной функции. Рецепторные нейроны холода, влаги и сухости у насекомых как правило собраны в одной беспоровой сенсилле и формируют «физиологическую триаду» (Baaren et al., 1999). Термо/гигрорецепторные стилоконические сенсиллы часто встречаются у других групп насекомых, и выглядят, как правило, как короткие, апикально закругленные сенсиллы, зачастую расположенные в углублениях (Consoli et al., 1999).

Мультипоровая плакоидная сенсилла 1 типа (MPS1)

Поверхность этих длинных толстых сенсилл сливается с поверхностью антенны и покрыта многочисленными порами, наблюдаемыми при большом увеличении (более чем в 9000 раз) (Diakova et al., 2018). Внутри MPS1 заходят реснички 19-22 чувствительных нейронов, там они многократно ветвятся (Рис. 5). Характер их иннервации типичен для ольфакторных сенсилл, что также подтверждается их морфологией. MPS1 распространены у паразитических наездников и ранее были описаны у Chalcidoidea и Braconidae как удлиненные сенсиллы, сросшиеся с поверхностью антенн и покрытые многочисленными порами (Baaren et al., 1999). У паразитических наездников они, возможно, участвуют в процессах поиска хозяина и его распознавания у самок и поиска полового партнера у самцов. Поскольку эти функции продолжают осуществляться у миниатюрных паразитических наездников, а количество и размеры MPS1 значительно уменьшаются, было высказано предположение, что иннервация MPS1 должна быть более плотной у более мелких видов. У более крупных видов Braconidae и Icheumonidae, таких как *Coeloides brunneri* Viereck, 1911 (Hymenoptera: Braconidae) и *Itopectis conquisitor* Say, 1835 (Hymenoptera: Icheumonidae) MPS1 иннервированы 13 и 27 нейронами соответственно, тогда как у мелких Chalcidoidea *T. hagenowii* Ratzeburg, 1852 (Hymenoptera: Eulophidae) и *Torymus warreni* Cockerell, 1911 (Hymenoptera: Torymidae) более 50 нейронов

иннервируют каждую MPS1 (Barlin & Vinson, 1981; Borden et al., 1978; Richerson et al., 1972). Однако, у еще более мелких *Megaphragma* MPS1 содержат 19 – 22 дендрита, что не укладывается в данную гипотезу. Таким образом, данный вопрос требует дальнейших исследований.

Базиконическая сенсилла (BS)

BS встречаются только у самок. Они иннервированы девятью нейронами, ветвящимися в кутикулярной полости сенсиллы (Рис. 4). BS расположены апикально на верхушке антенны и несут множество пор на своей закругленной верхушке (Diakova et al., 2018). Аналогичные по своей внешней морфологии и иннервации сенсиллы были обнаружены у самок *Anagrus atomus* (L.) (Hymenoptera: Mymaridae) (Chiappini et al., 2001). В этом исследовании предполагалась вкусовая функция BS на основании ТЭМ-микрофотографий и наличия апикальных пор. Авторы предположили, что BS могут участвовать в распознавании ткани растения-хозяина, поврежденной яйцекладом хозяина, на яйцах которого паразитируют данные наездники. Подобный вывод можно сделать и в случае изученных нами видов, поскольку их хозяин, трипс *H. haemorrhoidalis*, откладывает яйца под поверхность листьев (Bene et al., 1998).

Мультипоровая плакоидная сенсилла 2 типа (MPS2)

Эти крупные сенсиллы расположены на антеннах самок на 3-м флагелломере на его дорсальной и вентральной поверхностях напротив друг друга (Diakova et al., 2018). На поверхности этих сенсилл расположено множество пор (Diakova & Polilov, 2021). MPS2 иннервируют многократно ветвящиеся дендриты 11-12 нейронов, ветвящиеся внутри кутикулярного отдела сенсиллы (Рис. 6). Отростки дендритов расположены по бокам MPS2 под кутикулярными выростами; поры также расположены по бокам, в центральной части сенсиллы поры отсутствуют, что отличает MPS2 от описанных ранее мультипоровых плакоидных сенсилл, у которых отростки занимают всю полость сенсиллы и поры есть на всей поверхности (Chiappini et al., 2001; Romani et al., 2010). По деталям внешней морфологии и характеру иннервации данные сенсиллы уникальны для самок *Megaphragma*. Ни у какого другого вида паразитических наездников не было обнаружено подобных структур. Наличие множества пор в их кутикулярной поверхности, а также иннервация разветвленными отростками множества чувствительных нейронов говорят о наличии ольфакторной функции у MPS2. По всей видимости, они позволяют самкам выполнять узкоспециализированные задачи, и, скорее всего, задействованы в поиске подходящего хозяина для яйцекладки.

Микротрихии

Микротрихии, ранее описанные как беспоровые трихоидные сенсиллы первого типа (TS-AP1) (Diakova et al., 2018) – тонкие, длинные кутикулярные волоски с острой верхушкой и гладкой поверхностью без бороздок и пор. Исследование их внутренней структуры обнаружило отсутствие иннервации. Подобные структуры часто присутствуют на поверхности антенн насекомых, выполняя защитную функцию.

Таким образом, иннервация антеннальных сенсилл *M. viggianii* не обнаружила заметных отличий от наблюдаемой у крупных насекомых. Число и морфология чувствительных нейронов соответствуют типичным для каждого из морфофункциональных типов сенсилл. Ранее было показано, что возможность уменьшения размеров антеннальных сенсилл при уменьшении размеров тела у насекомых зависит от их морфофункционального типа, и это уменьшение вносит значительно меньший вклад в масштабирование антеннальной сенсорной системы по сравнению с уменьшением числа сенсилл (Makarova et al., 2022). По всей видимости, адаптация антеннальных сенсилл к миниатюризации не столь значительно затрагивает их размеры, что в свою очередь не вызывает потребности в изменении характера их иннервации. В то же время, ограничение внутреннего пространства антенн, судя по всему, привело к редукции вспомогательных клеток сенсилл у *M. viggianii* (Дьякова и др., 2025). Полученные результаты говорят о необходимости гибкости в процессе масштабирования сложно устроенных сенсорных систем с сохранением баланса между оптимизацией и функциональностью сенсоров.

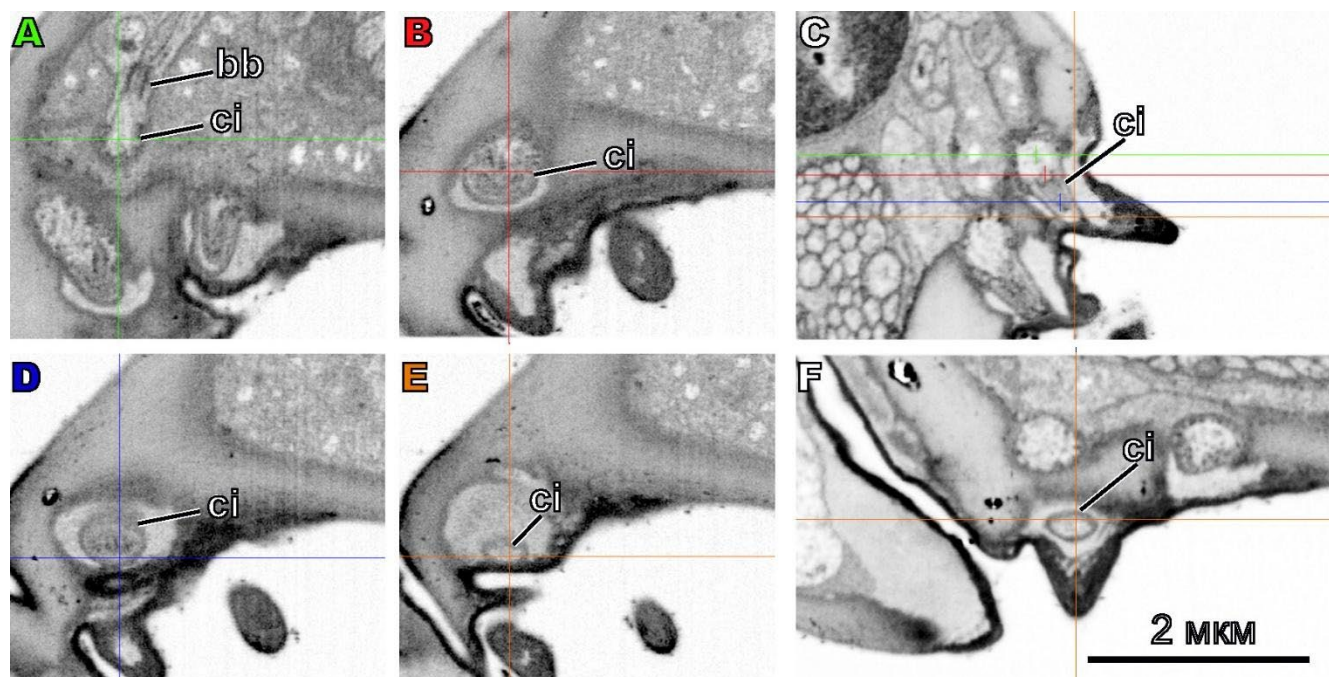


Рисунок 1. Ультраструктура антеннальных сенсилл TS-AP *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A) Плоскость XY, срез на уровне базального тельца реснички чувствительного нейрона. (B) Плоскость XY, срез на уровне дистальной части реснички. (C) Плоскость YZ, видна ресничка, подходящая к кутикулярному кратеру сенсиллы. Обозначены плоскости срезов, изображенных на рисунках A, B, D, E. (D) Плоскость XY, ресничка подходит к кутикуле сенсиллы. (E) Плоскость XY, срез на уровне окончания реснички. (F) Плоскость XZ, продольный срез TS-AP. bb – базальное тельце, ci – ресничка чувствительного нейрона. Плоскость XY близка к поперечному срезу через сенсиллу, XZ и YZ – к перпендикулярным друг другу продольным срезам. Цвет букв соответствует цвету линий.

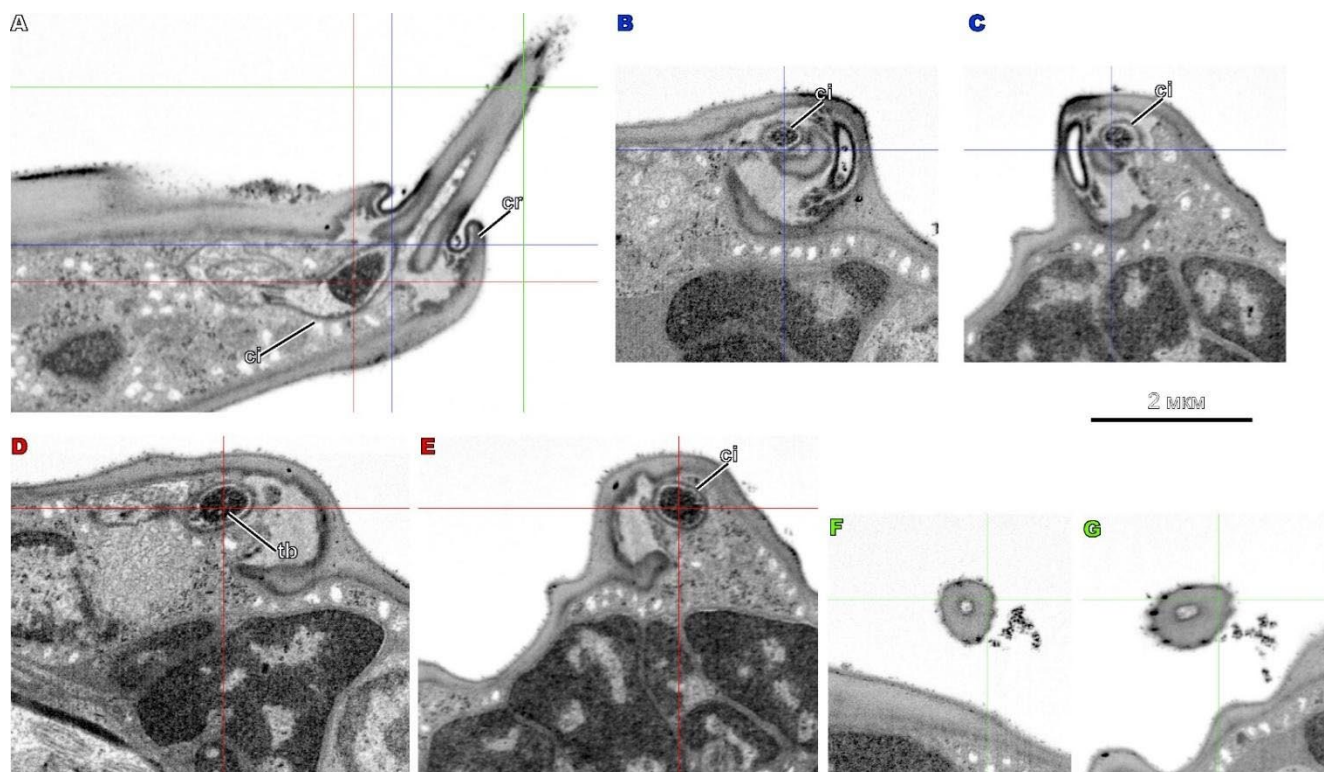


Рисунок 2. Ультраструктура антеннальных сенсилл ChS-AP *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A) Плоскость XZ, продольный срез основания ChS-AP. К кутикулярному кратеру подходит окончание реснички, содержащее трубчатое тело. Обозначены плоскости срезов, изображенных на рисунках В – G. (B) и (C) – плоскость XY и YZ, срез на уровне, где ресничка подходит к кратеру. (D) и (E) – плоскость XY и YZ, срез на уровне трубчатого тела. (F) и (G) – плоскость XY и YZ, срез через кутикулярную часть сенсиллы. bb – базальное тельце, ci – ресничка чувствительного нейрона, cr – кутикулярный кратер, tb – трубчатое тело. Плоскость XZ близка к продольному срезу через сенсиллу, XY и YZ – проходящие по косой срезы, ближе к поперечному срезу через сенсиллу. Цвет букв соответствует цвету линий.

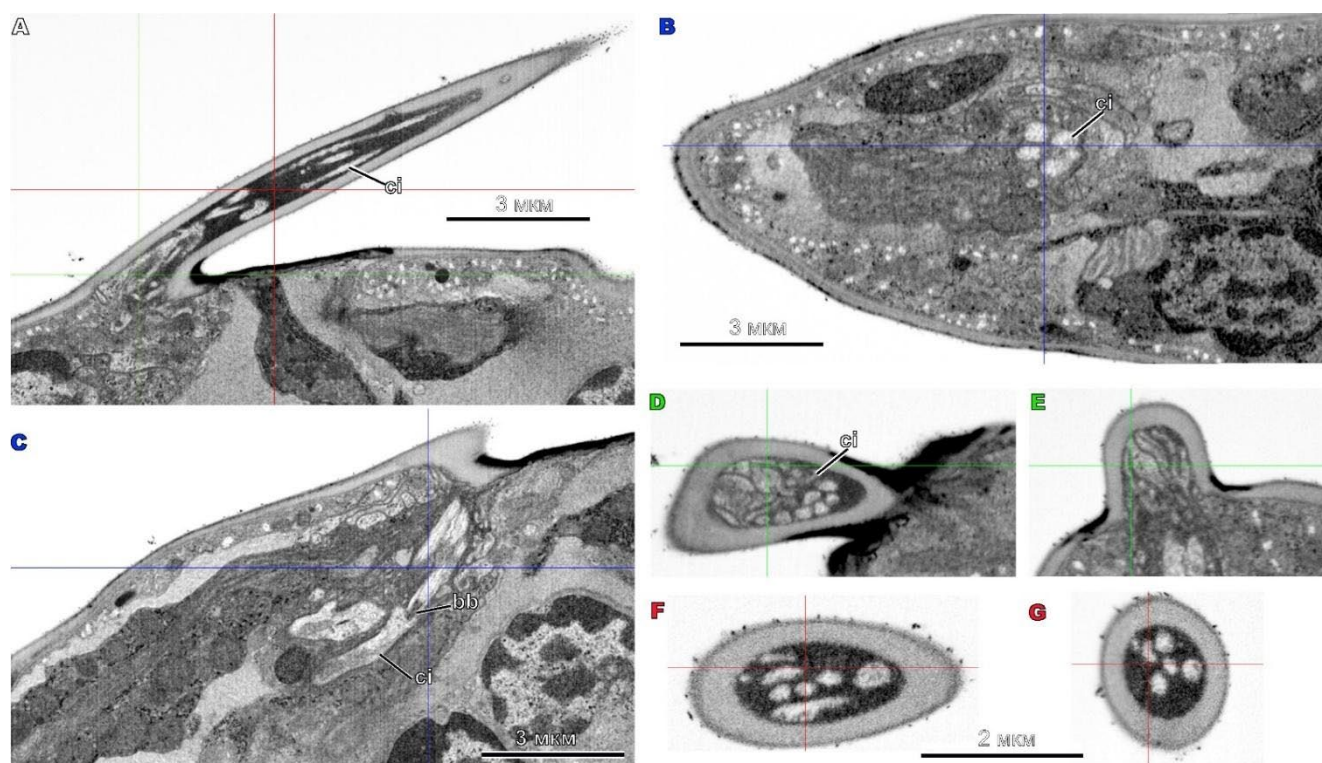


Рисунок 3. Ультраструктура антеннальных сенсилл TS-UP *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A) Продольный срез TS-UP в плоскости XY. Обозначены плоскости срезов, изображенных на рисунках D, E, F, G. (C) и (B) – срезы TS-UP в плоскостях XZ и XY на уровне базальных телец дендритов чувствительных нейронов. (D) и (E) – плоскость XZ и YZ, срез на уровне основания сенсиллы. (F) и (G) – плоскость XZ и YZ, срез через кутикулярную часть TS-UP. bb – базальное тельце, ci – ресничка чувствительного нейрона. Плоскость XY близка к продольному срезу через сенсиллу, XZ и YZ – срезы по косой, близкие к поперечному срезу. Цвет букв соответствует цвету линий.

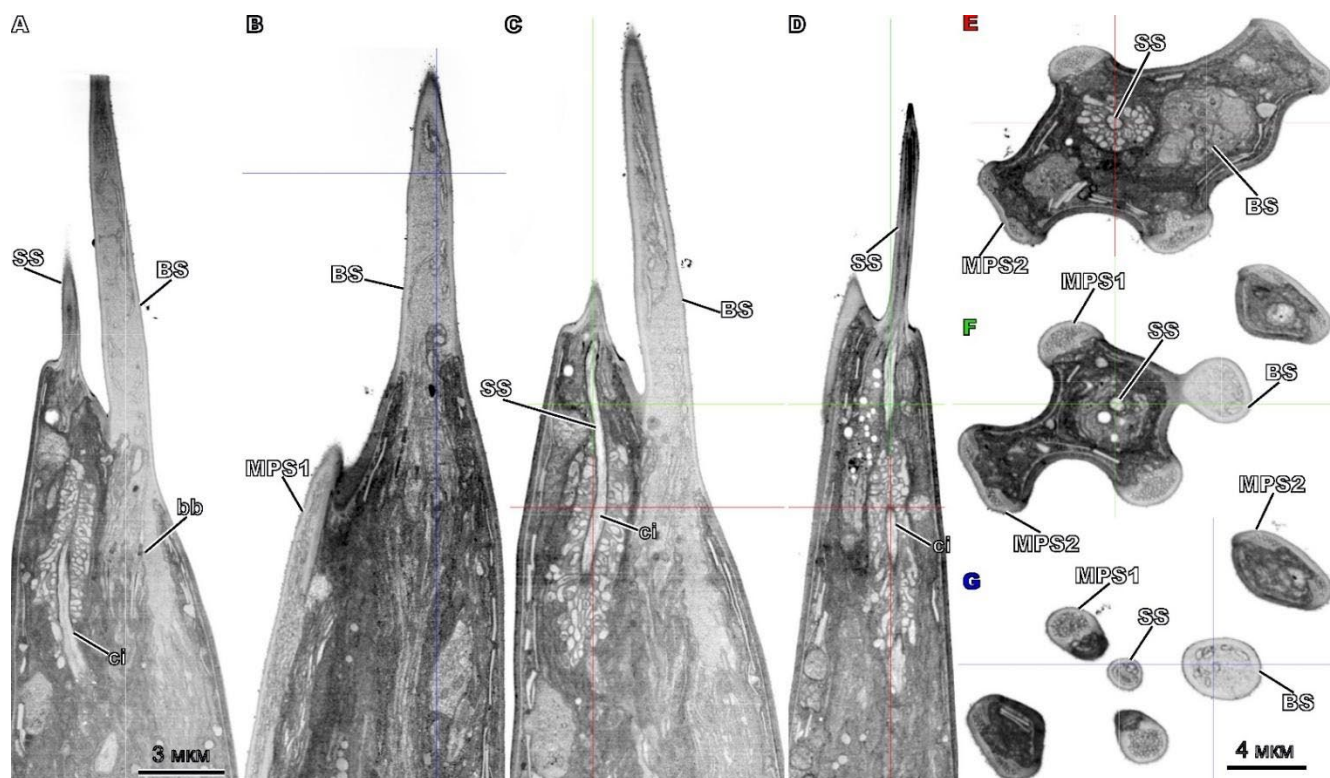


Рисунок 4. Ультраструктура антеннальных сенсилл SS и BS *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A), (C) – продольные срезы SS и BS в плоскости XY, на C обозначены уровни срезов, изображенных на рисунках E и F. (B), (D) – продольные срезы SS и BS в плоскости XZ, на B обозначен уровень среза на рисунке G, на D – уровни срезов на рисунках E и F. (E), (F), (G) – поперечные срезы SS и BS в плоскости YZ на уровне основания, на середине и в апикальной части сенсилл соответственно. bb – базальное тельце, ci – ресничка чувствительного нейрона. Плоскость YZ близка к поперечному срезу через сенсиллу, XZ и XY – к перпендикулярным друг другу продольным срезам. Цвет букв соответствует цвету линий.

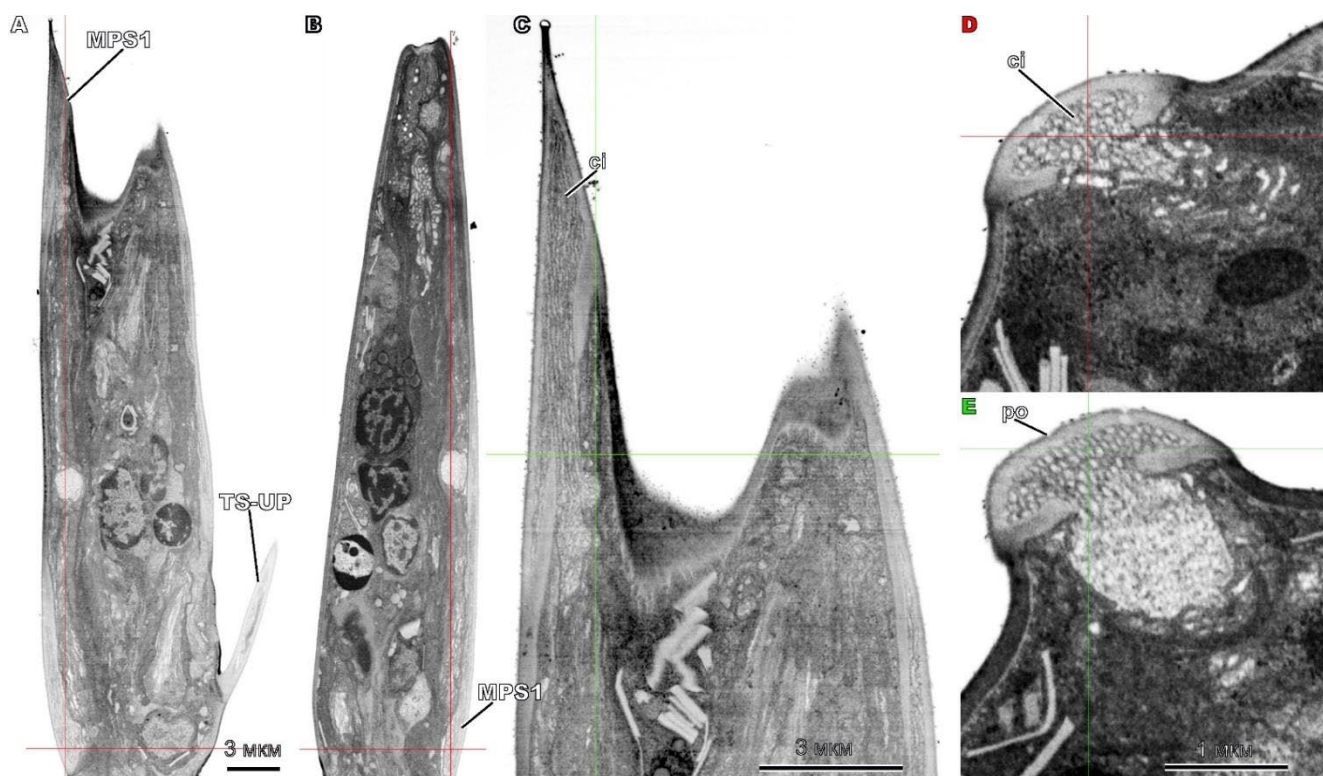


Рисунок 5. Ультраструктура антеннальных сенсилл MPS1 *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A), (B) – продольные срезы MPS1 в плоскостях XY и XZ, обозначен уровень среза, изображенного на рисунке D. (C) Продольный срез апикальной части MPS1 в плоскости XY, обозначен уровень среза, изображенного на рисунке E. (D), (E) – поперечные срезы MPS1 в плоскости YZ на базальном и апикальном уровне соответственно. ci – ресничка чувствительного нейрона, po – пора. Плоскость YZ близка к продольному срезу через сенсиллу, XY и XZ к перпендикулярным друг другу продольным срезам. Цвет букв соответствует цвету линий.

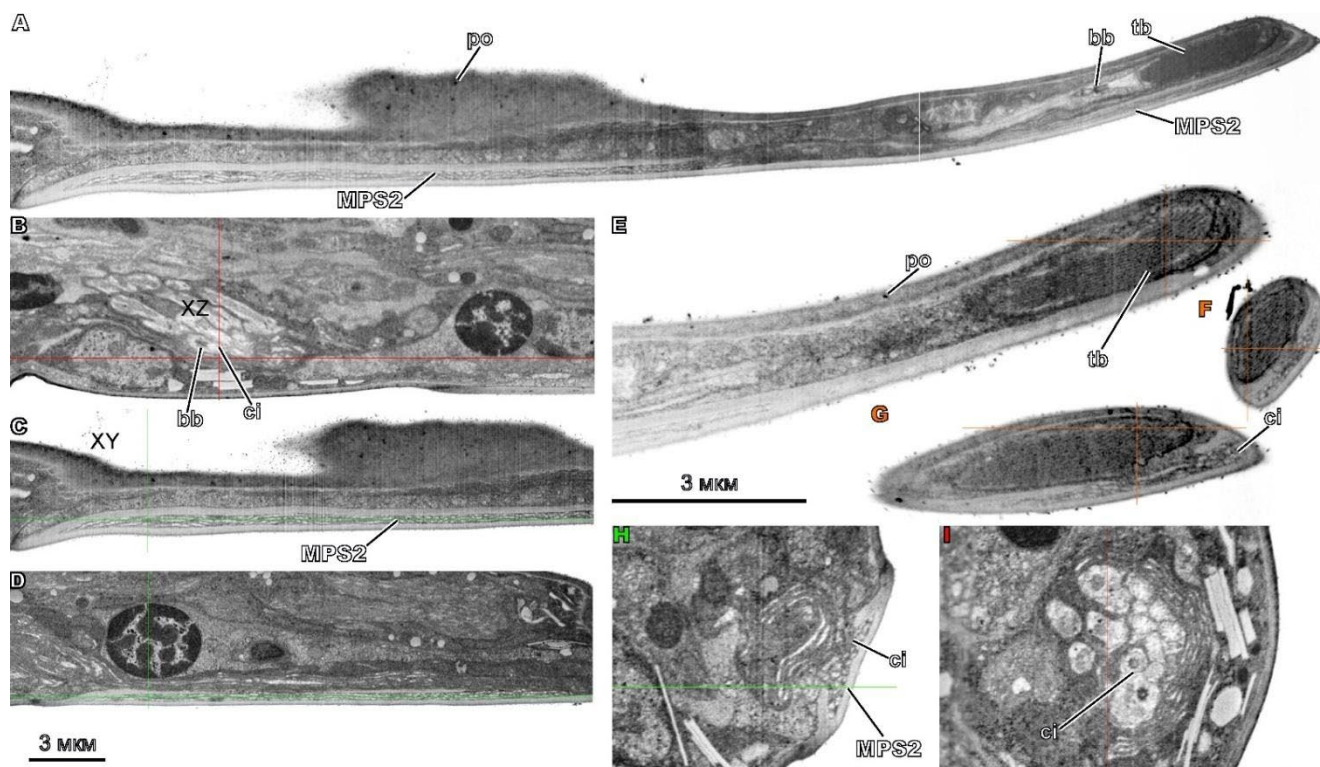


Рисунок 6. Ультраструктура антеннальных сенсилл MPS2 *Megaphragma viggianii* (FIB-SEM). (A), (B), (C), (D) – продольные срезы MPS2 в плоскости XY. (A) – целиком, (B) – на уровне базальных телец ресничек чувствительных нейронов, обозначен уровень среза, изображенного на рисунке I. (C), (D) – на уровне основания MPS2, обозначен уровень среза, изображенного на рисунке H. (E), (G), (F) Апикальная часть MPS2 в плоскости XY, YZ, XZ. (H), (I) Поперечные срезы на уровне основания MPS2 и базальных телец соответственно в плоскости YZ. bb – базальное тельце, ci – ресничка чувствительного нейрона, po – пора, tb – трубчатое тело. Плоскость YZ близка к поперечному срезу через сенсиллу, XZ и XY – к перпендикулярным друг другу продольным срезам. Цвет букв соответствует цвету линий.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Некоммерческого Фонда развития науки и образования «Интеллект».

Библиография

- Baaren, J. van, Boivin, G., Le Lannic, J., & Nénon, J. P. (1999). Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of curculionidae. *Zoomorphology*, 119(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s004350050076>
- Barlin, M. R., & Vinson, S. B. (1981). Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 10(1), 29–42. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(81\)90011-8](https://doi.org/10.1016/0020-7322(81)90011-8)
- Bene, G. Del, Gargani, E., & Landi, S. (1998). *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché) and *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera Thripidae): life cycle, harmfulness,

- control. In *Advances in Horticultural Science* (Vol. 12, pp. 31–37). Dipartimento Di Scienze Delle Produzioni Vegetali, Del Suolo E Dell’Ambiente Agroforestale – DiPSA – University of Florence. <https://doi.org/10.2307/42881911>
- Blöchl, R., & Selzer, R. (1988). Embryogenesis of the connective chordotonal organ in the pedicel of the American cockroach: Cell lineage and morphological differentiation. *Cell and Tissue Research*, 252(3), 669–678. <https://doi.org/10.1007/BF00216655>
- Böhm, L. (1911). Die antennalen Sinnesorgane der Lepidopteren. *Arbeiten Aus Dem Zoologischen Institut Der Universität Wien Und Der Zoologischen Station in Triest*, 2(22), 219–246.
https://scholar.google.com/scholar?q=bohm+1911+arb+zool&btnG=&hl=en&as_sdt=5%2C36&sciodt=0%2C36&cites=2454990218495448776&scipsc=#0
- Borden, J. H., Chong, L., & Rose, A. (1978). Morphology of the elongate placoid sensillum on the antennae of *Itopectis conquisitor*. *Annals of the Entomological Society of America*, 71(2), 223–227. <https://doi.org/10.1093/aesa/71.2.223>
- Chiappini, E., Solinas, C., & Solinas, M. (2001). Antennal sensilla of *Anagrus atomus* (L.) (Hymenoptera: Mymaridae) female and their possible behavioural significance. *Entomologica*, 35, 51–76.
- Consoli, F. L., Kitajima, E. W., & Parra, J. R. P. (1999). Sensilla on the Antenna and Ovipositor of the Parasitic Wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae). *Microscopy Research and Technique*, 324(June 1998), 313–324.
- Diakova, A. V., Makarova, A. A., & Polilov, A. A. (2018). Between extreme simplification and ideal optimization: antennal sensilla morphology of miniaturized *Megaphragma* wasps (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *PeerJ*, 6, e6005. <https://doi.org/10.7717/peerj.6005>
- Diakova, A. V., & Polilov, A. A. (2021). Porous or non-porous? The challenge of studying unusual placoid sensilla of *Megaphragma* wasps (Hymenoptera, Trichogrammatidae) with electron microscopy. *Journal of Hymenoptera Research*, 84, 69–73.
<https://doi.org/10.3897/jhr.84.68707>
- Kuhbandner, B. (1985). Ultrastructure and ontogeny of the double-walled sensilla on the funicle of *Calliphora erythrocephala* Meigen (Diptera : Calliphoridae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 14(4), 227–242. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(85\)90056-X](https://doi.org/10.1016/0020-7322(85)90056-X)
- Makarova, A. A., Diakova, A. A., Chaika, S. Y., & Polilov, A. A. (2022). Scaling of the Sense Organs of Insects. 2. Sensilla. Discussion. Conclusion. *Entomological Review*, 102(3), 323–346. <https://doi.org/10.1134/S0013873822030058>
- Polilov, A. A., Makarova, A. A., Pang, S., Shan Xu, C., & Hess, H. (2021). Protocol for preparation of heterogeneous biological samples for 3D electron microscopy: a case study for insects. *Scientific Reports*, 11(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83936-0>
- Ranieri, E., Ruschioni, S., Riolo, P., Isidoro, N., & Romani, R. (2016). Fine structure of antennal sensilla of the spittlebug *Philaenus spumarius* L. (Insecta: Hemiptera: Aphrophoridae). I. Chemoreceptors and thermo-/hygroreceptors. *Arthropod Structure and Development*, 45(5), 432–439. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.09.005>

- Richerson, J. V., Borden, J. H., & Hollingdale, J. (1972). Morphology of a unique sensillum placodeum on the antennae of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Journal of Zoology*, 50(7), 909–913. <https://doi.org/10.1139/z72-123>
- Romani, R., Isidoro, N., & Bin, F. (2010). Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma. In *Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0>
- Schmidt, J. M., & Smith, J. J. B. (1986). Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement. *Journal of Experimental Biology*, 125, 271–285.
- Xu, C. S., Hayworth, K. J., Lu, Z., Grob, P., Hassan, A. M., García-Cerdán, J. G., Niyogi, K. K., Nogales, E., Weinberg, R. J., & Hess, H. F. (2017). Enhanced FIB-SEM systems for large-volume 3D imaging. *ELife*, 6. <https://doi.org/10.7554/ELIFE.25916>
- Yokohari, F. (1999). *Atlas of Arthropod Sensory Receptors: Dynamic Morphology in Relation to Function* (E. Eguchi & Y. Tominaga, Eds.; pp. 191–210). Springer.
- Дьякова, А., Абу Дийак, К., & Полилов, А. (2025). Уникальная адаптация к миниатюризации: полная редукция вспомогательных клеток сенсилл у имаго *Megaphragma viggianii* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). <https://doi.org/10.24108/PREPRINTS-3113459>