

УДК 595.77; 57.043:533.6

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРЫЛОВОГО АППАРАТА И ПОЛЕТА НЕКОТОРЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, BRACHYCERA)

О.А. Беляев, В.С. Чуканов, С.Э. Фарисенков

(кафедра энтомологии; e-mail: olegent@yandex.ru)

Проведен сравнительный анализ крылового аппарата и летных характеристик у представителей 5 семейств двукрылых (Bombyliidae, Syrphidae, Scatophagidae, Calliphoridae и Sarcophagidae). Получены данные о скорости полета, аэродинамической силе, угле наклона плоскости взмахов крыльев, амплитуде и частоте взмахов, а также о площади крыльев, массе и объеме тела. Проанализированы соотношения между этими параметрами. Определены признаки, по которым различаются виды одного рода, представители разных родов одного семейства и разных семейств.

Ключевые слова: крыловой аппарат, полет, Diptera, Brachycera.

Подавляющее большинство двукрылых обладает чрезвычайно совершенным крыловым аппаратом, обеспечивающим максимальную скорость и маневренность полета. Его изучению посвящено большое количество работ [1—9 и др.]. Однако большая их часть выполнена на нескольких модельных объектах, относящихся преимущественно к родам *Calliphora*, *Drosophila*, *Musca* и *Tipula*. Между тем результаты некоторых сравнительных исследований [5, 7, 10, 11] и наблюдений за представителями разных семейств в естественных условиях свидетельствуют о том, что в морфофункциональной организации их крылового аппарата и летной активности могут существовать значительные различия, отражающие определенные адаптивные и эволюционные тенденции. Пытаясь получить представление о характере и величине этих различий, мы исследовали некоторые морфологические и аэродинамические особенности крылового аппарата у представителей 14 семейств короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera). В настоящей работе приводятся сведения о результатах сравнительного изучения нескольких видов из семейств Bombyliidae, Syrphidae, Scatophagidae, Calliphoridae и Sarcophagidae.

Материалы и методы

В работе были использованы 8 видов двукрылых: *Hemipenthes maurus* L., *Hemipenthes morio* L. (Bombyliidae), *Eristalis tenax* L., *Syrphus ribesii* L. (Syrphidae), *Scatophaga lutaria* F., *Scatophaga stercoraria* L. (Scatophagidae), *Lucilia caesar* L. (Calliphoridae) и *Sarcophaga carnaria* L. (Sarcophagidae). Насекомых отлавливали в окрестностях Москвы. Для опытов отбирали только самцов, по 5—7 экземпляров каждого вида, так как масса тела самок двукрылых может варьировать в процессе созревания и откладки яиц. Опыты про-

изводили в лабораторных условиях при температуре 25—28°C.

Скорость полета двукрылых (v) измеряли в камере размером 45 × 40 × 15 см с помощью цифрового фотоаппарата, производя видеозапись с частотой 210 и 420 кадров в секунду. При этом регистрировали только прямолинейные пролеты в горизонтальной плоскости, перпендикулярные оптической оси фотоаппарата. Скорость полета определяли при компьютерном анализе видеозаписей.

Для регистрации аэродинамической силы (T) использовали вертикально расположенную тонкую гибкую металлическую или пластмассовую пластину. Ее верхний конец фиксировали на штативе, а к нижнему за среднеспинку прикрепляли насекомое. Во время его летной активности регистрировали максимальный изгиб конца пластины. После опыта определяли, какой вес в ньютонах, приложенный к вершине горизонтально закрепленной пластины, вызывает зарегистрированное нами отклонение. Этот метод не позволяет отделить силу тяги от подъемной силы, но дает представление о максимальной суммарной силе, развиваемой в процессе работы крылового аппарата.

Частоту взмахов крыльев (n) в закрепленном полете определяли, регистрируя звуковые колебания, сопровождающие полет. Затем в ходе компьютерного анализа выделяли основную частоту колебаний.

Амплитуду взмахов (A) и угол наклона плоскости взмахов крыльев (β) в закрепленном полете определяли в процессе обработки результатов скоростной съемки.

Морфологические измерения проводили сразу после умерщвления насекомых. Массу тела (m) определяли с помощью аналитических весов. Для измерения объема тела (V) насекомых погружали в тонкие бюретки, частично заполненные водой. Площадь крыльев (S) определяли по фотографиям при помощи компьютерной программы “Компас”.

Таблица 1

Морфологические параметры

Вид	m, мг	V, мм ³	m/V, мг/мм ³	S, мм ²	P, Н/м ²	S/m, мм ² /мг
<i>Hemipenthes morio</i>	17,5 ± 2,6	38 ± 7	0,47 ± 0,05	26,3 ± 2,9	3,1 ± 0,1	1,58 ± 0,06
<i>Hemipenthes maurus</i>	24,7 ± 3,6	46 ± 2	0,56 ± 0,10	27,0 ± 2,2	4,4 ± 0,4	1,14 ± 0,10
<i>Eristalis tenax</i>	110,5 ± 4,6	186 ± 12	0,60 ± 0,03	34,6 ± 1,1	15,8 ± 1,0	0,32 ± 0,02
<i>Syrphus ribesii</i>	37,6 ± 3,0	76 ± 8	0,52 ± 0,03	21,8 ± 1,4	8,8 ± 0,3	0,56 ± 0,02
<i>Scatophaga lutaria</i>	19,8 ± 3,0	32 ± 4	0,64 ± 0,07	16,5 ± 1,5	5,8 ± 0,3	0,86 ± 0,05
<i>Scatophaga stercoraria</i>	29,3 ± 4,0	49 ± 7	0,62 ± 0,03	19,4 ± 1,3	7,3 ± 0,7	0,70 ± 0,06
<i>Lucilia caesar</i>	45,2 ± 5,4	63 ± 12	0,70 ± 0,06	17,7 ± 1,0	12,7 ± 1,2	0,40 ± 0,04
<i>Sarcophaga carnaria</i>	61,6 ± 4,0	113 ± 12	0,56 ± 0,03	24,4 ± 1,2	12,4 ± 0,4	0,40 ± 0,01

Примечание: m — масса тела; V — объем тела; m/V — плотность тела; S — площадь крыла; P — нагрузка на крылья; S/m — относительная площадь крыла. Средние значения представлены со стандартной ошибкой среднего.

Статистическую обработку полученных данных производили с помощью компьютерных программ “Statistica” и “Statgraphics Plus”. Для оценки достоверности различий параметров использовали критерий Уилкоксона—Уитни—Манна и критерий Колмогорова—Смирнова. Достоверность корреляций между параметрами устанавливали по критерию Спирмана.

Результаты и обсуждение

Масса и объем тела. Для многих двукрылых характерно наличие большого числа воздушных мешков в грудном и брюшном отделах тела, поэтому были основания предполагать, что они обладают сравнительно низкой плотностью тела. Наши измерения показали, что масса тела у изученных видов варьирует в пределах 17,5—110,5 мг, а объем — 32—186 мм³. Соответственно средняя плотность тела колеблется от 0,47 до 0,70 мг/мм³ и в целом является относительно малой [12]. Меньшей плотностью обладают виды *Hemipenthes*, *S. ribesii* и *S. carnaria*, а большей — виды *Scatophaga* и *L. caesar* (табл. 1). Для выяснения функционального значения отмеченных различий плотности тела у представителей разных семейств необходимо получение дополнительных данных.

Площадь крыльев. Рассматриваемые виды имеют крылья сходной формы, различающиеся по величине и пропорциям. Площадь крыла зависит от размеров насекомого, поэтому для сравнения мы использовали относительную величину S/m — отношение площади одного крыла к массе тела. Полученные данные (табл. 1) свидетельствуют о том, что максимальные значения относительной площади крыла характерны для представителей Bombyliidae и Scatophagidae (0,70—1,58 мм²/мг), а минимальные — для трех других семейств (0,32—0,56 мм²/мг).

Аналогичная тенденция наблюдается и при сравнении длины тела и крыла: у видов из первой группы длина крыла слегка превышает (Bombyliidae) или

максимально близка к длине тела (Scatophagidae). Представители второй группы (Syrphidae, Calliphoridae, Sarcophagidae) обладают крыльями, длина которых несколько уступает длине тела.

Сравнение крыловой нагрузки (отношения веса насекомого к суммарной площади крыльев) у изученных видов так же указывает на наличие различий между двумя вышеупомянутыми группами семейств: у первой из них она лежит в пределах 3,1—7,3 Н/м², а у второй — между 8,8 и 15,8 Н/м² (табл. 1).

Скорость полета. В лабораторных условиях у изученных видов максимальная скорость полета варьировала от 1,7 до 3,5 м/с. Средние значения лежат в пределах 1,4—2,5 м/с (табл. 2). При прочих равных условиях скорость полета зависит от массы тела насекомого. При этом может наблюдаться как прямая, так и обратная зависимость. Например, у *H. morio* (m = 17,5 мг) скорость полета составляет 1,5 м/с, а у *S. stercoraria* (m = 29,3 мг) она достигает 2,4 м/с (p < 0,05). Но у представителей Syrphidae более крупные виды летают с меньшей скоростью. Так, *E. tenax* (m = 110,5 мг) демонстрирует среднюю скорость 1,4 м/с, в то время как у *S. ribesii* (m = 37,6 мг) она составляет 2,5 м/с (p < 0,05).

Относительная скорость полета v/m так же широко варьирует (табл. 2). Ее максимальное значение (107 мм/с · мг у *S. lutaria*) на порядок превышает минимальное (12 мм/с · мг у *E. tenax*).

Аэродинамическая сила, как и скорость полета, зависит от размеров насекомого. Среди изученных видов ее среднее значение колеблется от 3,1 · 10⁻⁴ Н у *S. lutaria* до 14,1 · 10⁻⁴ Н у *E. tenax* (табл. 2) и находится в прямой зависимости от массы тела (рис. 1).

Однако относительная аэродинамическая сила (T/m) ограничена более узкими рамками, и при сравнении видов из разных семейств наблюдается обратная зависимость этой величины от размеров тела. Так в семействе Syrphidae максимальное значение этого параметра зарегистрировано не у крупного вида *E. te-*

Таблица 2

Кинематические параметры

Вид	v , м/с	v/m , мм/с · мг	T , 10^{-4} Н	T/m , Н/кг	n , Гц	A , град.	β , град.
<i>Hemipenthes morio</i>	$1,5 \pm 0,3$	89 ± 35	$4,9 \pm 1,7$	$28,7 \pm 1,5$	105 ± 2	77 ± 4	62 ± 8
<i>Hemipenthes maurus</i>	$1,8 \pm 0,1$	78 ± 9	$6,2 \pm 1,4$	$24,3 \pm 2,8$	110 ± 5	88 ± 5	62 ± 3
<i>Eristalis tenax</i>	$1,4 \pm 0,3$	12 ± 3	$14,1 \pm 2,3$	$12,7 \pm 1,8$	179 ± 7	83 ± 2	44 ± 2
<i>Syrphus ribesii</i>	$2,5 \pm 0,3$	68 ± 15	$9,0 \pm 1,2$	$22,5 \pm 1,7$	189 ± 9	78 ± 3	48 ± 2
<i>Scatophaga lutaria</i>	$2,0 \pm 0,1$	107 ± 14	$3,1 \pm 0,9$	$15,8 \pm 4,0$	112 ± 3	105 ± 4	50 ± 2
<i>Scatophaga stercoraria</i>	$2,4 \pm 0,1$	91 ± 16	$6,1 \pm 1,2$	$19,9 \pm 1,5$	132 ± 5	110 ± 4	55 ± 2
<i>Lucilia caesar</i>	$1,8 \pm 0,6$	40 ± 6	$7,3 \pm 0,9$	$17,6 \pm 2,0$	205 ± 17	104 ± 6	49 ± 2
<i>Sarcophaga carnaria</i>	$2,2 \pm 0,3$	37 ± 7	$11,3 \pm 1,7$	$18,2 \pm 2,5$	200 ± 10	93 ± 3	43 ± 1

Примечание: v — скорость полета; v/m — относительная скорость полета; T — аэродинамическая сила; T/m — относительная аэродинамическая сила; n — частота взмахов крыльев; A — амплитуда взмаха крыльев; β — угол наклона плоскости взмахов крыльев к продольной оси тела. Средние значения представлены со стандартной ошибкой среднего.

нах, а у сравнительно небольшого *S. ribesii* (табл. 2). Таким образом, отмеченные ранее различия в скорости полета этих видов, по-видимому, определяются относительной, а не абсолютной аэродинамической силой.

Частота взмахов крыльев у исследованных представителей Brachycera лежит в пределах 105—205 Гц (табл. 2). Наименьшее значение (105 Гц) зафиксировано у *H. morio* (Bombyliidae), а наибольшие (200 Гц и 205 Гц) — у представителей Sarcophagidae (*S. carnaria*) и Calliphoridae (*L. caesar*) соответственно.

Амплитуда взмахов крыльев у изученных нами видов варьирует в пределах 77—110° (табл. 2), достигая максимума у видов Scatophagidae (105° и 110°) и минимума у представителей Syrphidae (78° и 83°) и Bombyliidae (77° и 88°). При этом она, по-видимому, слабо зависит от размеров насекомого.

Угол наклона плоскости взмахов крыльев к продольной оси тела у двукрылых может существенно изменяться при маневрировании. В закрепленном по-

лете его значения лежат в пределах 43—62° (табл. 2). Максимальные углы зарегистрированы у видов *Hemipenthes* (62°) и *Scatophaga* (50° и 55°), а минимальные — у *S. carnaria* (43°) и *E. tenax* (44°).

Результаты сравнительного изучения крылового аппарата насекомых свидетельствует о “высокой степени коррелятивной зависимости многих параметров его организации и функционирования...” [6]. По литературным данным [2], при сравнении особей одного вида, например *Calliphora vicina* R.-D., отмечается положительная корреляция между частотой взмахов и подъемной силой, а также между этими параметрами и скоростью полета.

Полученные нами данные позволяют провести предварительный анализ соотношения некоторых параметров у двукрылых разной видовой принадлежности. По частоте взмахов крыльев эти виды можно разделить на две группы: одну из них образуют представители *Hemipenthes* и *Scatophaga* ($n = 105$ —132 Гц), другую — остальные виды ($n = 179$ —205 Гц). Кроме того, эти группы различаются по массе тела, крыловой нагрузке и аэродинамической силе.

Дальнейший анализ позволяет выделить несколько пар зависимых признаков. Четыре параметра находятся в зависимости от размеров насекомого. Положительная корреляция наблюдается между массой тела и крыловой нагрузкой ($r = 0,92$), а также между массой тела и аэродинамической силой ($r = 0,84$) (рис. 1). От размеров насекомого зависит и скорость его полета. Увеличение массы ведет к возрастанию скорости полета до определенного предела, а дальнейший рост массы тела приводит к замедлению полета (рис. 2). Относительная скорость полета находится в обратной зависимости от массы тела (рис. 3). У большинства видов наблюдается прямая зависимость скорости полета от относительной аэродинамической силы (рис. 4). Исключение составляют только

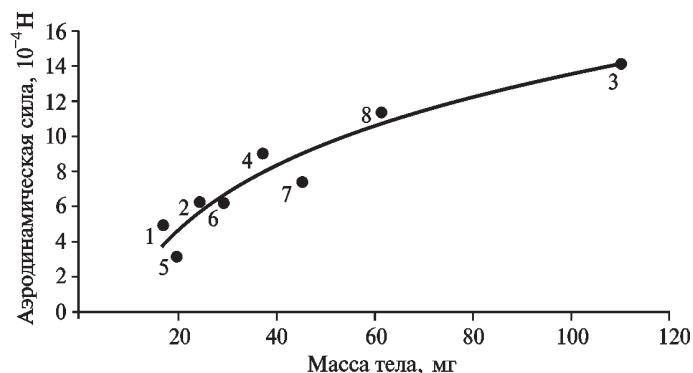


Рис. 1. Соотношение аэродинамической силы и массы тела. Линия регрессии построена по средним значениям данных параметров, измеренных у 43 особей. Точки — средние значения. 1 — *H. morio*; 2 — *H. maurus*; 3 — *E. tenax*; 4 — *S. ribesii*; 5 — *S. lutaria*; 6 — *S. stercoraria*; 7 — *L. caesar*; 8 — *S. carnaria*

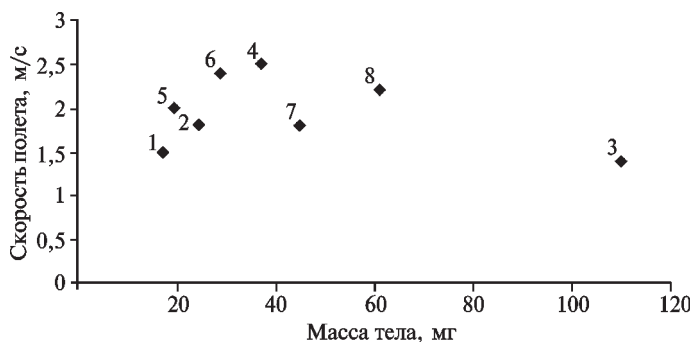


Рис. 2. Соотношение скорости полета и массы тела. Обозначения, как на рис. 1

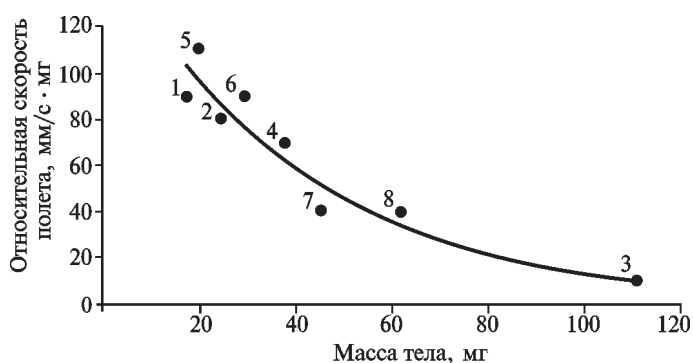


Рис. 3. Соотношение относительной скорости полета и массы тела. Обозначения, как на рис. 1

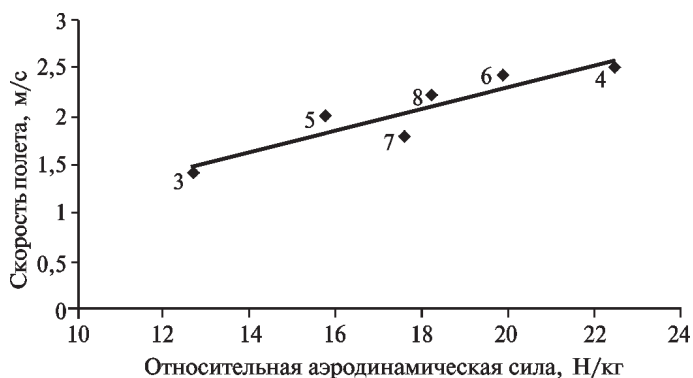


Рис. 4. Соотношение скорости полета и относительной аэродинамической силы. Линия регрессии построена по средним значениям данных параметров, измеренных у 34 особей. Обозначения, как на рис. 1

виды *Hemipenthes*, которые, по-видимому, не развивали максимальной скорости полета в условиях эксперимента. Отрицательная корреляция наблюдается

между частотой взмахов и углом наклона плоскости взмахов крыльев ($r = -0,83$).

Анализ полученных данных позволяет провести предварительное сравнение изученных параметров у представителей разных видов, родов и семейств. Результаты такого сравнения свидетельствуют о том, что виды одного рода могут различаться по некоторым признакам. Так, представители рода *Scatophaga* достоверно различаются по частоте взмахов крыльев, а у видов *Hemipenthes* имеются различия в относительной площади крыльев и соответственно крыловой нагрузке.

Аналогичные закономерности могут наблюдаться и при сравнении видов из разных родов одного семейства. Например, для *E. tenax* по сравнению с *S. ribesii* характерны большая масса и объем тела, а также более высокие показатели крыловой нагрузки. Однако первый вид уступает второму по таким показателям, как относительная аэродинамическая сила и скорость полета.

В пределах рассматриваемых семейств все изученные параметры варьируют в широком диапазоне, поэтому трудно выделить из них те, которые были бы специфичными для каждого семейства. Тем не менее, как ранее отмечалось, по комплексу признаков все исследованные нами объекты распадаются на 2 группы. В первой из них выделяется семейство Bombyliidae (Orthorrhapha), отличающееся от всех остальных семейств по максимальному значению относительной аэродинамической силы и минимальному — крыловой нагрузки. От представителей той же группы (Scatophagidae) виды *Hemipenthes* отличаются меньшими значениями плотности тела и скорости полета. Вторую группу образуют семейство Syrphidae (Cyclorrhapha, секция Aschiza), а также два близких семейства — Calliphoridae и Sarcophagidae (Cyclorrhapha, секция Shizophora). Несмотря на то, что все эти виды занимают различное систематическое положение, они обладают сходными общими характеристиками крылового аппарата и летной активности.

Все отмеченные нами закономерности работы крылового аппарата и полета рассмотренных двукрылых, несомненно, определяются особенностями образа жизни и поведением этих насекомых. Для выяснения их адаптивного значения необходимо проведение специальных исследований в естественных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Vogel S. Flight in Drosophila. I. Flight performance of tethered flies // J. Exp. Biol. 1966. Vol. 44. P. 567–578.
2. Nachtigall W., Roth W. Correlations between stationary measurable parameters of wing movement and aerodynamic force production in the blowfly (*Calliphora vicina* R.-D.) // J. Comp. Physiol. 1983. Vol. 150. P. 251–260.

3. Nachtigall W. *Calliphora* as a model system for analyzing insect flight // Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology / Eds. G.A. Kerkut, L.J. Gilbert. London: Pergamon Press, 1985. Vol. 5. P. 571–605.

4. Бродский А.К. Полет насекомых с высокой частотой взмаха крыльев // Энтномол. обозр. 1986. Т. 65. Вып. 2. С. 269–279.

5. *Ellington C.P.* The aerodynamics of hovering insect flight I—V // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1984. Vol. 305. P. 1—181.

6. *Бродский А.К.* Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. 208 с.

7. *Ennos A.R.* The kinematics and aerodynamics of the free flight of some Diptera // *J. Exp. Biol.* 1989. Vol. 142. P. 49—85.

8. *Zanker J.M.* The wing beat of *Drosophila melanogaster*. I. Kinematics // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1990. Vol. 327. P. 1—18.

9. *Dudley R.* The biomechanics of insect flight: form, function, evolution // Princeton: Princeton University Press, 2002. 476 p.

10. *Grodnitsky D.L., Morozov P.P.* Morphology, flight kinematics and deformation of the wings in holometabolous insects (Insecta: Oligoneoptera — Scarabaeiformes) // *Russian Entomol. J.* 1995. Vol. 3(3—4). P. 3—32.

11. *Гродницкий Д.Л.* Адаптации к машущему полету у различных насекомых с полным превращением // *Зоол. журн.* 1996. Т. 75. Вып. 5. С. 692—700.

12. *Bennet-Clark H.C., Alder G.M.* The effect of air resistance on the jumping performance of insect // *J. Exp. Biol.* 1979. Vol. 82. P. 105—121.

Поступила в редакцию
25.05.11

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF FLIGHT APPARATUS AND FLIGHT OF SOME FLIES (DIPTERA, BRACHYCERA)

O.A. Belyaev, V.S. Chukanov, S.E. Farisenkov

Comparative analysis of flight apparatus and flight characteristics in representatives of 5 dipterous families (Bombyliidae, Syrphidae, Scatophagidae, Calliphoridae and Sarcophagidae) is carried out. Data on flight velocity, aerodynamic force, wing-beat frequency, stroke amplitude and stroke plane angle, wing area, body mass and body volume are received. Relations between these parameters are analyzed. Features upon which species of the same genus, representatives of different genera in one family and different families separates are determined.

Key words: *flight, Diptera, Brachycera.*

Сведения об авторах:

Беляев Олег Александрович — мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-27; e-mail: olegent@yandex.ru.

Чуканов Виталий Сергеевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-27.

Фарисенков Сергей Эдуардович — студент кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-27.