ЭНТОМОЛОГИЯ

УДК 595.79::591.499.6

ИССЛЕДОВАНИЕ АЛЛОМЕТРИИ ФОРМЫ И ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ. ЧАСТЬ 1. HYMENOPTERA

О.А. Беляев*, С.Э. Фарисенков

Кафедра энтомологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
**e-mail: olegent@yandex.ru*

Аллометрия формы крыла широко распространена среди насекомых, поскольку взаимодействие крыла с воздушной средой и аэродинамика полета во многом зависят от размеров тела. На широком круге представителей перепончатокрылых насекомых была изучена аллометрия формы и жилкования крыльев. Показано, что с увеличением размеров тела возрастает удлинение переднего крыла, и его геометрический центр смещается в сторону основания; аналогичные характеристики задних крыльев с размером насекомых не коррелируют. С помощью методов геометрической морфометрии были выявлены общие для исследованных Hymenoptera аллометрические закономерности в расположении элементов жилкования. При увеличении размеров тела ячейки центральной области переднего крыла растягиваются в продольном направлении, ячейки дистальной и проксимальной зон сокращаются в длине. На заднем крыле у большинства семейств с повышением размеров тела наблюдается удлинение ячеек в проксимальной области и укорочение в дистальной.

Ключевые слова: *Hymenoptera, размеры тела, аллометрия, геометрическая морфометрия, форма крыла, жилкование крыльев*

Как известно, размеры тела существенным образом влияют на строение и функции организма [1]. Влияние размеров тела на относительные размеры и объемы органов – это повсеместно распространенное явление среди животных, получившее название “аллометрия”.

Аллометрию, которая проявляется у взрослых организмов, подразделяют на статическую, т.е. различия по форме и относительным размерам органов у особей одного вида, и эволюционную, которая обозначает различия в относительных размерах органов у представителей разных видов. Эволюционная аллометрия базируется на генетических различиях между видами. Статическая аллометрия возникает как вследствие генетических различий между особями, так и под воздействием разных условий среды [2, 3]. У близкородственных видов аллометрия формы крыльев может иметь сходный характер с таковой внутри вида, как было показано для рода *Lutzomyia* (Diptera: Psychodidae) [4]. В то же время среди крупных таксономических групп общие закономерности могут быть не столь явными по причине бóльших различий в морфологии и экологии их представителей.

Аэродинамика полета зависит от параметров взаимодействия с воздушной средой, которые существенно различаются у мелких и крупных животных. С увеличением размеров тела непропорционально возрастает момент инерции крыла, так как он зависит от квадрата его длины; нелинейно растет сила лобового сопротивления, которая пропорциональна квадрату скорости движения. При малых размерах тела и низких числах Рейнольдса вклад нестационарных аэродинамических механизмов (дополнительное вихреобразование при пронации и супинации крыльев – “rotational circulation”, хлопок дорсальными сторонами крыльев в верхней точке траектории их движения – “clap and fling” и др.) в создание подъемной силы и силы тяги особенно велик [5]. Эти и многие другие различия в физике полета мелких и крупных насекомых неизбежно сопровождаются изменениями формы крыльев, что было показано в ходе теоретических изысканий [6] и морфометрических исследований [4, 7–9]. Так, в работе Данфорта [7] было изучено влияние размеров тела на форму и жилкование крыльев перепончатокрылых на примере пяти родов пчел. Было обнаружено, что с увеличением размеров тела уменьшается размер птеростигмы, возрастает удлинение переднего крыла, а его геометрический центр смещается в проксимальном направлении; кроме того, происходит растяжение второй радиомедиальной и второй дискоидальной ячеек переднего крыла в продольном направлении. Чтобы более подробно изучить аллометрию формы и жилкования крыльев у Hymenoptera, мы провели похожее исследование, расширив круг объектов до представителей нескольких семейств стебельчатобрюхих и сидячебрюхих перепончатокрылых и применив более современные и точные методы геометрической морфометрии.

Материалы и методы

Работа проведена на 238 особях перепончатокрылых – представителях 32 родов (таблица). Некоторые виды одного рода, близкие по массе, рассматривались вместе. Большинство использованных в работе насекомых представляют собой авторские сборы 2011–2015 гг. из лесопарковых зон Москвы, а также с территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского. Наездники *Bracon* sp. были предоставлены К.Г. Самарцевым из культуры (Зоологический институт РАН).

Большинство видов в настоящем исследовании представлены одним полом, что продиктовано необходимостью снизить возможное влияние полового диморфизма на результаты. В ряде работ было показано, что существует половой диморфизм формы крыла [10]; он может составлять существенную долю внутривидовой изменчивости формы и имеет как аллометрическую, так и неаллометрическую составляющие [11]. У представителей Symphyta были исследованы только самцы, поскольку масса тела самок этих насекомых может значительно варьировать в зависимости от физиологического состояния, связанного с созреванием и откладкой яиц. В случаях, когда отлов самцов ряда стебельчатобрюхих был затруднителен либо невозможен, использовались самки, а также стерильные рабочие особи общественных перепончатокрылых.

Массу тела насекомых измеряли на аналитических весах с точностью до 0,1 мг незамедлительно после фиксации парами этилацетата. В качестве показателя длины тела была выбрана длина торакса, которую измеряли по фотографиям.

По фотографиям передних и задних крыльев, полученных на микроскопе с апохроматическими объективами, в программе AutoCAD 2015 (Autodesk, Inc., США) были вычислены длина и площадь крыльев. Длину крыла определяли как расстояние между основанием и наиболее удаленной от основания точкой апекса. Данный отрезок также принимали за продольную ось крыла. Было определено расположение геометрического центра задних и передних крыльев и расстояние от апекса до точки ортогональной проекции геометрического центра крыла на его продольную ось (рис. 1). Было вычислено соотношение площадей переднего и заднего крыльев.

Для исследованных характеристик мы использовали следующие обозначения:

m – масса тела;

S – суммарная площадь пары крыльев;

S_f – площадь переднего крыла;

S_h – площадь заднего крыла;

l_f – длина переднего крыла;

l_h – длина заднего крыла;

lc_f – расстояние от апекса переднего крыла до точки ортогональной проекции его геометрического центра на продольную ось;

lc_h – расстояние от апекса заднего крыла до точки ортогональной проекции его геометрического центра на продольную ось.

Было рассчитано общее удлинение пары крыльев (AR) по формуле:

$$AR = \frac{l_f^2}{S}.$$

Также были вычислены удлинение переднего (AR_f) и удлинение заднего (AR_h) крыльев:

$$AR_f = \frac{l_f^2}{S_f}.$$

$$AR_h = \frac{l_h^2}{S_h}.$$

Для оценки расположения геометрических центров вдоль продольных осей переднего и заднего крыльев использовали коэффициенты lc_f/l_f и lc_h/l_h. Геометрический центр крыла рассчитан как центр масс плоской фигуры, которую образует контур крыла.

Были рассчитаны медианные значения характеристик. Необходимость использования медиан вместо средних значений продиктована относительно небольшими объемами выборок и отличающимся от нормального характером распределений [19]. Для выявления аллометрических изменений формы крыльев был проведен регрессионный анализ медианных значений исследованных характеристик методом главных осей (SMATR) в среде R [12].

Для анализа методами геометрической морфометрии была отобрана бóльшая часть материала: 212 особей – представители 28 родов (таблица). Крылья с неприемлемыми для геометрической морфометрии повреждениями были исключены из анализа. Метки проставляли у основания крыла, в местах ветвлений и пересечений жилок, в том числе в точках впадения жилок в край крыла. В случае жилки, постепенно утончающейся и не достигающей края крыла, метку ставили на пересечении края условной линией, продолжающей такую жилку. В случае резко обрывающейся жилки метку располагали на ее конце. Таким образом, были использованы только метки I и II типа [13, 14], что позволило анализировать различия в расположении элементов жилкования как гомологичных структур.

Оцифровка меток и создание файлов с координатами меток и контурами крыльев были выполнены в программах tpsUtil и tpsDig2 [15, 16]. Для уменьшения ошибки при оцифровке метки для каждого крыла проставляли дважды, затем координаты были усреднены [17]. Морфометрический анализ координат проведен в программе MorphoJ [18]. Статистический анализ выполнен в программе STATISTICA 10 (Statsoft, Inc., США).

Таблица

Число исследованных насекомых, а также их пол и медианные значения размерных параметров

Семейство	Вид	Пол	Число особей	Масса тела, мг	Длина торакса, мм
Andrenidae	*Andrena argentata**	♂/♀	14	24,2	3,53
Apidae	*Apis mellifera**	☿	19	101,0	4,89
	Nomada spp.*	♀	15	16,3	2,91
Braconidae	*Bracon* sp.*	♀	5	-	1,04
	*Homolobus annulicornis**	♀	2	23,1	4,14
	Macrocentrus spp.*	♂/♀	2	0,8	1,64
	*Macrocentrus thoracicus**	♀	2	3,2	2,13
	Phanerotoma sp.	♂	1	1,0	1,65
	*Zele chlorophthalmus**	♀	3	5,4	2,74
Chrysididae	*Chrysis* spp.*	♂/♀	2	22,3	3,81
	*Hedychrum gerstaeckeri**	♀	1	14,6	3,21
	*Hedychrum nobile**	♀	1	21,5	3,64
	*Hedychrum rutilans**	♀	1	12,9	2,86
	*Holopyga amoenula**	♀	1	10,8	2,77
	Pseudomalus sp.	♀	1	5,8	2,36
	*Parnopes grandior**	♂/♀	8	62,3	4,83
Crabronidae	*Argogorytes mystaceus**	♀	10	60,1	4,52
	*Bembecinus tridens**	♀	14	21,4	2,78
	*Bembix rostrata**	♂	10	150,7	6,03
Ichneumonidae	*Cosmoconus elongator**	♂	5	16,9	3,20
	*Diplazon laetatorius**	♂	2	6,4	2,11
	Enicospilus ramidulus	♀	2	39,2	4,97
	Erromenus sp.*	♂	1	13,2	2,88
	Hadrodactylus sp.*	♂	1	31,0	3,78
	Ichneumon spp.*	♂	13	40,5	4,97
	*Limerodops elongatus**	♂	2	33,2	4,82
	*Polyblastus varitarsus**	♂	2	10,3	2,90
	*Stenichneumon culpator**	♂	2	39,7	5,40
Megalodontesidae	*Megalodontes cephalotes*	♂	8	35,5	3,40
Sphecidae	*Ammophila pubescens**	♂/♀	17	34,7	4,97
	Sphex funerarius	♀	1	72,4	8,81
Tenthredinidae	*Athalia* spp.*	♂	6	4,6	1,92
	*Tenthredo campestris**	♂	12	46,8	3,85
	*Tenthredo mesomela**	♂	13	30,7	3,47
Vespidae	*Discoelius zonalis**	♀	6	61,1	5,64
	*Vespa crabro**	☿	14	388,0	7,29
	*Vespula germanica**	☿	19	73,0	5,05

Примечание: звездочкой помечены виды, включенные в анализ методами геометрической морфометрии.

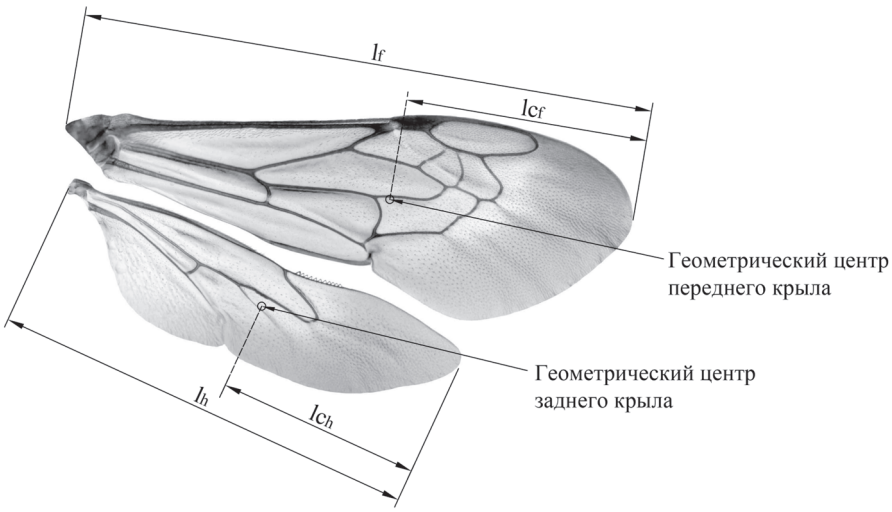

Рис. 1. Схема измерения линейных характеристик крыльев.
Расшифровка обозначений дана в тексте (Материалы и методы).

Результаты и обсуждение

Регрессионный анализ морфологических характеристик крыльев. Аллометрические зависимости характеристик формы крыльев от размерных параметров (массы тела и длины торакса) были построены независимо друг от друга.

Обнаружено, что AR у исследованных перепончатокрылых растет с увеличением массы тела ($AR = 2{,}63m^{0{,}05}$, $p < 0{,}05$) (рис. 2А). Так же аллометрически изменяется $AR_f = 4{,}27m^{0{,}04}$, $p < 0{,}05$) (рис. 2Б), при этом геометрический центр переднего крыла смещается в сторону основания ($L_f/Lc_f = 0{,}42m^{0{,}01}$, $p < 0{,}05$) (рис. 2В). Соотношения S_f/S_h и lc_h/l_h, а также AR_h не зависят от размеров тела. Все вышеперечисленные зависимости проявляются сходным образом, если в качестве показателя размеров тела использовать длину торакса, а не прижизненную массу тела. Поэтому правомерно заключение, что при отсутствии возможности измерения массы тела допустимо использование длины торакса для изучения аллометрии у насекомых – по крайней мере, на уровне отрядов.

Увеличение AR_f с ростом размеров тела является закономерным явлением. От удлинения крыла зависит характер образования вихря передней кромки, и при высоких числах Рейнольдса вытянутое крыло более эффективно [6]. Зона вихря передней кромки лежит практически в пределах пластинки переднего крыла; заднее крыло не оказывает влияния на процесс образования этого вихря и его удержания от срыва, поэтому AR_h и lc_h/l_h не связаны с размерами тела.

Геометрическая морфометрия. Анализ методами геометрической морфометрии был проведен отдельно для представителей каждого семейства. Во-первых, таким образом было достигнуто максимально возможное покрытие метками, так как характер жилкования внутри отряда существенно варьирует. Во-вторых, анализировать все семейства как единую выборку с применением такого чувствительного метода, как регрессионный анализ прокрустовых координат, было бы некорректно. В некоторых случаях жилкование крыльев представителей одного семейства не было однотипным, поэтому часть видов была исключена. Виды, исследованные методами геометрической морфометрии, помечены в таблице. У Chrysididae задние крылья не были проанализированы из-за редуцированного жилкования.

Был проведен корреляционный анализ центроидного размера переднего и заднего крыльев с массой тела и длиной торакса для каждого семейства в отдельности. Для оценки корреляции был использован критерий Спирмена. Мы обнаружили, что для всех исследованных групп длина торакса и масса тела хорошо коррелируют с центроидным размером ($p < 0{,}05$). Поэтому в дальнейшем в качестве критерия, отражающего размеры тела, был использован центроидный размер.

Для того чтобы выявить наличие изменений в расположении элементов жилкования, связанных с размерами тела, был проведен регрессионный анализ зависимости прокрустовых координат от центроидного размера для передних и задних крыльев. В качестве зависимых переменных выступала форма крыльев отдельных особей. Также при помощи данного метода была определена процентная доля аллометрической вариации формы крыла, которая равна доле предсказанной вариации формы относительно совокупной [11]. Доля аллометрической вариации формы крыла существенно различается у разных исследованных таксономических групп Hymenoptera и составляет от 22% до 75% для переднего крыла и от 22% до 70% – для заднего. Все значения статистически достоверны ($p < 0{,}05$) по критерию перестановки, использующему нулевую гипотезу об отсутствии зависимости между переменными и эквивалентному тесту Гудала (Goodall's F-test).

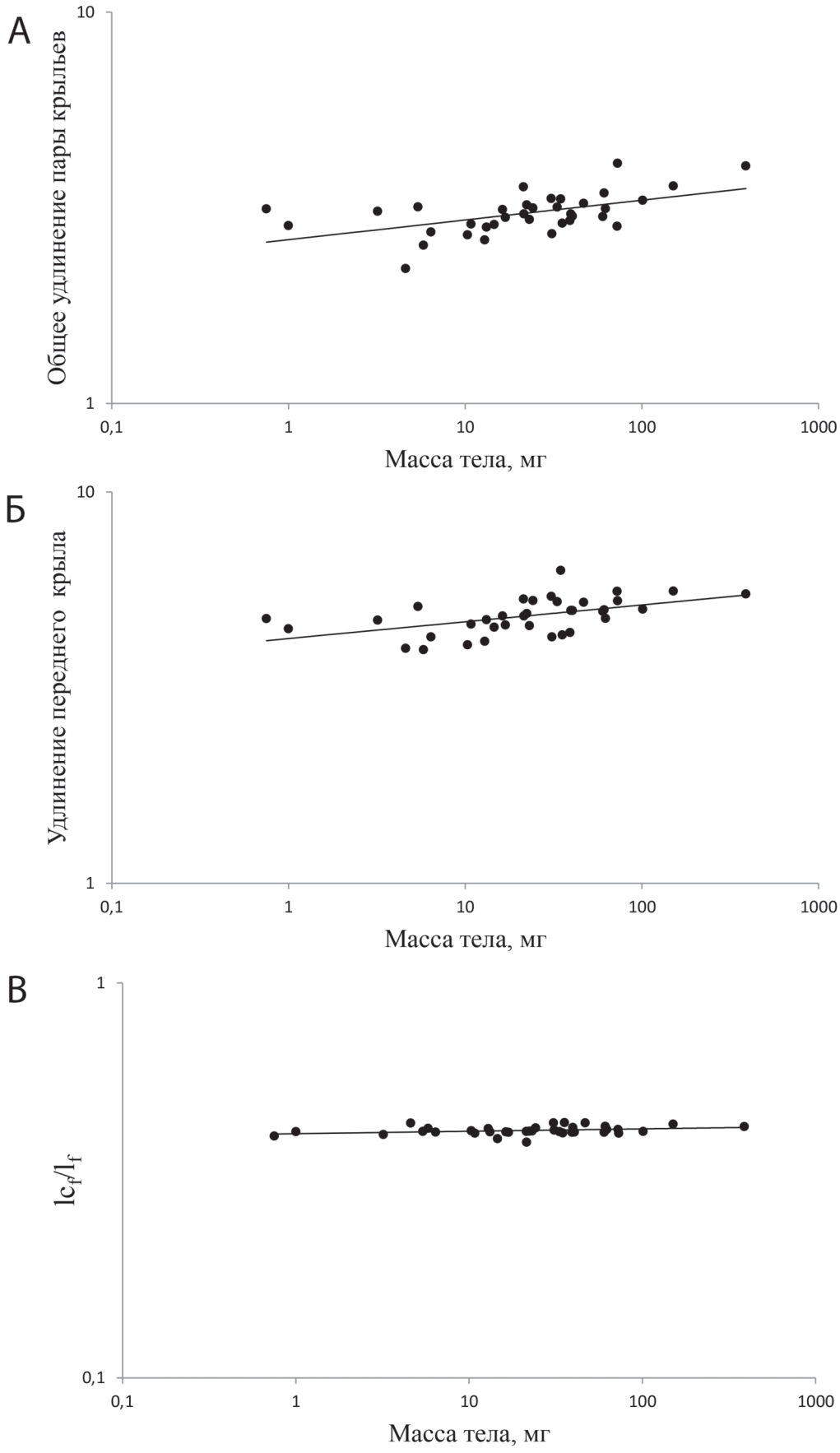

Рис. 2. Аллометрические кривые зависимостей параметров крыльев от массы тела. Расшифровка обозначений дана в тексте (Материалы и методы).

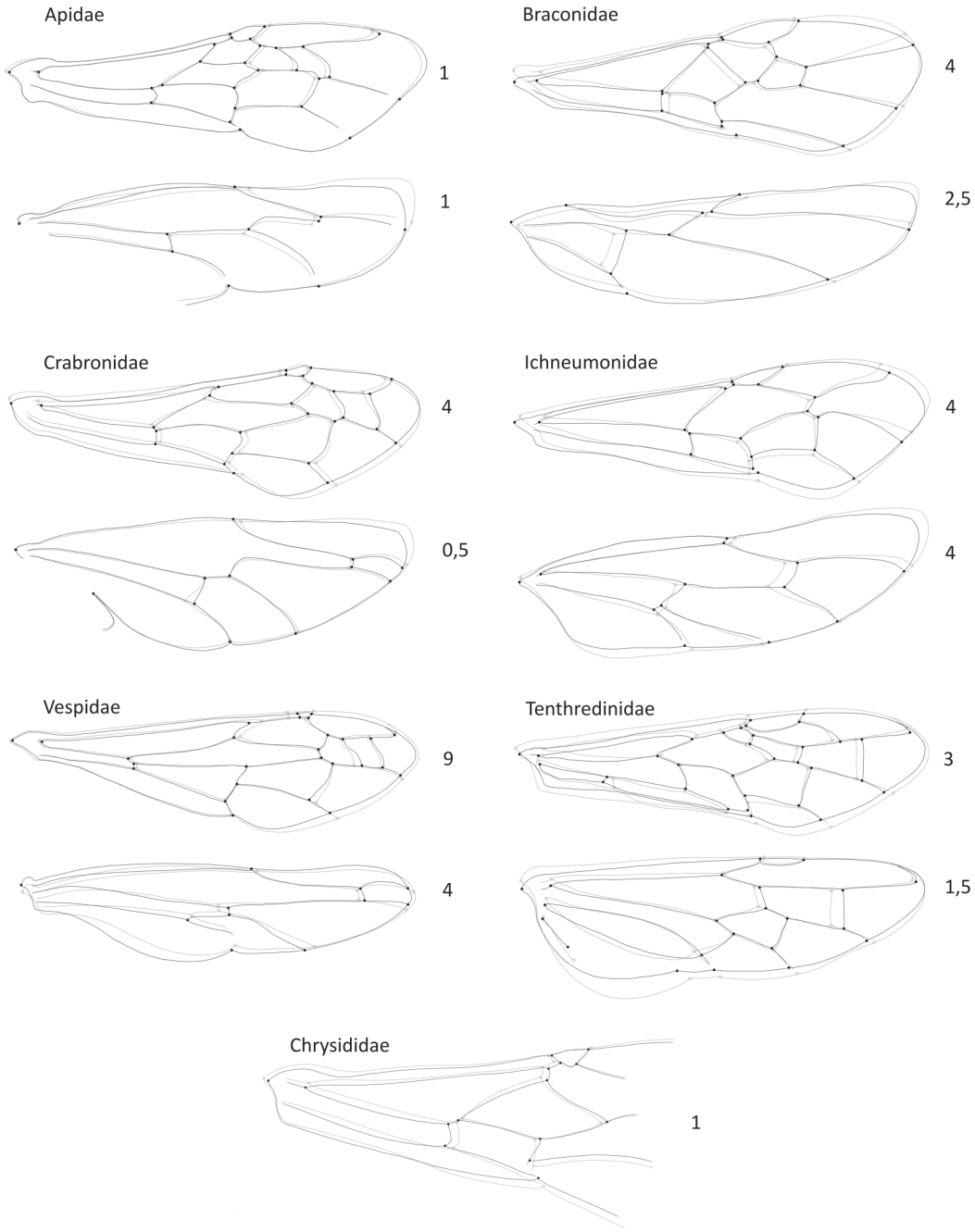

Рис. 3. Деформации формы, полученные на основе регрессионного анализа зависимости прокрустовых координат от центроидного размера после исключения остаточной регрессии. Серым контуром с выколотыми точками обозначены эталонные конфигурации, черным контуром с закрашенными точками – конфигурации, соответствующие изменению формы при увеличении центроидного размера. В большинстве случаев масштаб изменений увеличен для наглядности, масштабные коэффициенты приведены. Контуры крыльев построены для лучшего восприятия и не несут точной информации о деформации контура при изменении центроидного размера.

По результатам анализа деформаций формы при изменении центроидного размера (рис. 3) можно утверждать, что для всех представленных семейств существуют общие тенденции в изменении расположения элементов жилкования. Для большинства семейств при увеличении размеров тела характерно укорочение ячеек проксимальной и дистальной части переднего крыла, ячейки центральной части удлиняются в продольном направлении. Чаще всего наблюдаются следующие изменения: укорочение 1Cu (базальная часть крыла); удлинение 1M, 2Cu, 2R1 и 1Rs (центральная часть); укорочение 3Rs, 3M, 3Cu (дистальная часть). На заднем крыле у большинства семейств можно отметить растяжение ячеек R и Cu/1Cu (базальная область крыла), укорочение Rs и M (дистальная область). Относительная площадь птеростигмы сокращается в той или иной степени.

О каких-либо общих тенденциях в расположении жилок относительно поперечной оси крыльев судить сложно. Однако у всех исследованных групп, за исключением пчел (Apiformes), при увеличении

размеров тела происходит сжатие контура переднего крыла в центральной или дистальной области, что согласуется с общим ростом удлинения. В проксимальной области ввиду отсутствия меток на контуре переднего крыла такие изменения проследить не удалось. Контур задних крыльев изменяется по-разному в разных семействах, что наглядно иллюстрирует отсутствие корреляции удлинения заднего крыла с размерами тела.

Авторы благодарны С.А. Белокобыльскому за определение Braconidae, В.Е. Гохману за определение Ichneumonidae и консультации, А.В. Антропову за помощь в определении некоторых ос и консультации, Н.Б. Винокурову за помощь в определении Chrysididae и консультации, Т.В. Левченко за помощь в определении некоторых пчел и консультации, А.Е. Костюнину за помощь в определении Tenthredinidae и консультации, К.Г. Самарцеву за предоставление *Bracon* sp., а также И.Я. Павлинову, В.М. Карцеву и А.А. Полилову за консультации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-00208).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Schmidt-Nielsen K.* Scaling: Why is animal size so important? Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. 241 p.

2. *Cheverud J.M.* Relationships among ontogenetic, static and evolutionary allometry // Am. J. Phys. Anthropol. 1982. Vol. 59. N 2. P. 139–149.

3. *Shingleton A.W., Frankino W.A., Thomas F.T., Nijhout H.F., Emlen D.J.* Size and shape: The developmental regulation of static allometry in insects // BioEssays. 2007. Vol. 29. N 6. P. 536–548.

4. *Dujardin J.P., Le Pont F., Baylac M.* Geographical versus interspecific differentiation of sand flies: a landmark data analysis // Bull. Entomol. Res. 2003. Vol. 93. N 1. P. 87–90.

5. *Chin D.D., Lentink D.* Flapping wing aerodynamics: From insects to vertebrates // J. Exp. Biol. 2016. Vol. 219. N 7. P. 920–932.

6. *Harbig R.R., Sheridan J., Thompson M.C.* Reynolds number and aspect ratio effects on the leading-edge vortex for rotating insect wing planforms // J. Fluid Mech. 2013. Vol. 717. P. 166–192.

7. *Danforth B.N.* The evolution of hymenopteran wings: the importance of size // J. Zool. Lond. 1989. Vol. 218. N 2. P. 247–276.

8. *Francuski L., Vujić A., Kovačević A., Ludos´ki J., Milankov V.* Identification of the species of the *Cheilosia variabilis* group (Diptera, Syrphidae) from the Balkan Peninsula using wing geometric morphometrics, with the revision of status of *C. melanopa redi* Vujić, 1996 // Contr. Zool. 2009. Vol. 78. N 3. P. 129–140.

9. *Mielczarek Ł.E., Oleksa A., Meyza K., Tofilski A.* Seasonal polyphenism in *Eristalis pertinax* (Diptera: Syrphidae) // Eur. J. Entomol. 2016. Vol. 113. P. 489–496.

10. *Pretorius E.* Using geometric morphometrics to investigate wing dimorphism in males and females of Hymenoptera – a case study based on the genus *Tachysphex* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae) // Aus. J. Entomol. 2005. Vol. 44. N 2. P. 113–121.

11. *Gidaszewski N.A., Baylac M., Klingenberg C.P.* Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup // BMC Evol. Biol. 2009. Vol. 9:110.

12. *Warton D.I., Duursma R.A., Falster D.S., Taskinen S.* smatr 3 – an R package forestimation and inference about allometric lines // Methods Ecol. Evol. 2012. Vol. 3. N 2. P. 257–259.

13. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.

14. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: A primer. N.Y.: Elsevier Academic Press, 2004. 443 pp.

15. tpsDig2. Morphometrics at SUNY Stony Brook [Электронный ресурс]. 2013. Дата обновления: 30.01.2018. URL: http://life.bio.sunysb.edu/morph (дата обращения: 03.08.2018).

16. tpsUtil. Morphometrics at SUNY Stony Brook [Электронный ресурс]. 2015. Дата обновления: 20.02.2018. URL: http://life.bio.sunysb.edu/morph (дата обращения: 03.08.2018).

17. *Arnqvist G., Martensson T.* Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1998. Vol. 44. N 1–2. P. 73–96.

18. *Klingenberg, C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. Vol. 11. N 2. P. 353–357.

19. *Glantz S.A.* Primer of Biostatistics. 4th Edition. N.Y.: McGraw-Hill, 1997. 473 p.

Поступила в редакцию
05.08.18

Принята к печати
20.09.18

ENTOMOLOGY

A STUDY ON ALLOMETRY OF WING SHAPE AND VENATION IN INSECTS. PART 1. HYMENOPTERA

O.A. Belyaev**, *S.E. Farisenkov

Department of Entomology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia
**e-mail: olegent@yandex.ru*

Allometry of wing shape is very common among insects, since wing-air interaction and aerodynamics of flight are largely depend on body size. In the present work we have studied

allometry of wing shape and venation on wide range of representatives of Hymenoptera. It has been shown that by increase in body size the aspect ratio of forewings grows, and the center of the area shifts towards the base; similar parameters of hindwings do not correlate with size of the insects. Geometric morphometric methods permitted to reveal the allometric tendencies in arrangement of wing vein elements common for the hymenopterans studied. At increase of body size, the cells of central region of forewings stretch in longitudinal direction, the cells of distal and proximal regions reduce in length. Concerning hindwings, most families with increase in body size show elongation of the cells in proximal zone and shortening of the cells in distal zone.

Keywords: *Hymenoptera, body size, allometry, geometric morphometrics, wing shape, wing venation*

Сведения об авторах

Беляев Олег Александрович – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-16-95; e-mail: olegent@yandex.ru

Фарисенков Сергей Эдуардович – вед. инженер кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-16-95; e-mail: littleblacktriangle@gmail.com