

## ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 595.77; 591.499.6

ИССЛЕДОВАНИЕ АЛЛОМЕТРИИ ФОРМЫ И ЖИЛКОВАНИЯ  
КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ. ЧАСТЬ 2. DIPTERA

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*

В работе исследовалось влияние размеров тела на форму крыла и расположение жилок у широкого круга семейств двукрылых насекомых (Diptera). В качестве показателей размеров тела использовались масса тела и длина торакса. Форма крыла была охарактеризована такими параметрами, как удлинение крыла и расположение геометрического центра относительно его продольной оси. Аллометрию жилкования изучали методами геометрической морфометрии. Было выявлено, что характер зависимости формы крыла от размеров тела неодинаков у короткоусых (*Brachycera*) и длинноусых (*Nematocera*) двукрылых. У *Nematocera* удлинение крыла возрастает с размерами тела, у *Brachycera* какая-либо корреляция отсутствует. Для *Brachycera* прослеживается смещение геометрического центра крыла в сторону его основания с увеличением размеров тела, для *Nematocera* какой-либо корреляции не наблюдается. Было показано, что аллометрический компонент изменчивости расположения жилок существенно варьирует между разными семействами. С увеличением размеров тела у большинства изученных *Brachycera*-*Cycloptera* (*Calliphoridae*, *Muscidae*, *Sarcophagidae*, *Sepsidae*, *Tachinidae*) жилка r-m смещается в базальном направлении, а жилка dm-cu – в апикальном. В подотряде *Brachycera*-*Orthoptera* (*Asilidae*, *Dolichopodidae*, *Empididae*, *Rhagionidae*, *Tabanidae*) точка слияния жилки  $R_{2+3}$  с C смещается в сторону апекса. Для представителей *Nematocera* (*Chironomidae*, *Limonidae*, *Tipulidae*) характерно перемещение точки слияния жилки  $CuA_2$  с C в сторону основания крыла, а жилки r-m – в сторону апекса. Полученные результаты подтверждают значительное влияние размеров тела на форму крыльев Diptera. Однако характер аллометрии в разных подотрядах различен, вероятно, по причине того, что значения полетных характеристик (частоты, амплитуды взмахов), относительные размеры крыла (отношение площади крыла к массе тела) и жилкование сильно варьируют у двукрылых. Можно заключить, что в рамках отряда Diptera размер тела не является главным фактором, определяющим форму крыла.

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

Явление аллометрии убедительно доказано для многих животных, в том числе насекомых [1]. Известно, что размеры тела оказывают заметное влияние на расположение элементов жилкования и форму крыла насекомых как на уровне отрядов и семейств [2, 3], так и на внутривидовом уровне [4, 5]. Подобные аллометрические изменения могут

иметь адаптивное значение для насекомых [6]. Так, например, миниатюризация приводит к редукции жилкования и развитию бахромки на крыльях [7], что, по-видимому, является адаптацией к полету при малых размерах и низких числах Рейнольдса. Зависимость расположения геометрического центра и удлинения крыла от размеров тела была

показана для некоторых Hymenoptera [3]. Исходя из этого, мы предположили наличие подобной аллометрии у Diptera. Целью работы было выявление у двукрылых зависимости формы крыла и характера жилкования от размеров тела.

### Материалы и методы

Исследование проведено на 527 особях — представителях 58 родов двукрылых из 26 семейств (таблица). Используемые в работе насекомые были отловлены в период с 2010 по 2015 гг. в парках Москвы и на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского.

Каждый вид в настоящем исследовании представлен одним полом, чтобы исключить возможное влияние на результаты полового диморфизма формы крыла, о наличии которого сообщают некоторые авторы [8–10]. При этом мы изучали преимущественно самцов, поскольку масса тела самок может существенно меняться в ходе репродуктивного цикла. Исключения были сделаны для кровососущих (Culicidae, Tabanidae) и паразитических двукрылых (часть Bombyliidae, Tachinidae), так как отлов самцов этих насекомых оказался затруднительным.

Массу тела ( $m$ ) измеряли на аналитических весах после фиксации насекомого парами этилацетата. Если  $m$  особи оказывалась ниже порога взвешивания, то насекомых одного вида взвешивали в достаточном для измерения количестве одновременно и полученный результат делили на число особей, чтобы вычислить среднее значение. В качестве меры длины тела использовали длину торакса. По фотографиям крыльев, полученных на микроскопе с апохроматическими объективами, в программе AutoCAD 2015 (Autodesk, Inc., США) были измерены длина ( $l$ ) и площадь ( $S$ ) крыла, а также расстояние от апекса до точки ортогональной проекции геометрического центра крыла на его продольную ось ( $l_c$ ). Удлинение крыла было рассчитано по формуле  $AR = l^2/S$ . Для оценки местоположения геометрического центра крыла использовали соотношение  $l_c/l$ , позволяющее выявить его расположение вдоль продольной оси крыла (рис. 1). Геометрический центр крыла рассчитан как центр масс плоской фигуры, которую образует контур крыла.

Для каждого вида были вычислены медианные значения характеристик. Необходимость использования медиан вместо средних значений измеренных характеристик продиктована относительно небольшими объемами выборок, к тому же распределения, как правило, далеки от нормальных [11]. Чтобы выя-

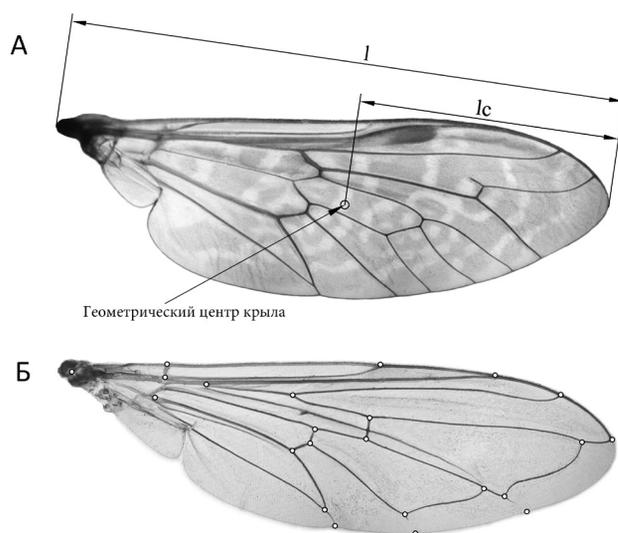
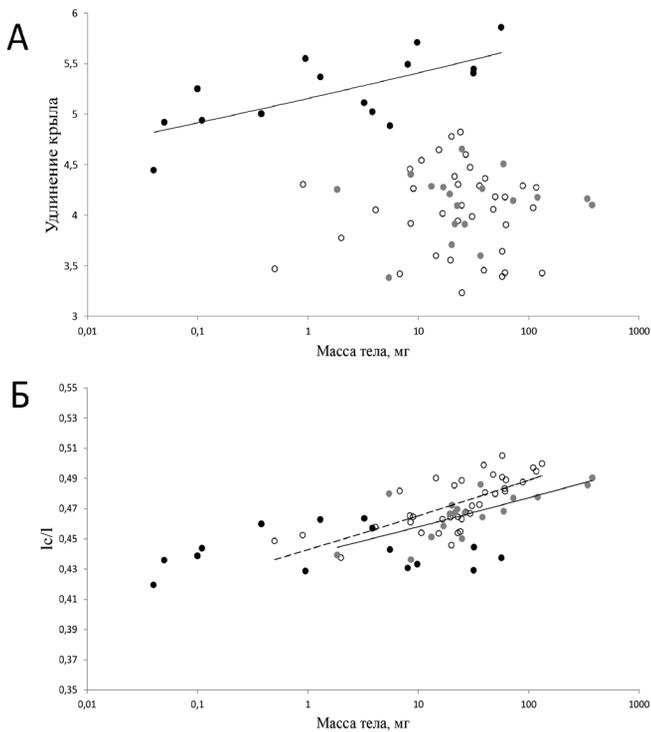


Рис. 1. Схема измерения линейных характеристик крыла (А) и размещения меток (Б). Расшифровка обозначений дана в тексте (Материалы и методы)

вить аллометрические изменения формы крыльев, был проведен регрессионный анализ медианных значений методом главных осей в среде R с использованием пакета SMATR [12].

Для анализа методами геометрической морфометрии была отобрана большая часть материала: 415 особей — представителей 38 родов из 16 семейств (таблица). Крылья с недопустимыми для геометрической морфометрии повреждениями не были включены в дальнейший анализ.

Для обозначения жилок использовали номенклатуру, как в монографиях «Manual of Nearctic Diptera» [13, 14], применяющуюся также и в более поздних работах. Метки были проставлены у основания крыла, в местах ветвлений и пересечений жилок, в том числе в точках вхождения жилок в край крыла. В случае жилки, утончающейся до подобия складки, но не достигающей края крыла, метку ставили на пересечении края крыла условной линией, продолжающей эту жилку. В случае резко обрывающейся жилки метку проставляли на ее конце. Таким образом, нами были использованы метки только I и II типа [15, 16]. Оцифровка меток и создание файлов с координатами меток и контурами крыльев выполнено с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 [17, 18]. Для уменьшения ошибок метки для каждого крыла проставляли дважды [19], затем координаты были усреднены. Морфометрический анализ координат проведен в программе MorphoJ [20]. Статистическую обработку данных производили в программе STATISTICA 10 (Statsoft, Inc., США).



**Рис. 2.** Аллометрические кривые зависимости параметров крыльев от массы тела. Черные точки – Nematocera, серые точки – Brachycera-Orthorrhapha (линия тренда сплошная), выколотые точки – Brachycera-Cyclorrhapha (линия тренда пунктирная). Расшифровка обозначений дана в тексте (Материалы и методы)

## Результаты

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

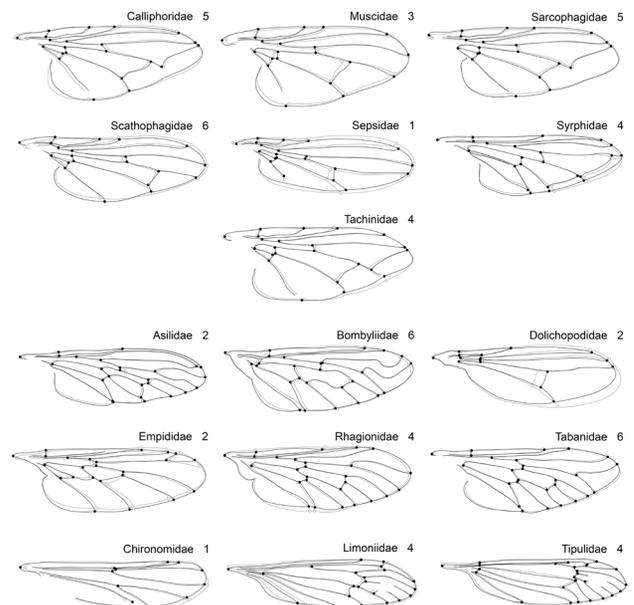
$AR$  и  $l_c/l$  по-разному изменяются у длинноусых и короткоусых двукрылых с увеличением массы тела и длины торакса. У Brachycera-Cyclorrhapha и Brachycera-Orthorrhapha  $AR$  не коррелирует с размерами тела, в то время как у Nematocera выявлена прямая зависимость вида  $AR = 5,13m^{0,02}$  (рис. 2А). При этом для Nematocera не обнаружена связь геометрического центра крыла с массой тела и длиной торакса, а у Brachycera  $l_c/l$  смещается в сторону основания с увеличением массы тела: зависимость имеет вид  $l_c/l = 0,44m^{0,03}$  для подотряда Brachycera-Cyclorrhapha и  $l_c/l = 0,44m^{0,02}$  для подотряда Brachycera-Orthorrhapha, наклон линий регрессии статистически значимо не различается (рис. 2Б). При использовании длины торакса как переменной, характеризующей размеры

тела, вышеперечисленные аллометрические зависимости проявляются сходным образом.

**Геометрическая морфометрия.** Анализ методами геометрической морфометрии был проведен отдельно для представителей каждого семейства. Однако и внутри одного семейства в некоторых случаях жилкование крыльев было не однотипным. Одним из путей решения данной проблемы было исключение ряда видов из анализа (например, некоторых Syrphidae), в других случаях негомологичные участки не были покрыты метками (например, у Limoniidae).

Регрессионный анализ показал, что центроидный размер, представляющий собой сумму квадратов расстояний между всеми метками, находится в прямой зависимости от массы тела и длины торакса. Поэтому в качестве критерия, отражающего размеры тела, можно использовать центроидный размер.

Для выявления изменений в расположении элементов жилкования был проведен регрессионный анализ зависимости прокрустовых координат от центроидного размера. В качестве зависимых переменных выступала



**Рис. 3.** Деформации формы, полученные на основе регрессионного анализа зависимости прокрустовых координат от центроидного размера после исключения остаточной регрессии. Серым контуром обозначены эталонные конфигурации, черным контуром – конфигурации, соответствующие изменению формы при увеличении центроидного размера. В большинстве случаев масштаб изменен для наглядности, масштабные коэффициенты приведены. Контур крыльев построен для лучшего восприятия и не несет точной информации о деформации контура при изменении центроидного размера

Таблица

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

Подотряд	Семейство	Вид	Пол	Число особей	Масса тела, мг	Длина торакса, мм
Nematocera	Cecidomyiidae	<i>Mayetiola destructor</i>	♂	2	-	0,49
	Chironomidae	<i>Corynoneura scutellata</i> *	♂	10	0,04	0,51
		<i>Cladotanytarsus</i> sp. 1*	♂	10	0,05	0,51
		<i>Cladotanytarsus</i> sp. 2*	♂	10	0,10	0,55
		<i>Cladotanytarsus</i> sp. 3*	♂	10	0,11	0,62
		<i>Paratendipes</i> sp.*	♂	10	0,38	0,88
		<i>Chironomus</i> sp.*	♂	12	1,30	1,49
	Culicidae	<i>Aedes communis</i>	♀	4	3,30	2,02
		<i>Culex pipiens</i>	♀	2	3,90	1,86
	Limoniidae	<i>Erioptera lutea</i> *	♂	4	1,00	1,06
		<i>Limonia phragmitidis</i> *	♂	2	5,60	2,04
		<i>Metalimnobia quadrimaculata</i> *	♂	15	32,00	3,70
	Tipulidae	<i>Nephrotoma aculeata</i> *	♂	2	8,10	2,49
		<i>Nephrotoma crocata</i> *	♂	2	31,80	3,62
		<i>Nephrotoma tenuipes</i> *	♂	2	9,80	2,81
		<i>Tipula paludosa</i> *	♂	2	56,80	4,42
Brachycera-Orthorrhapha	Asilidae	<i>Tolmerus atricapillus</i> *	♂	11	59,50	4,04
		<i>Dioctria cothurnata</i> *	♂	10	25,00	3,19
	Bombyliidae	<i>Hemipenthes maura</i> *	♂	18	22,60	3,44
		<i>Hemipenthes morio</i> *	♂	16	21,50	3,37
		<i>Villa</i> sp.*	♀	7	72,70	4,86
	Dolichopodidae	<i>Chrysotus neglectus</i> *	♂	2	-	1,03
		<i>Dolichopus unguulatus</i> *	♂	6	8,60	1,99
	Empididae	<i>Empis livida</i> *	♂	18	17,00	2,70
		<i>Empis tessellata</i> *	♂	18	38,30	3,54
	Hybotidae	<i>Hybos grossipes</i>	♂	2	1,90	1,29
		<i>Platypalpus ciliaris</i>	♂	2	-	0,73
	Rhagionidae	<i>Rhagio lineola</i> *	♂	6	5,50	1,96
		<i>Rhagio tringarius</i> *	♂	15	26,50	3,15
	Stratiomyidae	<i>Chloromyia formosa</i>	♂	2	13,20	2,51
	Tabanidae	<i>Chrysops caecutiens</i> *	♀	7	36,80	3,51
		<i>Chrysops relictus</i> *	♀	4	20,20	3,10
<i>Haematopota pluvialis</i> *		♀	19	19,40	3,14	
<i>Hybomitra nitidifrons confiformis</i> *		♀	4	121,30	5,22	
<i>Tabanus bovinus</i> *		♀	5	342,70	6,78	
<i>Tabanus sudeticus</i> *		♀	3	378,50	9,18	

Примечание: звездочкой (\*) помечены виды, включенные в анализ методами геометрической морфометрии

Подотряд	Семейство	Вид	Пол	Число особей	Масса тела, мг	Длина торакса, мм
Brachycera-Cyclorrhapha	Anthomyiidae	<i>Hydrophoria lancifer</i>	♂	5	14,50	3,16
	Calliphoridae	<i>Calliphora vicina</i> *	♂	10	57,80	4,66
		<i>Cynomya mortuorum</i> *	♂	10	57,60	4,19
		<i>Lucilia caesar</i> *	♂	15	39,30	4,11
		<i>Chlorops</i> sp.	♂	3	2,00	0,8
	Conopidae	<i>Conops quadrifasciatus</i>	♂	2	24,10	3,24
		<i>Leopoldius signatus</i>	♂	2	20,00	2,63
		<i>Physocephala chrysorrhoea</i>	♂	2	36,00	3,81
		<i>Sicus ferrugineus</i>	♂	10	24,80	2,71
	Drosophilidae	<i>Drosophila melanogaster</i>	♂	5	0,50	0,79
	Muscidae	<i>Musca domestica</i> *	♂	5	6,80	2,46
		<i>Mydaea humeralis</i> *	♂	2	24,90	3,32
	Psilidae	<i>Psila fimetaria</i>	♂	15	22,90	3,14
	Sarcophagidae	<i>Sarcophaga carnaria</i> *	♂	20	62,40	4,69
	Scathophagidae	<i>Scathophaga inquinata</i> *	♂	4	8,60	2,50
		<i>Scathophaga lutaria</i> *	♂	9	16,60	3,04
		<i>Scathophaga stercoraria</i> *	♂	9	30,80	3,50
	Sepsidae	<i>Sepsis fulgens</i> *	♂	10	0,90	1,15
	Sphaeroceridae	<i>Leptocera</i> sp.	♂	2	-	0,33
	Syrphidae	<i>Cheilosia pagana</i> *	♂	2	8,40	2,27
		<i>Chrysotoxum festivum</i> *	♂	5	61,2	4,10
		<i>Episyrphus balteatus</i> *	♂	7	27,0	3,36
		<i>Eristalis arbustorum</i>	♂	12	47,80	4,07
		<i>Eristalis tenax</i>	♂	7	110,20	5,11
		<i>Helophilus pendulus</i>	♂	8	50,00	3,91
		<i>Helophilus trivittatus</i>	♂	10	88,90	4,78
		<i>Platycheirus albimanus</i> *	♂	4	9,00	2,45
		<i>Platycheirus clypeatus</i> *	♂	2	4,10	1,95
		<i>Sphaerophoria scripta</i> *	♂	8	15,40	2,53
		<i>Syritta pipiens</i>	♂	4	10,70	2,12
		<i>Syrphus ribesii</i> *	♂	12	40,40	3,88
		<i>Syrphus vitripennis</i> *	♂	4	21,30	3,60
		<i>Volucella pellucens</i>	♂	7	117,50	5,38
<i>Xylota segnis</i> *		♂	7	29,50	3,40	
<i>Xylota tarda</i> *		♂	2	23,00	3,08	
Tachinidae	<i>Brullaea ocypteroidea</i>	♀	4	19,60	2,79	
	<i>Linnaemya</i> sp. *	♀	4	61,00	4,32	
	<i>Nemoraea pellucida</i> *	♀	4	132,60	5,77	

форма крыльев отдельных особей. Вариацию переменных формы можно разделить на остаточную и предсказанную, последняя из которых в данном случае отражает различия, свя-

занные с изменением центроидного размера и, следовательно, размеров тела [5, 21]. Для Conopidae и Psilidae зависимость формы крыла от центроидного размера при имеющихся

объемах выборок оказалась статистически недостоверной ( $p > 0,05$ ) по критерию перестановки (эквивалентному тесту Гудала), поэтому оба эти семейства не участвовали в дальнейшем анализе. Было обнаружено, что доля аллометрического компонента изменчивости формы крыла существенно различается в выбранных группах и составляет от 12% до 74%. Чтобы оценить зависимость доли аллометрического изменения формы крыльев от диапазона размеров тела, был вычислен коэффициент корреляции Спирмена между долей предсказанной регрессии относительно совокупной и коэффициентом вариации центроидного размера каждого исследуемого семейства. Выявлено отсутствие корреляции ( $r_s = 0,38$ ,  $p = 0,14$ ). Это говорит о том, что доля предсказанной регрессии существенно варьирует между семействами.

Для выявления зависимости расположения элементов жилкования от центроидного размера был проведен анализ аллометрического компонента изменчивости формы крыла методом относительных деформаций, результаты которого представлены на рис. 3. В целом какие-либо общие для всех групп тенденции обнаружить не удалось, однако внутри каждого подотряда расположение отдельных жилок имеет сходную зависимость от центроидного размера. С увеличением центроидного размера у *Brachycera-Cyclorhapha* (*Calliphoridae*, *Muscidae*, *Sarcophagidae*, *Sepsidae*, *Tachinidae*) наблюдается смещение жилки  $r-m$  в базальном направлении и жилки  $dm-cu$  в апикальном, у *Brachycera-Orthorrhapha* (*Asilidae*, *Dolichopodidae*, *Empididae*, *Rhagionidae*, *Tabanidae*) – апикальное смещение точки слияния жилки  $R_{2+3}$  с *C*. Для представителей *Nematocera* (*Chironomidae*, *Limoniidae*, *Tipulidae*) в этом случае отмечено перемещение точки слияния жилки  $CuA_2$  с *C* в сторону основания крыла и жилки  $r-m$  в сторону апекса.

### Обсуждение

Смещение геометрического центра в сторону апекса крыла при уменьшении размеров тела у *Brachycera* связано, по-видимому, с изменениями аэродинамических свойств крыльев. Чем меньше насекомое, тем затруднительнее использование малых углов атаки крыла. При низких числах Рейнольдса полет гребного типа (с большими углами атаки) более эффективен, при этом большая часть аэродинамической силы создается за счет лобового сопротивления крыла [22]. В таких условиях может быть адаптивным увеличение апикальной области крыла, которая имеет наибольшую скорость движения и, следова-

тельно, сравнительно большее лобовое сопротивление.

Удлинение крыльев с увеличением размеров тела было показано для *Nematocera* [3, 23]. Крупным насекомым выгодно иметь узкие длинные крылья в связи с особенностями образования прикрепленного вихря передней кромки при относительно высоких числах Рейнольдса [24]. Наши результаты, полученные для *Nematocera*, согласуются с данным утверждением. Однако удлинение крыла не коррелирует с размерами тела у *Brachycera*, что может быть следствием большего разнообразия исследованных представителей данной группы по сравнению с исследованными *Nematocera*. Ранее нами было показано [25], что представители различных семейств *Brachycera* демонстрируют довольно широкий диапазон характеристик полета, таких как частота и амплитуда взмахов. Относительные размеры крыла (отношение площади крыла к массе тела) могут существенно различаться у представителей разных семейств при сходной массе тела. Поскольку форма крыла связана с его аэродинамикой и полетными характеристиками, широкая вариабельность последних не позволяет оценить влияние размеров тела на удлинение.

Общие тенденции в аллометрии жилкования не были обнаружены, вероятно, по причине слишком большого разнообразия в расположении жилок в рамках отряда. Такие характеристики полета, как частота и амплитуда взмахов, так же связаны с формой крыла, а их значения сильно варьируют у двукрылых [26, 27]. Можно предположить, что размер тела не является главным фактором, определяющим морфологию крыла у двукрылых.

Мы благодарим В.Э. Пилипенко за помощь в определении *Tipulidae* и *Limoniidae*, Т.В. Галинскую за помощь в определении некоторых *Coporidae*, С.Н. Лысенкова за помощь в определении некоторых *Syrphidae*, А.А. Полилова за консультации и предоставление *Cecidomyiidae* и *Sphaeroceridae*, Е.И. Балакиреву за предоставление *Drosophila melanogaster*. Мы выражаем признательность А.А. Пржиборо за определение большинства *Chironomidae*, С.В. Айбулатову за определение *Culicidae* и *Hybomitra*, Н.Е. Вихреву за определение *Anthomyiidae* и *Mycetidae*, И.В. Шамшеву за помощь в определении *Hybotidae* и консультации, И.Я. Гричанову за помощь в определении *Dolichopodidae* и консультации, Д.М. Астахову за помощь в определении *Asilidae* и консультации, Э.П. Нарчук за консультации. Мы также благодарны Т. Zeegers (Суст, Нидерланды) за помощь в определении

Tachinidae и J. Carr (Массачусетс, США) за консультации.

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Панов Е.Н.* Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2014. 412 с.
2. *Расницын А.П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123. М.: Наука, 1969. 196 с.
3. *Danforth B.N.* The evolution of hymenopteran wings: the importance of size // *J. Zool.* 1989. Vol. 218. N 2. P. 247–276.
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. *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. Art. 110.
6. *Kulliker-Ott U.M., Blows M.W., Hoffmann A.A.* Are wing size, wing shape and asymmetry related to field fitness of *Trichogramma* egg parasitoids? // *Oikos.* 2003. Vol. 100. N 3. P. 563–573.
7. *Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174. М.: Наука, 1980. 192 с.
8. *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) // *Aust. J. Entomol.* 2005. Vol. 44. N 2. P. 113–121.
9. *Serrano-Meneses M.A., Cyrdoba-Aguilar A., Azpilicueta-Amorin M., González-Soriano E., Szükely T.* Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata // *J. Evol. Biol.* 2008. Vol. 21. N 5. P. 1259–1273.
10. *Chursina M.A., Negrobov O.P.* Phylogenetic Signal in the Wing Shape in the Subfamily Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae) // *Entomol. Rev.* 2018. Vol. 98. N 5. P. 515–527.
11. *Glantz S.A.* Primer of Biostatistics. 4th Edition. N.Y.: McGraw-Hill, 1997. 473 pp.
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. *Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1.* // Monograph. Research Branch, Agriculture Canada. N 27 / Eds. J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, and D.M. Wood. Ottawa: Canada Communication Group Pub., 1981. 674 pp.
14. *Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2.* // Monograph. Research Branch, Agriculture Canada. N 28 / Eds. J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, and D.M. Wood. Ottawa: Canada Communication Group Pub., 1987. P. 675–1332.
15. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // *Ж. общ. биол.* 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
16. *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.
17. *tpsDig2.* Morphometrics at SUNY Stony Brook [Электронный ресурс]. 2013. Дата обновления: 20.02.2018. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (дата обращения: 18.08.2018).
18. *tpsUtil.* Morphometrics at SUNY Stony Brook [Электронный ресурс]. 2015. Дата обновления: 20.02.2018. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (дата обращения: 18.08.2018).
19. *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.
20. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. Vol. 11. N 2. P. 353–357.
21. *Drake A.G., Klingenberg C.P.* The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St. Bernard dogs // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2008. Vol. 275. N 1630. P. 71–76.
22. *Walker J.A.* Functional morphology and virtual models: physical constraints on the design of oscillating wings, fins, legs, and feet at intermediate Reynolds numbers // *Integr. Comp. Biol.* 2002. Vol. 42. N 2. P. 232–242.

23. Фарисенков С.Э., Беляев О.А., Чуканов В.С. Влияние размеров тела на летные характеристики стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Aprocrita) // Межд. науч.-иссл. журн. 2015. № 10 (41). Ч. 3. С. 117–121.

24. 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.

25. Belyaev O.A., Chukanov V.S., Farisenkov S.E. Comparative description of the wing apparatus and flight of some flies (Diptera, Brachycera) // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2012. Vol. 67. N 3–4. P. 23–27.

26. Osborne F.M.F. Aerodynamics of flapping flight with application to insects // J. Exp. Biol. 1951. Vol. 28. P. 221–245.

27. Бродский А.К. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 208 с.

Поступила в редакцию  
15.08.2018

Поступила после доработки  
04.01.2019

Принята в печать  
11.01.2019

## RESEARCH ARTICLE

### A STUDY ON ALLOMETRY OF WING SHAPE AND VENATION IN INSECTS. PART 2. DIPTERA

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*

The research studied how body size affects wing shape and arrangement of veins in a wide range of families of dipteran insects (Diptera). Body mass and thorax length were used as criteria reflecting body size. Wing shape was characterized by aspect ratio and position of geometric center relative to its longitudinal axis. Allometry of venation was studied by geometric morphometric methods. It was found that character of dependence of wing shape on body size among Brachycera and Nematocera is different. Aspect ratio increases with body size in Nematocera, in Brachycera any correlation is absent. Shift of geometric center of a wing towards its base at the increase in body size is observed for Brachycera, for Nematocera no correlation is noted. It was shown that allometric component of the variation in arrangement of veins varies significantly between different families. With increase in body size, for most Brachycera-Cyclorrhapha studied (Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Sepsidae, Tachinidae) the shift of r-m vein in basal direction and dm-cu vein in apical direction are noted. In Brachycera-Orthorrhapha suborder (Asilidae, Dolichopodidae, Empididae, Rhagionidae, Tabanidae), the point of intersection of veins  $R_{2+3}$  and C shifts towards the apex. For representatives of Nematocera (Chironomidae, Limoniidae, Tipulidae), shifts of the point of intersection of veins  $CuA_2$  and C in basal direction and r-m vein in apical direction are characteristic. The obtained data confirms significant effect of body size on wing shape in Diptera. However, the character of allometry is not uniform in different suborders, apparently due to the fact that values of flight parameters (wing frequency, stroke amplitude), relative wing size (wing area to body size ratio) and wing venation vary greatly in dipterans. It can be concluded that body size is not the principal factor affecting wing shape within the order Diptera.

**Keywords:** *Diptera, 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