

ЭНТОМОЛОГИЯ

УДК 595.77; 57.043:533.6

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
КРЫЛОВОГО АППАРАТА И ПОЛЕТА ДВУКРЫЛЫХ
СЕМЕЙСТВА SYRPHIDAE (DIPTERA: SYRPHIDAE)****О.А. Беляев, В.С. Чуканов, С.Э. Фарисенков**

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

Проведен сравнительный анализ крылового аппарата и полета у 9 видов мух-журчалок (Syrphidae). Получены данные о скорости полета, аэродинамической силе, частоте взмахов, амплитуде взмаха и угле наклона плоскости взмаха, площади крыльев, массе и объеме тела, а также о корреляциях между этими параметрами на внутривидовом уровне и уровне семейства. Проведено сравнение представителей подсемейств Syrphidae и Eristalinae на основе полученных данных.

Ключевые слова: *крыловой аппарат, полет, Diptera, Syrphidae.*

Крыловой аппарат большинства двукрылых в силу своей совершенной организации позволяет развивать сравнительно высокую скорость и маневренность полета. Отдельные представители отряда Diptera неоднократно служили объектами соответствующих морфофункциональных исследований [1–8].

Ранее мы сравнили некоторые характеристики крылового аппарата и полета у представителей пяти семейств короткоусых двукрылых (Brachycera) [9]. В ходе исследования были обнаружены существенные различия не только между представителями рассмотренных семейств, но и у видов одного семейства.

В настоящей работе приводятся сведения о результатах сравнительного изучения крылового аппарата и полета у девяти видов мух-журчалок (Syrphidae).

Материалы и методы

В работе были изучены представители 9 видов из семейства Syrphidae: *Sphaerophoria scripta* L., *Epsyrphus balteatus* De Geer, *Syrphus ribesii* L., *Eristalis tenax* L., *Eristalis arbustorum* L., *Helophilus trivittatus* F., *Helophilus pendulus* L., *Volucella pellucens* L., *Xylota segnis* L. Насекомых отлавливали в окрестностях Москвы. Для опытов отбирали только самцов, от 5 до 11 экз. каждого вида, поскольку масса тела самок может варьировать в процессе созревания и откладки яиц. Опыты проводили в лабораторных условиях при температуре 25°–28°С.

Скорость полета насекомых (v) измеряли в специальной камере размером 45 × 40 × 15 см с помощью цифрового фотоаппарата, производя видеозапись с частотой 210 кадров в секунду. При этом регистрировали быстрые прямолинейные пролеты в горизонтальной плоскости. Скорость полета определяли при компьютерном анализе видеозаписей.

Для измерения аэродинамической силы (T) использовали вертикально расположенную тонкую 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) также определяли в закрепленном полете, регистрируя звуковые колебания, сопровождающие полет. Затем в ходе компьютерного анализа выделяли основную частоту. Для контроля метода использовали стробоскоп.

Амплитуду взмаха (A) и угол наклона плоскости взмаха крыльев к продольной оси тела (β) в закрепленном полете определяли в процессе обработки видеозаписей, полученных в результате скоростной съемки. За амплитуду взмаха принимали угол, образованный основанием крыла и крайними положениями его апекса в плоскости взмаха. Угол наклона плоскости взмаха определяли как угол между продольной осью тела и линией, проходящей через крайние положения вершины крыла.

Морфологические измерения проводили сразу после умерщвления насекомых. Массу тела (m) определяли с помощью аналитических весов. Для измерения объема тела (V) объект погружали в градуированную пипетку, регистрируя изменение уровня воды. Площадь крыла (S) вычисляли 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
<i>S. scripta</i>	12,4 ± 1,1	18 ± 1	0,68 ± 0,04	8,2 ± 0,3	7,4 ± 0,5
<i>E. balteatus</i>	27,5 ± 3,0	50 ± 5	0,56 ± 0,02	21,2 ± 1,2	6,2 ± 0,5
<i>S. ribesii</i>	38,2 ± 2,3	71 ± 5	0,54 ± 0,03	22,2 ± 0,9	8,4 ± 0,3
<i>E. tenax</i>	105,0 ± 3,4	189 ± 4	0,56 ± 0,02	35,1 ± 0,6	14,7 ± 0,7
<i>E. arbustorum</i>	49,7 ± 2,9	95 ± 7	0,53 ± 0,02	19,1 ± 0,4	12,7 ± 0,5
<i>H. trivittatus</i>	83,7 ± 4,1	157 ± 10	0,54 ± 0,01	28,5 ± 0,8	14,3 ± 0,1
<i>H. pendulus</i>	52,5 ± 3,7	83 ± 6	0,64 ± 0,03	19,0 ± 0,8	13,5 ± 0,7
<i>V. pellucens</i>	113,6 ± 6,1	242 ± 15	0,48 ± 0,03	45,1 ± 1,6	12,3 ± 0,4
<i>X. segnis</i>	31,6 ± 2,1	48 ± 4	0,66 ± 0,02	16,4 ± 0,6	9,4 ± 0,4

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

На основе полученных данных высчитывали производные величины. Плотностью тела (m/V) считали отношение массы тела к его объему. Нагрузку на крылья (P) определяли как отношение веса насекомого к суммарной площади крыльев. За относительную аэродинамическую силу (T/m) принимали отношение аэродинамической силы к массе.

Статистическую обработку полученных данных производили с помощью компьютерной программы “Statistica”. Для оценки достоверности различий параметров использовали критерий Уилкоксона—Уитни—Манна. Достоверность корреляций между параметрами устанавливали по критерию Спирмана.

Результаты и обсуждение

Масса и объем тела (m, V). У короткоусых двукрылых масса и объем тела зависят не только от раз-

меров, но и от степени развития воздушных мешков в грудном и брюшном отделах. У изученных нами видов масса тела варьирует в широких пределах от 12,4 до 113,6 мг, объем тела составляет от 18 до 242 мм³ (табл. 1). Плотность тела (m/V) составляет 0,48–0,68 мг/мм³, при этом наименьшее значение отмечено у *V. pellucens*, наибольшее — у *S. scripta*. Также оба эти вида обладают соответственно минимальными и максимальными массой и объемом тела.

Площадь крыльев (S). Средние значения площади крыла у изученных видов лежат в пределах от 8,2 до 45,1 мм² (табл. 1). На основании полученных данных была вычислена нагрузка на крылья (P). Минимальное значение нагрузки получено для *E. balteatus* (6,2 Н/м²), максимальное — для *E. tenax* (14,7 Н/м²).

Скорость полета (v). В условиях эксперимента наименьшая скорость полета (1,5 м/с) зарегистриро-

Таблица 2

Кинематические параметры

Вид	v, м/с	T, 10 ⁻⁵ Н	T/m, Н/кг	n, Гц	A, град.	β, град.
<i>S. scripta</i>	1,7 ± 0,1	14 ± 2	11,3 ± 0,9	214 ± 14	46 ± 5	29 ± 2
<i>E. balteatus</i>	2,5 ± 0,3	61 ± 13	22,1 ± 2,3	186 ± 6	65 ± 3	39 ± 4
<i>S. ribesii</i>	2,5 ± 0,2	85 ± 10	21,4 ± 1,6	190 ± 6	76 ± 3	44 ± 2
<i>E. tenax</i>	1,5 ± 0,2	171 ± 15	16,6 ± 1,8	174 ± 6	82 ± 3	42 ± 2
<i>E. arbustorum</i>	2,4 ± 0,1	92 ± 6	18,5 ± 0,8	221 ± 6	89 ± 4	49 ± 2
<i>H. trivittatus</i>	2,3 ± 0,1	163 ± 24	19,6 ± 2,4	213 ± 6	62 ± 5	37 ± 3
<i>H. pendulus</i>	2,2 ± 0,1	90 ± 6	17,4 ± 1,5	215 ± 4	69 ± 4	36 ± 4
<i>V. pellucens</i>	2,4 ± 0,1	291 ± 34	26,4 ± 3,2	151 ± 5	96 ± 6	47 ± 1
<i>X. segnis</i>	2,1 ± 0,1	48 ± 8	14,9 ± 1,9	166 ± 4	69 ± 8	40 ± 2

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.

вана у *E. tenax*, максимальная (2,5 м/с) — у *S. ribesii* и *E. balteatus* (табл. 2).

Аэродинамическая сила (T), регистрируемая в условиях закрепленного полета, зависит от размеров и массы тела насекомого. Максимальные значения были отмечены для *V. pellucens* ($291 \cdot 10^{-5}$ Н), а минимальные — для *S. scripta* ($14 \cdot 10^{-5}$ Н). Значения максимальной и минимальной относительной аэродинамической силы (T/m) для этих видов составляют 26,4 Н/кг и 11,3 Н/кг соответственно.

Частота взмахов крыльев (n) является важной характеристикой работы крылового аппарата. Представители семейства Syrphidae относятся к быстролетным насекомым. Средние значения частоты взмахов крыльев варьируют от 151 Гц у *V. pellucens* до 221 Гц у *E. arbustorum*.

Угол наклона плоскости взмаха крыльев может существенно меняться при маневрировании в полете. Однако в условиях закрепленного полета допустимо сравнение этого показателя у разных видов. Среднее значение угла наклона плоскости взмаха меняется от 29° до 49° . Минимальное значение этого показателя регистрировали у *S. scripta*, максимальное — у *E. arbustorum* (табл. 2).

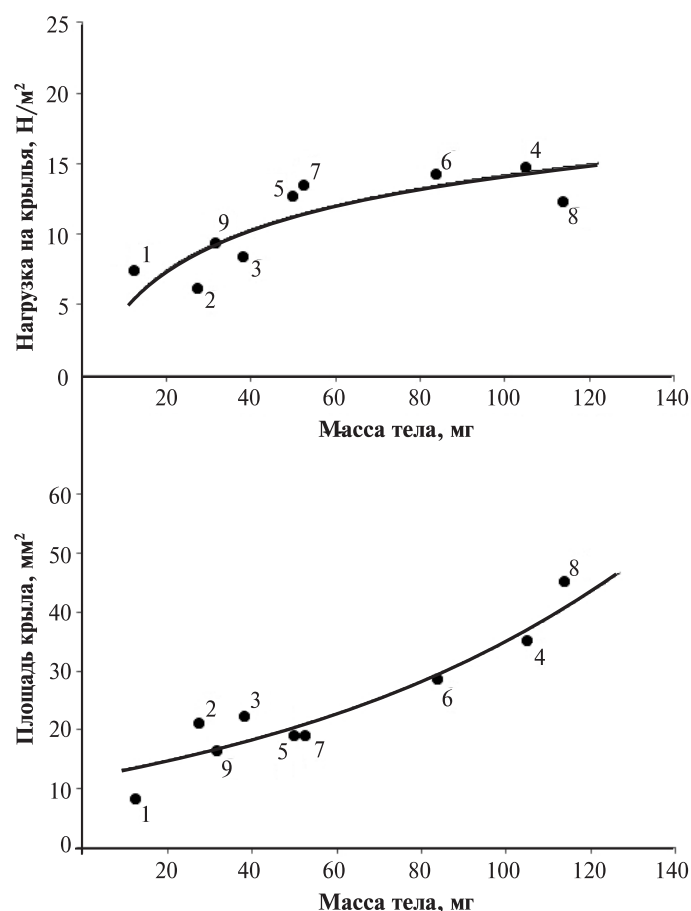


Рис. 1. Соотношение площади крыла и нагрузки на крылья с массой тела. Точки — средние значения. 1 — *S. scripta*; 2 — *E. balteatus*; 3 — *S. ribesii*; 4 — *E. tenax*; 5 — *E. arbustorum*; 6 — *H. trivittatus*; 7 — *H. pendulus*; 8 — *V. pellucens*, 9 — *X. segnis*

Амплитуда взмаха крыльев варьирует от 46° до 96° . Минимальное значение амплитуды зарегистрировано у *S. scripta*, максимальное — у *V. pellucens*.

В литературе [5—7, 10—12] имеются сведения по отдельным полетным характеристикам нескольких исследуемых нами видов семейства Syrphidae — *S. ribesii*, *E. balteatus*, *S. scripta*, *E. tenax*, *V. pellucens*. В этих работах в первую очередь представлены данные о длине и площади крыла, нагрузке на крылья, частоте взмахов, а также указывается масса тела. Сопоставление с полученными нами данными по этим видам показывает, что в большинстве случаев значения характеристик совпадают или достаточно близки.

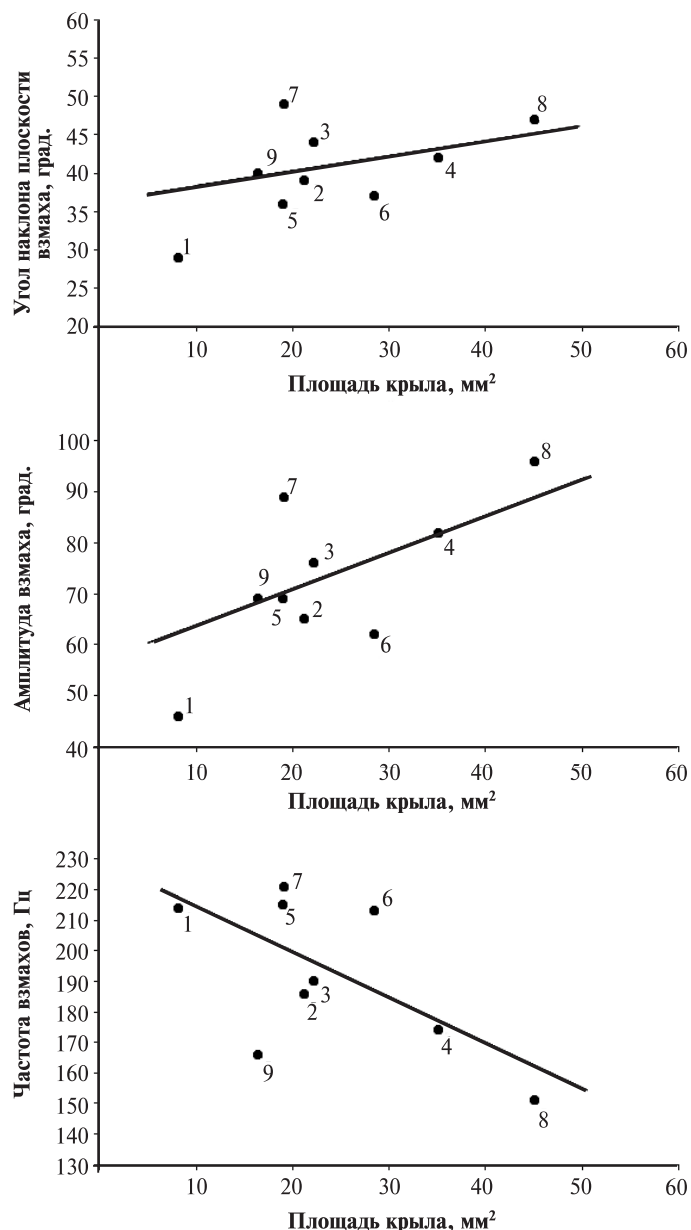


Рис. 2. Соотношение частоты взмахов, амплитуды взмаха и угла наклона плоскости взмаха крыльев с площадью крыла. Точки — средние значения. 1 — *S. scripta*; 2 — *E. balteatus*; 3 — *S. ribesii*; 4 — *E. tenax*; 5 — *E. arbustorum*; 6 — *H. trivittatus*; 7 — *H. pendulus*; 8 — *V. pellucens*, 9 — *X. segnis*

ки. Различия касаются отдельных параметров для четырех видов: для *E. balteatus* и *S. scripta* — частоты взмахов, для *S. ribesii* — площади крыла и нагрузки на крылья, для *V. pellucens* — массы тела, площади крыла, нагрузки на крылья, частоты взмахов и скорости полета [10–12]. Эти расхождения могут быть связаны с различиями в методах измерения либо с индивидуальной изменчивостью насекомых разных популяций. Кроме того, в литературных источниках не всегда указан пол насекомых и размер выборки.

При анализе полученного материала на внутривидовом уровне выявляется ряд взаимозависимых параметров.

Размер особей одного вида зачастую варьирует, что отражается на массе тела. По нашим данным, масса тела является важным показателем, оказывающим влияние на большинство летных характеристик. У изученных видов с ростом массы, как правило, линейно увеличиваются объем тела и площадь машущей поверхности, возрастает нагрузка на крылья. В то же время между другими параметрами не наблюдается корреляций, закономерных для большинства видов.

При корреляционном анализе изученных параметров ряд взаимозависимых показателей также обнаруживается на уровне семейства Syrphidae. Так, с увеличением массы тела линейно возрастает его объем ($r = 0,96$). При этом между массой и плотностью тела прослеживается слабая отрицательная корреляция ($r = -0,32$). Относительная и абсолютная аэродинамические силы положительно коррелируют с массой тела ($r = 0,85$), в то время как скорость полета не зависит от массы.

Площадь крыла, очевидно, нелинейно зависит от массы тела ($r = 0,91$) (рис. 1). Таким образом, линия

регрессии зависимости нагрузки на крылья от массы тела ($r = 0,77$) выглядит как кривая, выходящая на плато (рис. 1): у насекомых с массой тела 60 мг и более нагрузка на крылья изменяется незначительно. Площадь крыла, частота взмахов, амплитуда взмаха и угол наклона плоскости взмаха образуют группу взаимосвязанных параметров. С увеличением площади крыла снижается частота взмахов ($r = -0,52$), при этом амплитуда взмаха и угол наклона плоскости взмаха крыльев возрастают (рис. 2). В связи с этим амплитуда взмаха отрицательно коррелирует с частотой взмахов и положительно с углом наклона плоскости взмаха крыльев ($r = 0,61$).

Анализ полученных данных показывает, что между исследованными представителями подсемейств Syrphidae и Eristalinae есть ряд различий. У выбранных нами видов, относящихся к Eristalinae (*E. tenax*, *E. arbustorum*, *H. trivittatus*, *H. pendulus*, *V. pellucens*, *X. segnis*), масса тела в среднем больше, чем у представителей Syrphinae (*E. balteatus*, *S. scripta* и *S. ribesii*). Отсюда закономерно следует, что рассмотренные виды подсемейства Eristalinae в среднем имеют больший объем тела, площадь крыла и нагрузку на крылья, а также демонстрируют более высокие показатели аэродинамической силы и амплитуды взмаха крыльев.

Таким образом, на примере семейства Syrphidae показано, что многие летные характеристики у двукрылых тесно связаны между собой: изменение значений одних характеристик закономерно приводит к изменению других. Масса тела оказывает большое влияние на многие связанные с ней параметры и соответственно на полет двукрылых. В то же время можно предположить, что значения этих параметров отчасти также определяются таксономическим положением, экологической спецификой и особенностями поведения насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hocking B. The intrinsic range and speed of flight of insects // Trans. R. Ent. Soc. Lond. 1953. Vol. 104. P. 223–345.
2. Greenwalt C.H. Dimensional relationships for flying animals // Smithsonian Misc. Collect. 1962. Vol. 144. N 2. P. 1–46.
3. Vogel S. Flight in Drosophila. I. Flight performance of tethered flies // J. Exp. Biol. 1966. Vol. 44. P. 567–578.
4. 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.
5. Weis-Fogh T. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production // J. Exp. Biol. 1973. Vol. 59. P. 169–230.
6. Ellington C.P. The aerodynamics of hovering insect flight I—V // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1984. Vol. 305. P. 1–181.
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. Бродский А.К. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. 208 с.
9. 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.
10. Osborne F.M.F. Aerodynamics of flapping flight with application to insects // J. Exp. Biol. 1951. Vol. 28. P. 221–245.
11. Sotavalta O. Recordings of high wing-stroke and thoracic vibration frequency in some midges // Biol. Bull. 1953. Vol. 204. P. 139–145.
12. Гродницкий Д.Л. Адаптации к машущему полету у различных насекомых с полным превращением // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 5. С. 692–700.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE WING APPARATUS AND FLIGHT OF SYRPHID FLIES (DIPTERA: SYRPHIDAE)

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

Comparative analysis of the wing apparatus and flight in 9 species of flower flies (Syrphidae) is carried out. The obtained data on flight velocity, aerodynamic force, wing-beat frequency, stroke amplitude and stroke plane angle, wing area, body mass and body volume are analyzed as well as correlations between these parameters at the intraspecific and family level. Comparison of representatives of subfamilies Syrphidae and Eristalinae is made.

Key words: *wing apparatus, flight, Diptera, Syrphidae.*

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 — аспирант кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-27.