

Установленный нами результат является, по-нашему мнению, характерным и может быть связан со спецификой биосинтетических процессов, протекающих в растениях рода «Клевер», что также требует дальнейшего, более глубокого и детального рассмотрения.

Отдельные оригинальные работы, опубликованные в последние годы, а также полученный нами материал, подтверждают существование специфической для семейств и родов корреляции между накоплением в растениях определенной основной группы биологически активных веществ органической природы и химическими элементами, попадающими в организм растения из окружающей среды и накапливающимися в нем [2].

#### Литература

1. Государственная фармакопея СССР: Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье/ МЗ СССР. – 11-е изд. доп. – М.: Медицина, 1989. – Вып. 2. – 400 с.
2. Попов А.И., Баранова В.В., Шпанько Д.Н., Черкасова Е.А., Шайдулина Т.Б. Геоэкология представителей семейства бобовых в угледобывающих районах Кузбасса. // Ресурсосберегающие технологии в сельском хозяйстве Западной Сибири: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 2009. – С. 134-136.
3. Химический анализ лекарственных растений: Учеб пособие для фармацевтических вузов / Ладыгина Е.Я., Сафронич Л.Н., Отряшенкова В.Э. и др. Под ред. Гринкевич Н.И., Сафронич Л.Н. – М.: Высш. Школа, 1983. – С. 41-56.

#### References

1. Gosudarstvennaja farmakopeja SSSR: Obshhie metody analiza. Lekarstvennoe rastitel'noe syr'e/ MZ SSSR. – 11-e izd. dop. – M.: Medicina, 1989. – Vyp. 2. – 400 s.
2. Popov A.I., Baranova V.V., Shpan'ko D.N., Cherkasova E.A., Shajdulina T.B. Geojekologija predstavitelej semejstva bobovyh v ugledobyvajushhih rajonah Kuzbassa. // Resursosberegajushhie tehnologii v sel'skom hozjajstve Zapadnoj Sibiri: Mat-ly Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. – Kemerovo: Kuzbassvuzizdat, 2009. – S. 134-136.
3. Himicheskij analiz analiz lekarstvennyh rastenij: Ucheb posobie dlja farmacevticheskikh vuzov / Ladygina E.Ja., Safronich L.N., Otrjashenkova V.Je. i dr. Pod red. Grinkevich N.I., Safronich L.N. – M.: Vyssh. Shkola, 1983. – S. 41-56.

DOI: 10.18454/IRJ.2015.42.076

Беляев О.А.<sup>1</sup>, Фарисенков С.Э.<sup>2</sup>, Чуканов В.С.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Соискатель, <sup>2</sup>аспирант, <sup>3</sup>кандидат биологических наук,  
Биологический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова

*Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (№ 14-14-00208)*

### ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА НА ЛЁТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МУХ-ЖУРЧАЛОК (DIPTERA, SYRPHIDAE)

#### Аннотация

Для мух-журчалок различного размера проанализированы морфологические и динамические характеристики, связанные с полётом. Показано, что с уменьшением размеров тела закономерно изменяются площадь крыла, нагрузка на крылья, частота взмахов крыльев, сила тяги. В зависимости от размеров тела лётные характеристики у представителей подсемейств Syrphinae и Eristalinae изменяются сходным образом. Также у близких по массе тела представителей обоих подсемейств обнаружены различия в площади крыла, нагрузке на крылья, частоте и амплитуде взмахов. Полученные результаты указывают на то, что изучение зависимости формы крыльев и лётных характеристик от размеров тела в рамках данного семейства затруднительно в силу узкого диапазона числа Рейнольдса.

**Ключевые слова:** размеры тела, полёт, двукрылые, Diptera, Syrphidae.

Belyaev O.A.<sup>1</sup>, Farisenkov S.E.<sup>2</sup>, Chukanov V.S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Postgraduate student, <sup>2</sup>postgraduate student, <sup>3</sup>PhD in Biology,  
Lomonosov Moscow State University

The work was supported by Russian Science Foundation (14-14-00208)

### STUDY OF EFFECT OF BODY SIZE ON FLIGHT PARAMETERS OF HOVERFLIES (DIPTERA, SYRPHIDAE)

#### Abstract

Kinematic and morphological parameters associated with flight were analyzed for hoverflies of various body size. It was shown that reduction in body size leads to changes in wing area, wing loading, wing-beat frequency, and thrust. Flight parameters of representatives of subfamilies Syrphinae and Eristalinae changed similarly depending on the body size. Besides, similar in body mass representatives of both subfamilies showed differences in wing area, wing loading, wing-beat frequency, and stroke amplitude. Our results show that it is difficult to study the dependence of wing form and flight parameters from body size within the given family due to a narrow range of Reynolds number.

**Keywords:** body size, flight, hoverflies, Diptera, Syrphidae.

В полёте насекомое испытывает воздействие сил вязкого трения воздуха, а также инерционных сил. Чтобы оценить влияние различий в размерах тела и скорости полёта на аэродинамику, используется число Рейнольдса. Значения числа Рейнольдса для насекомых находятся в пределах от 10 для самых мелких и до 10000 для крупных, при этом считается, что в диапазоне значений от 100 до 5000 характер обтекания тела насекомого сравнительно одинаковый. При больших числах Рейнольдса преобладают силы инерции, при низких – силы вязкого трения, оказывая существенное влияние на полёт мельчайших насекомых [9]. Так, например, частота взмахов крыльев у мелких насекомых выше, чем у крупных [3]. Кроме того, в пределах таксономической группы относительно мелкие насекомые характеризуются более высокой частотой взмахов [2].

Благодаря совершенному полёту и повсеместному распространению мухи-журчалки неоднократно служили объектами для исследования частоты взмахов крыльев и других лётных характеристик [6]. Представляет интерес способность этих двукрылых зависать в воздухе на месте в режиме стоячего полёта (ховеринг). Стоит отметить относительно большое количество видов Syrphidae в фауне России (порядка 800 видов) по сравнению с другими крупными семействами высших двукрылых (Tachinidae – 700, Muscidae – 400, Anthomyiidae – 300, Calliphoridae – 80), разнообразие в образе жизни [4], а также многообразие размеров и формы тела имаго.

Ранее в результате сравнительного анализа полёта 9 видов мух-журчалок нами было обнаружено, что масса тела оказывает влияние на лётные характеристики [1]. Данная работа является попыткой оценить влияние размеров тела на форму крыльев и лётные характеристики двукрылых на примере семейства Syrphidae с привлечением большего числа видов.

#### Материалы и методы.

Работа выполнена на представителях 15 видов семейства Syrphidae из подсемейств Eristalinae и Syrphinae (Таблица 1). Были исследованы только самцы, поскольку многим двукрылым свойственен половой диморфизм по размерам тела и форме крыла [10], а также есть основания полагать, что значительная масса гонад самок оказывает влияние на лётные характеристики.

Насекомых отлавливали в летнее время с 2010 по 2015 гг. в парках Москвы и на территории Звенигородской биологической станции имени С.Н.Скадовского. Эксперименты проводили в лабораторных условиях на живых особях при температуре воздуха 23-27°C.

В лаборатории насекомых помещали в камеру с прозрачной передней стенкой размером (47×13×38 см) и осуществляли видеозапись (от 210 до 1000 кадров в секунду) свободного прямолинейного полёта для последующего вычисления его скорости ( $V$ ). Для стимуляции насекомых к полёту использовали однонаправленный источник света и обдувание воздухом. Фиксировали максимальные значения скорости полёта для каждой особи.

Затем насекомых крепили за среднеспинку к булавке легкоплавкой смесью воска и канифоли. В закреплённом полёте записывали звук, сопровождающий работу крыльев, для вычисления частоты взмахов ( $n$ ). Далее снимали высокоскоростное видео (от 210 до 1000 кадров в секунду) с фронтального и бокового ракурсов. Угол плоскости взмахов ( $\beta$ ) измеряли в боковой проекции между продольной осью тела и линией, соединяющей крайние положения апекса крыла. За амплитуду взмахов во фронтальной проекции ( $\alpha'$ ) принимали угол, образованный основанием и крайними положениями апекса крыла. Измерения углов по видеозаписям осуществляли с помощью программы Meazuge, вычисление частоты взмахов на основе аудиозаписей – в программе Adobe Audition.

Для измерения движущей составляющей полной аэродинамической силы, или силы тяги ( $T$ ), булавку с насекомым закрепляли на нижнем конце вертикальной гибкой пластины и фиксировали её максимальное отклонение от положения покоя в миллиметрах при закреплённом полёте. Предварительно пластина была откалибрована грузами: для любого её отклонения с шагом в 1 мм было задано соответствие в Ньютонах.

Затем насекомых замаривали и измеряли массу тела ( $m$ ) на аналитических весах с точностью до 0.1 мг. Длину тела ( $L$ ) измеряли с помощью окулярной шкалы стереоскопического микроскопа.

Препараты крыльев были сфотографированы под микроскопом с апохроматическим объективом. По фотографиям в САПР были измерены длина крыла ( $l$ ) и его площадь ( $S$ ).

Были вычислены ряд производных характеристик.

Статистический анализ данных был проведён в программе Statistica. Корреляции между значениями измеренных характеристик оценивали по критерию Пирсона. Достоверность различий между выборками определяли с помощью теста Манна-Уитни.

Список кратких обозначений измеренных характеристик:

$m$  – масса тела, мг

$L$  – длина тела, мм

$l$  – длина крыла, мм

$S$  – площадь крыла, мм<sup>2</sup>

$p_w$  – нагрузка на крылья, Н/м<sup>2</sup>.  $p_w = \frac{mg}{2S}$ , где  $g$  – ускорение свободного падения

$AR$  – удлинение крыла.  $AR = \frac{l^2}{2S}$

$n$  – частота взмахов крыльев, Гц

$V$  – скорость полёта, м/с

$T$  – сила тяги, Н

$T_m$  – относительная аэродинамическая сила, Н/кг.  $T_m = \frac{T}{m}$

$\beta$  – угол плоскости взмахов крыльев, град.

$\alpha'$  – амплитуда взмахов крыльев во фронтальной проекции, град.

$\alpha$  – амплитуда взмахов крыльев в плоскости взмаха, град.  $\alpha = 2 \arctg \left( \frac{\tg(\alpha'/2)}{\sin \beta} \right)$

$Re$  – число Рейнольдса.  $Re = \frac{\rho V L}{\eta}$ , где  $\rho$  – плотность воздуха при 25°C,  $\eta$  – динамическая вязкость воздуха при 25°C

#### Результаты и обсуждение.

Для исследованных видов были получены значения измеряемых характеристик. Медианные значения для каждого вида представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Медианные значения измеренных характеристик  
В скобках указано количество исследованных особей

Подсемейство	Вид	$m$ мг	$S$ мм <sup>2</sup>	$p_w$ Н/м <sup>2</sup>	$AR$	$V$ м/с	$n$ Гц	$T$ 10 <sup>-5</sup> Н	$T_m$ Н/кг	$\alpha$ град	$Re$
Eristalinae	<i>Cheilosia pagana</i> Mg. (2)	8.4	9.5	4.4	4.46	2.0	182	19.6	23.3	82	920
	<i>Eristalis arbustorum</i> L. (12)	47.8	18.1	12.8	4.06	2.4	226	85.6	18.2	110	1690
	<i>Eristalis tenax</i> L. (10)	101.6	34.0	15.0	3.99	1.1	182	157.7	15.1	110	1080
	<i>Helophilus pendulus</i> L. (8)	48.5	19.2	12.8	4.18	2.3	214	94.6	17.0	88	1660
	<i>Helophilus trivittatus</i> F. (10)	89.1	27.8	15.0	4.29	2.2	221	121.5	18.2	80	2170
	<i>Syrpitta pipiens</i> L. (2)	10.3	5.7	8.9	4.58	1.4	284	6.7	6.7	106	610
	<i>Volucella pellucens</i> L. (8)	113.4	44.7	12.8	4.26	2.4	151	277.5	23.7	109	2420
	<i>Xylota segnis</i> L. (9)	30.0	16.2	9.2	4.47	1.9	172	39.5	13.6	115	1290
<i>Xylota tarda</i> Mg. (2)	23.0	12.8	8.8	4.31	1.7	193	30.1	13.0	111	1100	
Syrphinae	<i>Chrysotoxum festivum</i> L. (5)	61.2	31.6	9.1	4.18	1.7	146	66.1	13.5	97	1500
	<i>Episyrphus balteatus</i> De Geer (9)	28.8	22.2	5.8	4.58	1.8	184	47.0	19.5	84	1300
	<i>Platycheirus albimanus</i> F. (4)	9.0	10.9	4.0	4.27	1.3	182	8.3	9.8	94	680
	<i>Sphaerophoria scripta</i> L. (5)	12.3	8.3	7.2	4.53	1.7	215	13.7	11.7	100	1050
	<i>Syrphus ribesii</i> L. (13)	35.9	22.2	8.8	4.36	2.2	178	70.8	17.5	95	1610
	<i>Syrphus vitripennis</i> Mg. (4)	21.3	18.1	6.1	4.38	2.4	180	34.1	17.3	92	1510

Минимальная масса тела отмечена у *Cheilosia pagana* (7.8 мг), максимальная у *Volucella pellucens* (134.9 мг). Значения  $Re$  у исследованных особей находится в диапазоне от 538 (*Platycheirus albimanus*) до 2937 (*Helophilus trivittatus*). Выявлена слабая положительная корреляция  $Re$  с массой тела ( $k = 0.23$ ), площадью ( $k = 0.21$ ) и длиной крыла ( $k = 0.27$ ) для семейства в целом, но не для отдельных подсемейств. Такой результат связан, во-первых, с недостаточно широким диапазоном  $Re$ , а во-вторых, с большой дисперсией значений скорости свободного полёта: крупные виды зачастую уступали более мелким в скорости полёта. По этим же причинам невозможно выявить связь  $Re$  с частотой и амплитудой взмахов крыльев.

Площадь крыльев нелинейно убывает с уменьшением массы тела. Зависимость имеет вид  $S = km^{2/3}$  (для Eristalinae  $k \approx 1.5$ , для Syrphinae  $k \approx 2.1$ ) (рис. 1а). При сходной массе тела площадь крыльев у Syrphinae больше, чем у Eristalinae. Таким образом, Syrphinae имеют меньшую нагрузку на крылья. Показано, что нагрузка на крылья изменяется в зависимости от массы тела согласно функции  $p_w = km^{1/3}$  (для Eristalinae  $k \approx 3.1$ , для Syrphinae  $k \approx 2.3$ ) (рис. 1б).

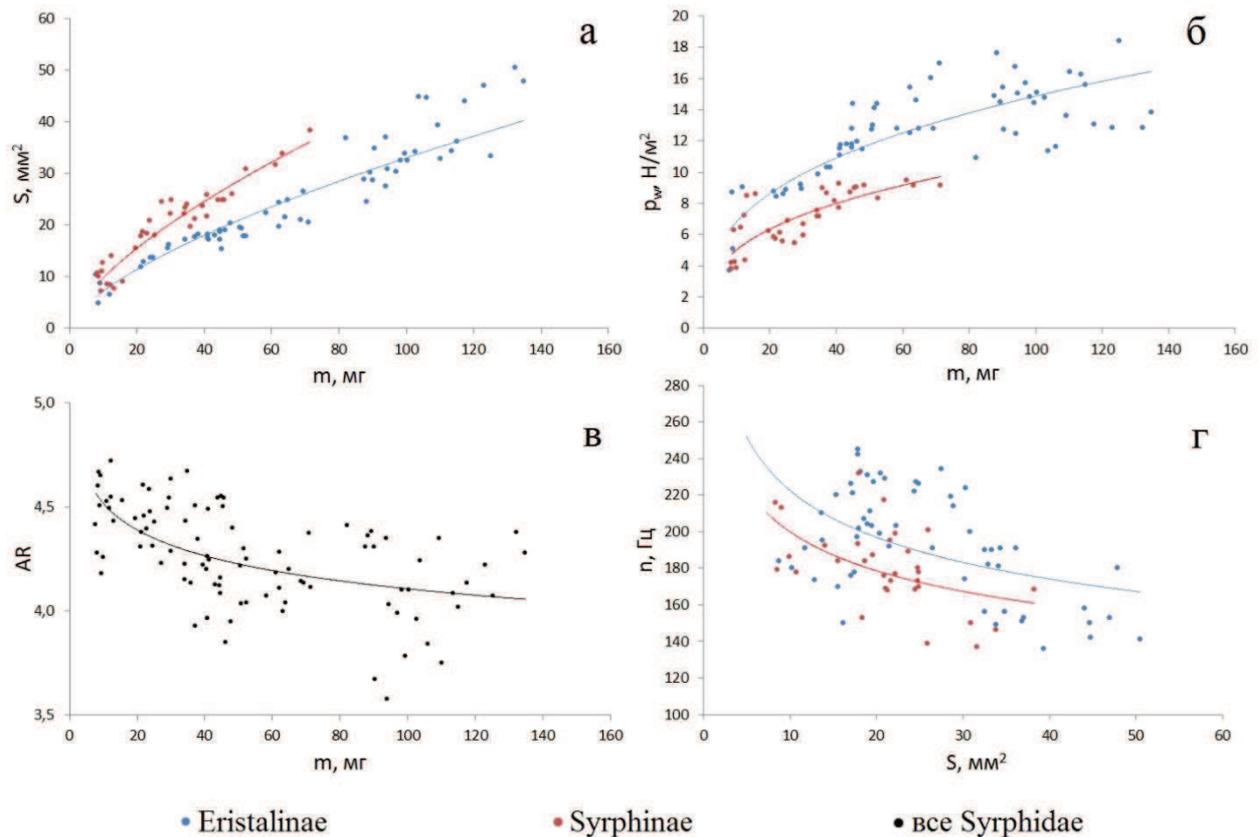


Рис. 1 – Графики зависимостей:  
 а) площади крыла от массы тела, б) нагрузки на крылья от массы тела, в) удлинения крыльев от массы тела, г) частоты взмахов от площади крыла.

Удлинение крыла отрицательно коррелирует с массой тела (рис. 1в),  $k = -0.54$ . Такой результат является мало ожидаемым, так как у перепончатокрылых, например, отмечено аллометрическое изменение формы крыла в сторону уменьшения удлинения при миниатюризации [5, 7, 8]. Однако, для некоторых Syrphidae, в том числе для видов *Syrirta* и *Xylota*, была отмечена тенденция к удлинению крыльев, а для видов *Volucella* и представителей Syrphinae – к расширению и увеличению площади [6]. Полученные нами данные частично это подтверждают.

Частота взмахов крыльев повышается при уменьшении массы тела и площади крыльев. При этом значения частоты взмахов у представителей Syrphinae в среднем на 20 Гц меньше, чем у Eristalinae при сходной массе тела (рис. 1г). Для исследованных насекомых корреляция частоты взмахов с площадью крыльев более сильная ( $k = -0.52$ ), чем с массой тела ( $k = -0.25$ ). Это может говорить о том, что на частоту взмахов главным образом оказывает влияние площадь крыла.

В рамках данной работы не удалось выявить корреляции амплитуды взмахов с размерными характеристиками. При сравнении подсемейств было обнаружено, что у представителей Syrphinae амплитуда взмахов в среднем на 10 градусов меньше, чем у Eristalinae.

Сила тяги нелинейно зависит от массы тела, характер зависимости имеет вид  $T = km^{1.2}$ , где  $k \approx 0.9$ . Соответственно относительная сила тяги изменяется согласно функции  $T_m = km^{0.2}$ ,  $k \approx 8.3$ . Таким образом, мелким Syrphidae свойственна в среднем меньшая относительная сила тяги.

#### Заключение

Влияние размеров тела на форму крыльев и лётные характеристики исследованных мух-журчалок имеет неоднозначный характер. С одной стороны, мелкие Syrphidae характеризуются низкой нагрузкой на крылья и более высокой частотой взмахов крыльев. С другой стороны, отмеченные для них большее удлинение крыла и меньшая относительная тяга оказались мало ожидаемыми результатами. Из этого можно заключить, что в пределах отдельного семейства достаточно сложно оценить влияние размеров тела на форму крыла и лётные характеристики в силу небольшого диапазона значений массы тела и числа Рейнольдса.

В результате сравнения подсемейств Syrphinae и Eristalinae было выявлено, что лётные характеристики одинаковым образом изменяются в зависимости от размеров тела. При этом представители Syrphinae имеют относительно большую площадь крыльев, чем Eristalinae, что приводит к понижению нагрузки на крылья, а также уменьшению частоты и амплитуды взмахов крыльев.

#### Благодарности

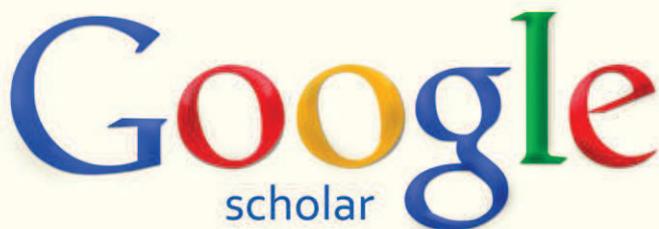
Авторы выражают благодарность сотруднику кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова Лысенкову Сергею Николаевичу за помощь в установлении видовой принадлежности *Platycheirus albimanus* и *Cheilosia pagana*.

### Литература

1. Беляев О.А., Чуканов В.С., Фарисенков С.Э. Сравнительная характеристика крылового аппарата и полета двукрылых семейства Syrphidae (Diptera) // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2014. № 1. С. 24-28.
2. Бродский А.К. Механика полёта насекомых и эволюция их крылового аппарата. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1988. – 208 с.
3. Кокшайский Н.В. Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полёт и плавание животных). – М.: Наука, 1974. – 256 с.
4. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) – СПб: Зоологический институт РАН, 2003. – 253 с.
5. Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. – М.: Наука, 1980. – 192 с.
6. Родендорф Б.Б. Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение – М.: Труды Палеонтологического института АН СССР, 1951. Т. 35. – 180 с.
7. Фарисенков С.Э., Беляев О.А., Чуканов В.С. Влияние размеров тела на лётные характеристики стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Apocrita) // Международный научно-исследовательский журнал, 2015. № 10 (41). Часть 3. С. 117-121.
8. Danforth B.N. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size // J. Zool., Lond. 1989. 218. P. 247-276.
9. Dickinson M., Dudley R. Flight. In: Resh V.H., Carde R.T. (eds) Encyclopedia of insects. – Academic Press, 2003. – P. 416-426.
10. Gidaszewski N.A., Baylac M., Klingenberg C.P. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup // BMC Evolutionary Biology, 2009. 9:110. P. 1-11.

### References

1. Belyaev O.A., Chukanov V.S., Farisenkov S.E. Sravnitel'naja kharakteristika krylovogo apparata i poleta dvukrylyh semejstva Syrphidae (Diptera) // Vestnik Moskovskogo universiteta. Serija 16. Biologija. 2014. № 1. S. 24-28.
2. Brodskij A.K. Mekhanika poljota nasekomyh i evoljutsija ih krylovogo apparata – L.: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1988. – 208 s.
3. Kokshajskij N.V. Ocherk biologicheskoj aero- i gidroinamiki (poljot i plavanie zhivotnyh). – M.: Nauka, 1974. – 256 s.
4. Narchuk E.P. Opredelitel' semejstv dvukrylyh nasekomyh fauny Rossii i sopredel'nyh stran (s kratkim obzorem semejstv mirovoj fauny) – SPb: Zoologicheskij institut RAN, 2003. – 253 s.
5. Rasnitsyn A.P. Proishozhdenie i evoljutsija pereponchatokrylyh nasekomyh. – M.: Nauka, 1980. – 192 s.
6. Rodendorf B.B. Organy dvizhenija dvukrylyh nasekomyh i ih proiskhozhdenie – M.: Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR, 1951. T. 35. – 180 s.
7. Farisenkov S.E., Belyaev O.A., Chukanov V.S. Vlijanie razmerov tela na lyotnye kharakteristiki stebel'chatobruhih pereponchatokrylyh (Hymenoptera, Apocrita) // Mezhdunarodnyj nauchno-issledovatel'skij zhurnal, 2015. № 10 (41). Chast' 3. S. 117-121.
8. Danforth B.N. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size // J. Zool., Lond. 1989. 218. P. 247-276.



Международный научно-исследовательский журнал включен в базу научного цитирования **Google Scholar**.

**Google Scholar** – поисковая система по полным текстам научных публикаций всех форматов и дисциплин. Наличие статей в **Google Scholar** увеличивает возможность цитируемости, не только в России, но и за рубежом.