

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.772

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ КРЫЛА *DOLICHOPUS UNGULATUS* LINNAEUS, 1758 (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE)

М.А. Чурсина

Воронежский государственный университет, Воронеж

Признаки морфологии крыла широко используются в таксономии и систематике семейства Dolichopodidae, однако диапазон их внутривидовой изменчивости изучен недостаточно. В данном исследовании с помощью методов геометрической морфометрии была проанализирована внутривидовая изменчивость формы крыла *Dolichopus unguatus* Linnaeus, 1758 (Diptera, Dolichopodidae), для этого было изучено 360 экземпляров из семи популяций. Показано, что внутривидовая изменчивость как самцов, так и самок, связана с изменением ширины крыла за счёт удлинения апикального отрезка CuA_1 . Анализ канонических переменных позволил разделить анализируемые популяции с достаточно высокой степенью точности, около 85% экземпляров были успешно отнесены в их априорные группы. Выявлено, что типы половой изменчивости формы крыла различаются для изученных популяций. Аллометрическая компонента вариации между популяциями была незначительной. Результаты данного исследования продемонстрировали, что форма крыла и половой диморфизм формы являются эволюционно пластичными признаками. Функциональное значение данной изменчивости обсуждается.

Ключевые слова: *Diptera, Dolichopodidae, геометрическая морфометрия, форма крыла, внутривидовая изменчивость, половой диморфизм.*

DOI: 10.26456/vtbio2

Введение. Признаки морфометрии крыла имеют большое таксономическое значение и широко используются как в определительных таблицах родов и видов семейства Dolichopodidae, так и для изучения их филогении, однако диапазоны внутривидовой изменчивости морфометрических признаков крыла остаются слабо изученными.

Недавние исследования продемонстрировали, что форма крыла может быть успешно использована для диагностики морфологически сходных видов (Schutze et al., 2012; Nedeljkovic et al.,

2015; Torres, Miranda-Esquivel, 2015), а также как инструмент для изучения эволюционных тенденций (Pepinelli et al., 2013). Географическая изменчивость формы крыла выявлена для популяций *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 с различных континентов (Gilchrist et al., 2000), а лабораторные эксперименты подтвердили, что структура дистальной секции крыла данного вида связана с воздействием температуры во время развития яиц (Imasheva et al., 1995). Географическая изменчивость в форме крыла также была обнаружена для вида *Drosophila serrata* Malloch, 1927 (Hoffmann, Shirriffs, 2002).

Кроме того, было показано, что форма и размер крыла позволяют с высокой степенью значимости разделить популяции (Francuski et al., 2009). Данные о взаимоотношениях таксонов, полученные при анализе формы крыла, подтверждаются генетически, что говорит высокой наследуемости признаков формы (Bitner-Mathé, 1999; Birdsall et al., 2000).

Поскольку двукрылые семейства Dolichopodidae – активные хищники, полёт играет важную роль в их жизни, поэтому форма крыла является признаком, который особенно подвержен эволюционной изменчивости. Исследования межвидовой и половой изменчивости долихоподид показали, что форма крыла в ряде случаев несёт филогенетический сигнал, однако нельзя исключать возможность гомоплазии (Чурсина, Негроров, 2018). Большую часть межвидовой изменчивости можно описать как смещение задней поперечной жилки (*dm-cu*) и апикального отрезка *CuA₁*, что связано с изменением длины и ширины крыла.

Целью данного исследования было изучение географической изменчивости формы крыла, а также полового диморфизма формы в различных точках ареала вида *Dolichopus ungulatus* Linnaeus, 1758, который распространён в Европейской части Палеарктики, отмечен также для Западной Сибири (Negrobov et al., 2013).

Dolichopus ungulatus предпочитает гигрофильные биотопы, например, берега водоёмов различного типа, с открытой водой и прибрежной травянистой растительностью, на которой занимает верхние ярусы (Тамарина с соавт, 1984). Особи данного вида питаются дафниями, личинками *Culex pipiens* Linnaeus, 1758, *Chironomus* sp. (Urlich, 2004). Для самцов *Dolichopus ungulatus* характерно территориальное поведение.

Методика. Для изучения внутривидовой изменчивости структуры крыльев было рассмотрено 360 экземпляров вида *Dolichopus ungulatus* (227 самцов и 133 самки), относящихся к семи популяциям (табл. 1). Материалом для настоящего исследования послужили личные сборы автора, а также экземпляры из коллекции

кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета.

Таблица 1

Изученный материал

Место сбора (популяция)	Количество экземпляров	Координаты места сбора
Воронежская обл., турбаза Веновитиново	104 ♂♂, 64 ♀♀	51°48'53,1" E, 39°23'09,3" N
Краснодарский кр., Камышанова поляна	14 ♂♂, 6 ♀♀	44°10'10,1"E, 40°02'28,9" N
Сев. Кавказ, Тебердинский заповедник	18 ♂♂, 15 ♀♀	43°26'38,0" E, 41°44'17,1" N
Алтай, оз. Телецкое	21 ♂♂, 18 ♀♀	51°34'37,3" E, 87°41'10,0" N
Южный Урал, Башкирский заповедник	18 ♂♂, 8 ♀♀	53°20'41,7" E, 57°47'13,9" N
Красноярский кр., Заповедник «Столбы»	17 ♂♂, 16 ♀♀	55°58'12,2" E, 92°44'15,8" N
Респ. Татарстан, Волжско-Камский заповедник	35 ♂♂, 6 ♀♀	55°54'34,6" E, 48°43'36,6" N

Анализ различий формы производился методами геометрической морфометрии. Для изучения были изготовлены постоянные препараты крыльев. Все препараты были сфотографированы с помощью камеры для микроскопа Levenhuk C NG. Для описания формы крыла использовалась конфигурация декартовых координат 8 ландмарков, расположенных на местах слияния жилок друг с другом и краем крыла (рис. 1). Декартовы координаты ландмарков были оцифрованы по фотографиям с помощью программы tpsDig-2.32.

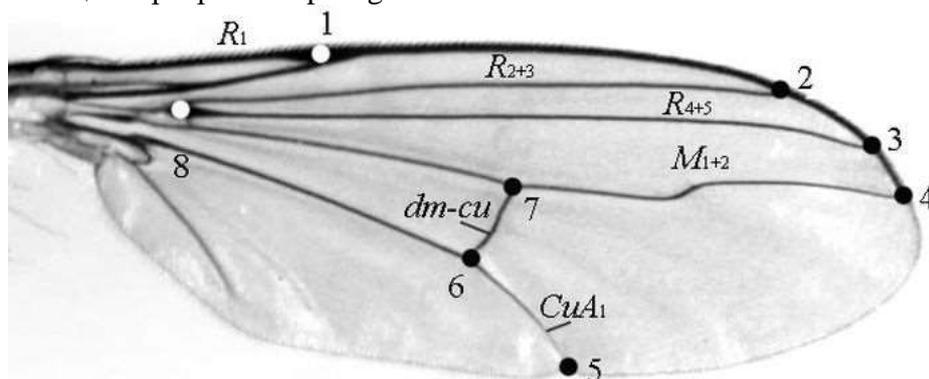


Рис. 1. Крыло самца *Dolichopus unguulatus* и расположение 8 ландмарков, использованных в исследовании.

Для того чтобы перейти от исходных декартовых координат к переменным формы, производилось изометрическое масштабирование и выравнивание сравниваемых структур (обобщённое Прокрустово совмещение, GPA) (Rohlf, 1999). Набор переменных (Прокрустовых остатков), полученных в результате, содержал информацию о форме. Для размерной характеристики был вычислен центроидный размер каждого крыла (квадратный корень суммы квадратов расстояний между ландмарками). Дальнейшая обработка данных производилась в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011) и Statistica 10.

Влияние пола и популяции на центроидный размер крыльев было проанализировано с использованием дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Краскела-Уоллиса. Для оценки влияния факторов на форму крыла использовался Прокрустов ANOVA. Для описания различий формы крыла между полами и популяциями был произведён анализ канонических переменных (CVA), совмещённый с дискриминантным анализом. Различия формы крыла визуализировались с помощью метода тонких пластин. Для оценки взаимосвязи вариации формы крыла с географическим положением местообитания был проведён корреляционный анализ канонических переменных с географической широтой и долготой.

Для сравнения межпопуляционной изменчивости самцов и самок использовался тест Мантеля, который оценивал уровень корреляции между элементами матриц ковариации. Проверка значимости различий производилась с помощью перестановочного теста с 1000 перестановок, нулевая гипотеза которого состояла в отсутствии сходства между изменчивостью самцов и самок. Кроме того для сравнения направлений географической изменчивости и полового диморфизма в различных популяциях вычислялся угол между векторами первых главных компонент межпопуляционной изменчивости (PCA) самцов и самок. Проверка нулевой гипотезы о совпадении направлений векторов изменчивости самцов и самок производилась с помощью бутстрэп-анализа с 10000 повторностей, оценивающего, как часто углы между векторами, смещёнными случайным образом, меньше углов в наших данных.

Для разделения аллометрической и неаллометрической компонент изменчивости использовался регрессионный анализ переменных формы на средний центроидный размер крыла для популяций. Аллометрическая компонента вычислялась как спрогнозированная доля изменчивости, а доля остаточной вариации являлась оценкой неаллометрической изменчивости (Gidaszewski et al., 2011).

Поскольку ранее было показано, что на форму крыла влияет также половой отбор (Чурсина, Негроров, 2018), было произведено сравнение полового диморфизма формы в различных популяциях. Для описания различий формы крыла самцов и самок был проведён анализ канонических переменных. В качестве меры различия между средними формами крыльев самцов и самок в каждой из популяций использовалось Прокрустово расстояние; уровень достоверности различий рассчитывался на основании бутстреп-анализа с 10000 циклами перестановок с нулевой гипотезой, состоящей в отсутствии достоверных различий между усреднёнными формами крыльев самцов и самок. Чтобы выделить направления изменчивости полового диморфизма между популяциями, полученную матрицу канонических переменных полового диморфизма для семи популяций проанализировали с помощью факторного анализа.

Результаты и обсуждение. Прокрустов дисперсионный анализ показал, что значимое влияние на форму крыла *Dolichopus unguulatus* оказывают половой диморфизм ($F = 2,98$, $P < 0,001$) и популяционный фактор ($F = 9,01$, $P < 0,0001$). Различия в размере крыла также были существенны между полами ($F = 4,72$, $P = 0,03$) и между популяциями ($F = 23,76$, $P < 0,0001$). Поскольку был выявлен половой диморфизм в форме крыла, то изучение популяционной изменчивости производилось отдельно для самок и самцов. Высокая значимость фактора «пол × популяция» ($F = 2,52$, $P < 0,0001$) говорит о том, что проявления полового диморфизма в форме крыльев различаются для изученных популяций.

Достоверные различия в размере крыла были выявлены между экземплярами из Татарстана и остальными популяциями (рис. 2). Аллометрическая компонента межпопуляционной изменчивости самцов *Dolichopus unguulatus* составила 0,35%, у самок того же вида – 2,72%. Аллометрическая компонента полового диморфизма у изученных популяций варьировала от 0,39% (Урал) до 30,93% (Красноярский край).

Анализ канонических переменных межпопуляционной изменчивости самцов позволил выделить три главных переменные, содержащие более 91% от общей изменчивости формы крыла: 51.29% (CV1), 23.90% (CV2) и 16.28% (CV3).

Как показал метод тонких пластин, CV1 описывала, главным образом, смещения ландмарок 5 и 2. Таким образом, ось CV1 (рис. 3) описывала вариацию от широкого крыла с заострённой вершиной (экземпляры из Краснодарского края) до более узкого крыла с затуплённой вершиной (экземпляры из Алтая, Урала и Красноярского

края). Данная ось позволяла разделить западные и восточные популяции.

Вторая каноническая переменная (CV2) включала смещение задней поперечной жилки (ландмарки 6 и 7) и связанное с ним удлинение крыла (ландмарка 4) (рис. 3). Вторая ось описывала изменения от крыла с укороченной задней поперечной жилкой (экземпляры из Татарстана) до более короткого крыла удлинённой *dm-cu* (экземпляры из Воронежской обл.).

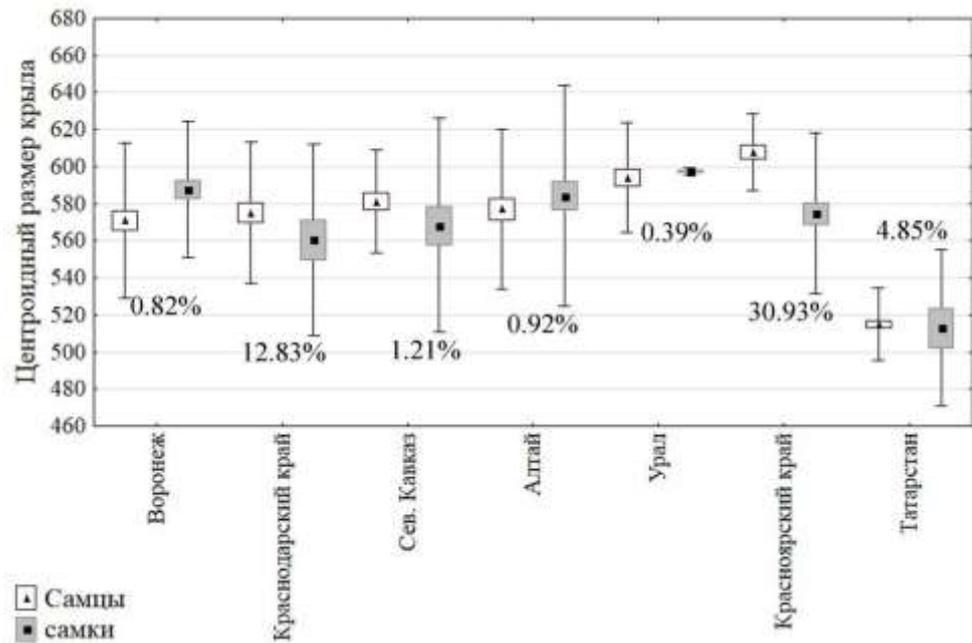


Рис. 2. Ящичковая диаграмма центроидных размеров крыльев самок и самцов *Dolichopus ungulatus* из семи популяций. Показаны: среднее значение, среднее значение \pm стандартная ошибка (ящик), среднее значение \pm две стандартные ошибки (усы). Аллометрические компоненты половой изменчивости указаны в процентах.

CV3 была связана с вариациями ширины крыла, обусловленными смещениями ландмарок 2 и 5. Первые три канонические переменные позволили правильно классифицировать 84,26% самцов в их априорные популяции.

Межпопуляционная изменчивость формы крыла самок также может быть описана с помощью трёх канонических переменных, содержащих соответственно 54,73% (CV1), 24,51% (CV2) и 9,62% (CV3) от общей изменчивости формы. Первая каноническая переменная CV1 включала в себя смещение задней поперечной жилки (ландмарки 6 и 7) и описывала вариацию формы крыла,

закрывающуюся в смещении задней поперечной жилки от западных популяций к восточным (рис. 4).

Вторая компонента вариации формы (CV2) описывала изменение ширины крыла (ландмарки 2 и 5). Вариации ширины крыла позволили выделить самок с Северного Кавказа. Дискриминантный анализ на основе первых трёх канонических переменных правильно классифицировал 85,00% самок в их априорные популяции.

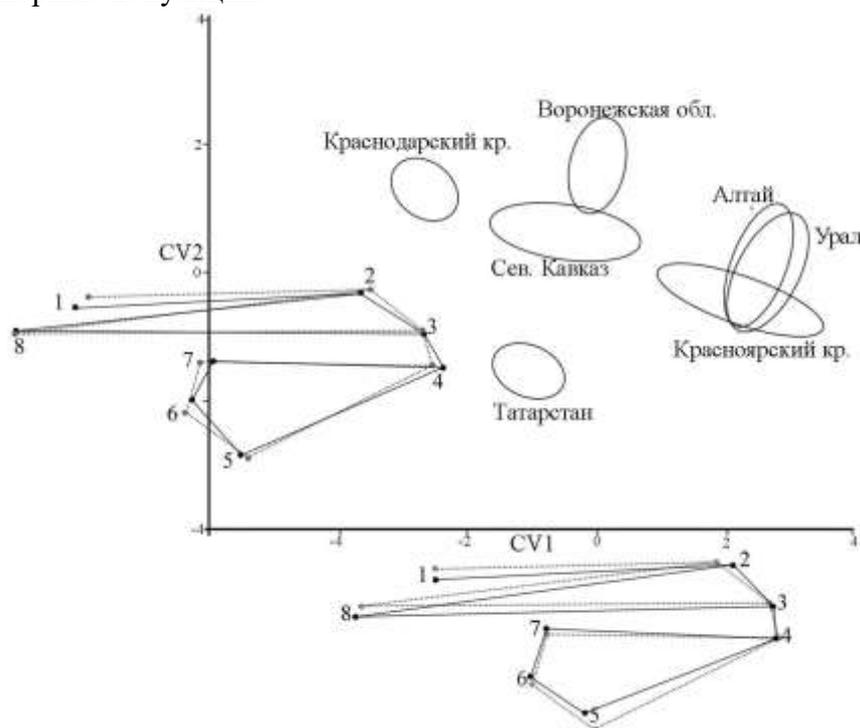


Рис. 3. Расположение самцов *Dolichopus unguulatus* семи популяций в пространстве первых двух канонических переменных формы крыла. Показаны схемы изменений формы, соответствующие первой и второй каноническим переменным.

Угол между векторами первых главных компонент (PC1) межпопуляционной изменчивости самцов и самок составлял $39,99^\circ$, угол между вторыми главными компонентами изменчивости (PC2) составлял $36,81^\circ$, что значительно меньше углов между случайно смещёнными векторами ($P = 0,002$ и $P = 0,001$ соответственно). Это говорит о сходстве межпопуляционной изменчивости самцов и самок. Сходство подтверждается также высокой корреляцией между ковариационными матрицами ($MC = 0,80$, $P < 0,0001$).

Различия в форме крыльев самок и самцов были значимы для всех популяций. Прокрустовы расстояния между самками и самцами

остальных популяций колебались от 0,0187 ($P = 0,02$) у экземпляров из Красноярского края до 0,0280 ($P = 0,002$) – популяция с Северного Кавказа.

Анализ канонических вариаций продемонстрировал, что изменения формы, связанные с половым диморфизмом, локализованы в области задней поперечной жилки и апикального отрезка CuA_1 (ландмарки 5 и 6), а также апикального отрезка M_{1+2} (ландмарка 4). Сравнение векторов главных компонент половой изменчивости разных популяций выявил их сходство: от $36,81^\circ$ между векторами половой изменчивости Урала и Красноярского края ($P = 0,0002$) до $65,89^\circ$ ($P = 0,01$) – Татарстан – Красноярский край.

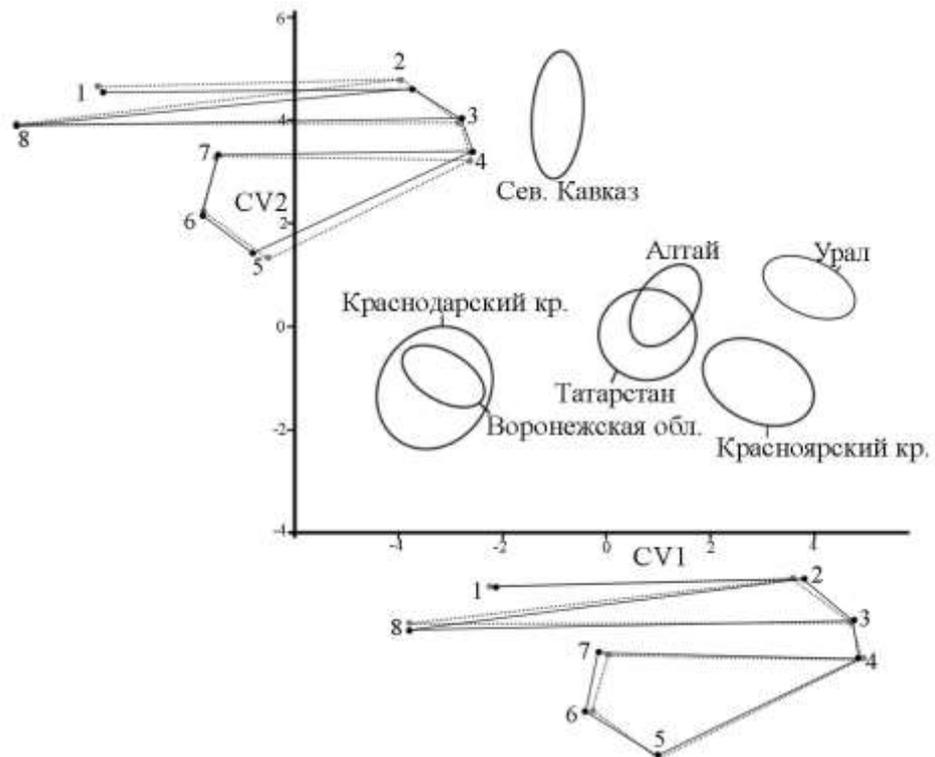


Рис. 4. Расположение самок *Dolichopus unguulatus* семи популяций в пространстве первых двух канонических переменных формы крыла. Показаны схемы изменений формы, соответствующие первой и второй каноническим переменным.

Детальный анализ половой изменчивости показал, что хоть её направления сходны, проявления в конкретных популяциях различаются. Так, наиболее частым проявлением полового диморфизма были различия в ширине крыла, и направление половой изменчивости заключалось в формировании крыльев разной ширины

у самок и самцов. Было показано, что усреднённое крыло самки значительно шире крыла самца ($P < 0,1$) в популяциях из Алтая, Воронежской обл., Краснодарского края, Урала и Красноярского края. Усреднённое крыло самца было шире в популяциях из Северного Кавказа и Татарстана.

Факторный анализ матрицы переменных полового диморфизма позволил разделить изученные популяции на группы. Первая главная компонента (PC1) включала 56,78% от общей изменчивости полового диморфизма и, в основном, описывала различия между полами в области ландмарки 6 (рис. 5). Вторая главная компонента (PC2) содержала 19,71% от общей изменчивости и описывала различия между полами в области ландмарки 5. Размещение популяций вдоль PC2 характеризует увеличение различий в длине апикального отрезка CuA_1 снизу вверх.

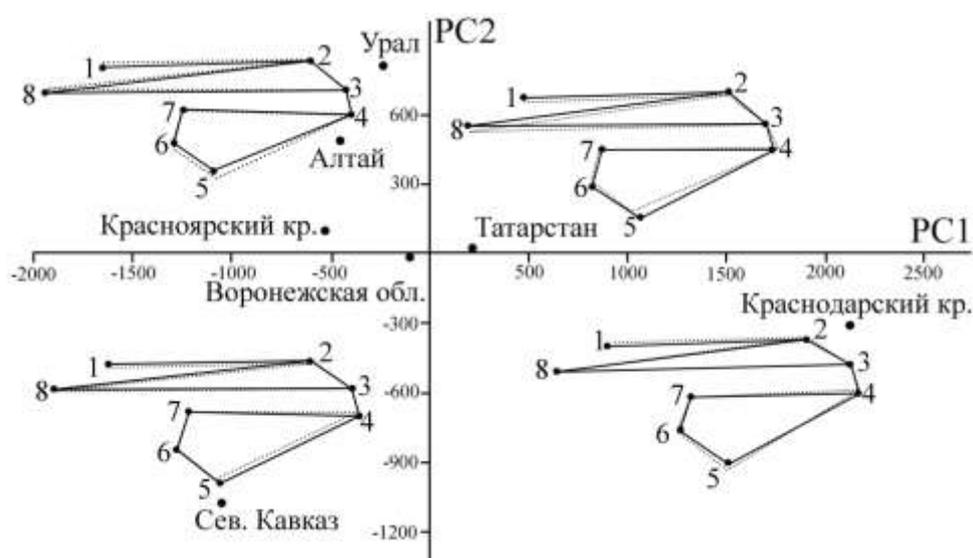


Рис. 5. График факторного анализа изменчивости формы крыла, связанной с половым диморфизмом, в семи популяциях *Dolichopus unguilatus*. Показаны изменения формы крыла, связанные с половым диморфизмом: чёрный контур – усреднённое крыло самца, пунктирный контур – усреднённое крыло самки.

Разнообразие форм полёта насекомых объясняется интенсивным отбором, действующим как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях. Морфометрические признаки крыла обуславливают манёвренность насекомого, а значит, непосредственно влияют на конкурентоспособность особи, возможность осваивать новые местообитания и использовать пищевые ресурсы, поэтому особенно быстро эволюционируют (Dudley, 2000; Dudley et al., 2007).

В данном исследовании было установлено, что значимые различия в форме крыла присутствуют как между полами *Dolichopus unguulatus*, так и между популяциями. Географическая изменчивость затрагивала такие характеристики как ширина крыла, длина задней поперечной жилки и длина апикального отрезка CuA_1 . Различия в форме крыльев самок и самцов также заключались в структуре дистального отдела кубитального сектора крыла.

Морфологические характеристики этого сектора являются важными таксономическими признаками в семействе Dolichopodidae. Предшествующие исследования показали, что морфометрические признаки задней части крыла Dolichopodidae значительно варьируют внутри родов и подсемейств, что делает их перспективными для филогенетического анализа (Chursina, 2017; Чурсина, Негрбов, 2018).

Ширина крыла, а также форма его вершины являются одними из наиболее важных аэродинамических характеристик крыла (Combes, Daniel, 2001). Вариации в форме крыла, связанные с его шириной, были выявлены для популяций *Drosophila melanogaster* разных материков (Gilchrist et al., 2000), а у *Drosophila serrata* изменчивость формы крыла продемонстрировала высокую корреляцию с географической широтой (Hoffmann, Shirriffs, 2002): экземпляры из северных популяций имели более широкое крыло, чем из южных.

Результаты нашего исследования подтвердили наличие географической изменчивости формы крыла *Dolichopus unguulatus*, которая не была обусловлена изменением размера. При этом большая часть вариации была связана с долготой местообитания: самцы из восточных популяций имели более узкие крылья, чем экземпляры из западных. Доля изменчивости формы крыла также была связана с географической широтой. В данном случае изменчивость выражалась в удлинении крыла у самцов из северных популяций (Татарстан) и смещении задней поперечной жилки.

Географическая изменчивость формы крыла может объясняться различиями в действующих факторах отбора. Крылья долихоподид, согласно классификации Энноса (1989), относятся к типу с вентральным изгибанием. Это значит, что изгибание под действием аэродинамических сил происходит примерно в середине крыла (ландмарки 4, 5, 6 и 7). Поэтому значительная изменчивость кубитальной области крыла может объясняться её важной ролью при полёте. Часть межпопуляционной изменчивости может объясняться генетическим дрейфом, который увеличивает соотношение меж- и внутрипопуляционной вариации, однако в этом случае для доказательства потребуется генетический анализ.

Важно заметить, что самцы продемонстрировали более чёткое географическое разделение по форме крыла, чем самки. Это может говорить о том, что отбор оказывает более сильное воздействие на самцов, поскольку на форму крыла самцов могут воздействовать как внутривидовой отбор (сражения за территорию), так и межвидовой отбор (выбор самки).

Вторым важным выводом нашего исследования была изменчивость типов полового диморфизма между популяциями. Половой диморфизм *Drosophila melanogaster* был постоянен в разных популяциях, на разных материках (Gilchrist et al., 2000). Проявления полового диморфизма в случае *Dolichopus unguilatus* значительно варьировали между популяциями, при этом не было выявлено достоверной корреляции типа полового диморфизма с географическими координатами. Изменёнными типами полового диморфизма могут быть объяснены выбросы самок с Северного Кавказа и из Татарстана на графике канонических переменных формы крыла (рис. 4).

Половой диморфизм является результатом как полового, так и естественного отбора. Многими авторами было отмечено, что признаки, развивающиеся в результате полового отбора, обычно характеризуются положительной аллометрией (Petrie, 1988). Подобное соотношение имеет смысл только в том случае, если особь получает большую выгоду от увеличения крыла, чем от увеличения размеров тела в целом.

В популяциях из Краснодарского края и Красноярского края была выявлена значительная аллометрическая компонента полового диморфизма. Это позволяет предположить, что самцы *Dolichopus unguilatus* могут получить определённую выгоду от развития крыльев – возможно, крылья используются в брачном поведении, разнообразные формы которого демонстрируют другие виды Dolichopodidae (Land, 1993).

Ещё одним объяснением изменчивости типа полового диморфизма могут быть экологические причины, поскольку половой диморфизм может отражать экологические различия между самками и самцами, например, в типе питания или предпочитаемых местообитаниях. Гипотезы полового отбора и экологической дивергенции не исключают друг друга (Shine, 1990). Возможно и такое объяснение: первоначальные различия возникли из-за дифференцированного давления естественного отбора на самок и самцов, а затем степень различия изменилась под действием полового отбора.

Заключение. В заключение следует отметить, что значительная дивергенция среди популяций *Dolichopus unguilatus*,

выявленная в ходе данного исследования, была связана с формой крыла, и реже – с размером. Эволюционной пластичностью обладала не только форма как таковая, но также и тип полового диморфизма формы. Вероятно, аллопатрически распределённые популяции вида имели свою эволюционную историю, которая являлась результатом их изоляции друг от друга. Поскольку форма крыла играет важную роль в определении границ видов и выявления фенотипических единиц, дальнейшее изучение внутривидовой изменчивости может помочь в оценке значимости таксономических признаков и выявлении эволюционных тенденций.

Список литературы

- Тамарина Н.А., Смирнов Е.С., Негрбов О.П. 1984. К фауне двукрылых сем. Dolichopodidae (Diptera) Приокско-Террасного заповедника (Московская область) // Энт. обозр. Т 63. № 4. С. 716-721.
- Чурсина М.А., Негрбов О.П. 2018. Филогенетический сигнал формы крыла в подсемействе Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae) // Зоол. журн. Т. 97. № 4. С. 1-13.
- Birdsall K., Zimmerman E., Teeter K., Gibson G. 2000. Genetic variation for the position of wing veins in *Drosophila melanogaster* // Evol. Dev. V. 2. Is. 1. P. 16-24.
- Bitner-Mathé B.C., Klaczko L.B. 1999. Heritability, phenotypic and genetic correlations of size and shape of *Drosophila mediopunctata* wings // Heredity. V. 83. P. 688-696.
- Chursina M.A. 2017. Intraspecific variation and asymmetry in wing shape of dolichopodid flies (Diptera, Dolichopodidae) // Int. J. Ent. Res. V. 2. Is. 5. P. 10-20.
- Combes S.A., Daniel T.L. 2001. Shape, flapping and flexion: wing and fin design for forward flight // J. Exp. Biol. V. 204. P. 2073-2085.
- Dudley R., 2002. The biomechanics of insect flight. NJ: Princeton Univ. Press, Princeton. 496 p.
- Dudley R., Byrnes G., Yanoviak S.P., Borrell B., Brown R.M., McGuire J.A. 2005. Gliding and the functional origin of flight: biomechanical novelty or necessity? // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. P. 179-201.
- Ellington G.P. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters // Phil. Trans. R. Soc. Lond. V. 305. P. 17-40.
- Ennos R. 1989. Comparative functional morphology of the wings of Diptera // Zool. J. Linn. Soc. V. 96. P. 27-47.
- Francuski Lj., Vujie A., Kovacevie A., Ludoski J., Milankov V. 2009. 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* Vujie, 1996 // Contributions Zool. V. 78. Is. 3. P. 129-140.
- Hoffmann A.A., Shirriffs J. 2002. Geographic variation for wing shape in

- Drosophila serrata* // Evolution. V. 56. Is. 5. P. 1068-1073.
- Gidaszewski N.A., Baylac M., Klingenberg C.P. 2009. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup // BMC Evolutionary Biology. V. 9. P. 110-121.
- Gilchrist A.S., Azevedo R.B.R., Partridge L., O'Higgins P. 2000. Adaptation and constraint in the evolution of *Drosophila melanogaster* wing shape // Evol. Dev. V. 2. P. 114-124.
- Imsheva A.G., Bubli O.A., Lazebny O.E., Zhivotovsky L.A. 1995. Geographic differentiation in wing shape in *Drosophila melanogaster* // Genetica. V. 96. P. 303-306.
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molec. Ecol. Res. V. 11. P. 353-357.
- Land M.F. 1993. Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus* // J. Comp. Physiol. A. V. 173. P. 605-613.
- Nedeljkovic Z., Ačanski J., Dan M., Obreht-Vidaković D., Ricarte A., Vujić A. 2015. An integrate approach to delimiting species borders in the genus *Chrysotoxum* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae), with description of two new species // Contributions Zool. V. 84. Is. 4. P. 285-304.
- Negrobov O.P., Selivanova O.V., Maslova O.O., Chursina M.A. 2013. Check-list of predatory flies of the family Dolichopodidae (Diptera) in the fauna of Russia. In: Grichanov I. Ya. & Negrobov O. P. (Editors). Fauna and taxonomy of Dolichopodidae (Diptera) // Collection of papers (Plant Protection News, Supplement, № 9). St. Peterburg: VIZR. P. 47-93.
- Pepinelli M., Spironello M., Currie D.C. 2013. Geometric morphometrics as a tool for interpreting evolutionary transitions in the black fly wing (Diptera: Simuliidae) // Zool. J. Linn. Soc. V. 169. P. 377-388.
- Petrie M. 1988. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relative more // Anim. Behav. V. 36. P. 1174-1179.
- Rohlf F.J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // J. Classif. V. 16. P. 197-223.
- Schutze M.K., Jessup A., Clarke A.R. 2012. Wing shape as a potential discriminator of morphologically similar pest taxa within the *Bactocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae) // Bull. Ent Res. V. 102. P. 103-111.
- Shine R. 1990. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // Q. Rev. Biol. V. 64. Is. 4. P. 419-461.
- Torres A., Miranda-Esquivel D.R. 2015. Wing shape variation in the taxonomic recognition of species of *Diachlorus* Osten-Sacken (Diptera: Tabanidae) from Colombia // Neotrop. Entomol. V. 45. Is. 2. P. 180-191.
- Urlich H. 2004. Predation by adult Dolichopodidae (Diptera); a review of literature with an annotated prey-predator list // Stud. Dipt. V. 11. Is. 2. P. 369-403.

**INTERSPECIFIC VARIATION IN WING SHAPE OF
DOLICHOPUS UNGULATUS (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE)**

M.A. Chursina

Voronezh State University, Voronezh

Characters of the wing morphology are widely used in the taxonomy and systematic of the family Dolichopodidae, however the range of their intraspecific variety has not been studied sufficiently. In this study intraspecific variation in wing shape of *Dolichopus unguatus* Linnaeus, 1758 (Diptera, Dolichopodidae) was analyzed by the methods of geometric morphometric approach; a study of 360 specimens belonging to 7 populations was conducted for this purpose. The result suggests that interspecific variation of both males and females was associated with changes the width of wing due to lengthening of the apical part of CuA_1 . Canonical variates analysis successfully assigned about 85% of exemplars into their a priori groupings (populations). It was also found that the types of shape sexual dimorphism differ for the populations. Allometric relationships were weak between populations. The results of this study showed that the wing shape and shape sexual dimorphism are evolutionarily flexible trait. The functional significance of this variability is discussed.

Keywords: *Diptera, Dolichopodidae, geometric morphometric, wing shape, intraspecific variation, sexual dimorphism.*

Об авторе

ЧУРСИНА Мария Александровна – кандидат биологических наук, ассистент кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных, ФГБОУ ВО Воронежский государственный университет, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1; e-mail: chursina.1988@list.ru.

Чурсина М.А. Внутривидовая изменчивость формы крыла *Dolichopus unguatus* Linnaeus, 1758 (Diptera, Dolichopodidae) / М.А. Чурсина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 21-34.