

ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕЙСТВА DOLICHOPODIDAE (DIPTERA)

М.А. Чурсина, О.П. Негробов, О.В. Селиванова

[Chursina M.A., Negrobov O.P., Selivanova O.V. Parametric analysis of family Dolichopodidae (Diptera)]

Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, Воронеж, 394006, Россия. E-mail: negrobov@list.ru

Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh, 394006, Russia. E-mail: negrobov@list.ru

Ключевые слова: *Diptera, Dolichopodidae, антенны, хетотаксия груди***Key words:** *Diptera, Dolichopodidae, antennae, thorax chaetotaxy*

Резюме. Для изучения параметрической системы двукрылых семейства Dolichopodidae (Diptera) были рассмотрены 280 видов, принадлежащих к 207 родам семейства, а также 18 видов из более примитивных таксонов. Учитывались признаки количества пар дорсоцентральных щетинок, количества рядов акростихальных щетинок и относительная длина третьего членика усиков. Сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими таксонами позволил выделить апоморфные и плезиоморфные признаки. Построение параметрической матрицы семейства позволило выделить таксономические границы подсемейств, а также выявить основные эволюционные тенденции в морфологии третьего членика усиков и хетотаксии груди.

Summary. 265 species from 207 genera of Dolichopodidae (Diptera) and 18 species of more primitive taxons were investigated for studying of parametric system of Dolichopodidae family. Number of dorsocentrals' pairs, number of acrostichals' rows and the relative length of postpedicel were considered. Comparative analysis of the Dolichopodidae morphology with other taxons allowed to allocate apomorphic and plesiomorphic signs. Building the parametric matrix of the family permit to characterize the taxonomic areas of subfamilies and to identify the main evolutionary trends in the postpedicel morphology and thorax's chaetotaxy.

Морфологическое сходство сравниваемых организмов является основой определения родства в систематике. Однако в последнее время выявлены многочисленные случаи сходства неродственных организмов, среди которых примеры горизонтального переноса генетической информации [Чайковский, 2008; Мейен, 1989]

С возникновением молекулярно-генетических методов исследования появились новые критерии систематики и основанные на них альтернативные системы. Вместе с тем в таксономических единицах любого ранга возникают таксоны, чью принадлежность трудно определить исходя из классических методов систематики, поскольку данные таксоны характеризуются отличным сочетанием привычных диагностических признаков [Зелеев, Сафин, 2013; Павлинов, 2011).

Для решения возникающих проблем, а также более глубокого понимания эволюционных закономерностей и построения естественной системы, было предложено применять параметрический метод [Коваленко, Попов, 1997; Белоусов, 1975; Павлов, 2000; Попов, 2008; Зелеев, 2011, 2012]. Параметрический метод основывается на выделении трёх функциональных модулей, которые образуют потенциальное таксономическое пространство, поскольку многомерность признаков, существующая в реальности, является трудной для восприятия и анализа. Отдельные таксоны в той или иной мере заполняют потенциальное

таксономическое пространство, позволяя на основании формы их расположения анализировать их филогенетические взаимосвязи.

Параметрическая система была использована рядом авторов, в том числе Р.М. Зелеевым и А.Р. Сафиным [2013] для анализа отряда веерокрылые (Strepsiptera) на основе признаков количества члеников усиков и члеников лапок самца, и характера расположения боковых выростов на члениках усиков. Анализ позволил выявить основные тенденции эволюционных преобразований и описать реализованную изменчивость, а также выдвинуть предположение по обнаружению новых ископаемых таксонов.

Аналогичные попытки построения параметрических матриц и анализа эволюционных закономерностей на их основании были предприняты Захаровой с соавторами [2006] для анализа морфологической изменчивости дневных бабочек. Л.В. Белоусов [1975] использовал параметрический метод для систематики гидроидов, В.Я. Павлов [2000] – для систематики членистоногих.

В некоторых случаях таксоны родового и видового уровней в семействе Dolichopodidae также имеют комбинативный характер сочетаний признаков, который не позволяет однозначно выделить устойчивые корреляции диагностических единиц, поскольку у одних и тех же таксонов могут присутствовать как апоморфные, так и плезиоморфные признаки.

Признаки, которым исследователи приписывают

большой либо меньший вес в систематике таксона, могут быть противоречивыми. Поэтому параметрический метод описания таксонов может дать некоторые дополнительные данные в прогнозировании новых видов и выделении таксономических групп.

Для построения потенциального таксономического пространства должны быть выбраны количественные признаки, которые однозначно характеризуют тот или иной таксон. Значения признаков откладываются на осях координат, отдельные таксоны помещаются в ту или иную точку таксономического пространства, что позволяет произвести оценку реализованную изменчивость таксона.

Для анализа Dolichopodidae были рассмотрены признаки хетотаксии торакса на примере 265 видов, принадлежащих к 207 родам. В качестве группы сравнения, как виды, обладающие рядом плезиоморфных признаков, были рассмотрены 7 видов из 7 родов, принадлежащих к семейству Dolichopodidae “sensu lato”, а именно подсемейств Microphoridae и Parathalassinae, и 11 видов, принадлежащих к семейству Empididae.

После визуальной оценки выбранных экземпляров производилась параметрическая обработка данных. Поскольку наиболее представительные показатели были получены по дорсоцентральным (dc),

Таблица 1

Параметрическая таблица подсемейств Dolichopodidae на основе соотношения признаков количества рядов акростихальных щетинок и количества пар дорсоцентральных щетинок

		Количество рядов акростихальных щетинок				
		-2	-1	0	1	2
Количество пар дорсоцентральных щетинок	3			Achalcinae Hydrophorinae Kowmunginae Neurigoninae Sympycninae		Medeterinae
	4		Diaphorinae Sympycninae	Babindellinae Diaphorinae Hydrophorinae Medeterinae Peloroepodinae Sciapodinae Sympycninae Empididae	Rhaphiinae Sympycninae	Diaphorinae Hydrophorinae Medeterinae Rhaphiinae Sciapodinae Microphoridae
	5	Peloroepodinae Sciapodinae	Sciapodinae Xanthochlorinae	Diaphorinae Enliniinae Hydrophorinae Medeterinae Peloroepodinae Plagioneurinae Sciapodinae Sympycninae Xanthochlorinae	Diaphorinae Hydrophorinae Neurigoninae Peloroepodinae Sciapodinae Xanthochlorinae	Achalcinae Diaphorinae Dolichopodinae Hydrophorinae Kowmunginae Medeterinae Neurigoninae Rhaphiinae Sciapodinae Stolidosomatinae
	6	Peloroepodinae	Diaphorinae Hydrophorinae Sympycninae	Antyxinae Dolichopodinae Hydrophorinae Medeterinae Peloroepodinae Sciapodinae Sympycninae	Diaphorinae Dolichopodinae Hydrophorinae Medeterinae Peloroepodinae Sympycninae	Achalcinae Antyxinae Diaphorinae Dolichopodinae Hydrophorinae Medeterinae Neurigoninae Rhaphiinae Sciapodinae Sympycninae Microphoridae
	7	Hydrophorinae Parathalassiinae	Hydrophorinae Parathalassiinae	Empididae		Dolichopodinae Rhaphiinae
	7	Hydrophorinae Empididae Microphoridae		Empididae		Enliniinae Medeterinae Rhaphiinae

акростихальным (ас) щетинкам и по относительной длине третьего членика усиков, а также поскольку данные признаки широко используются в систематике, обработка производилась на их основании.

При этом возникла необходимость ранжировать данные по количеству рядов акростихальных щетинок. Выявлено, что более примитивные виды (представители семейства Empididae, некоторые виды подсемейств Parathalassinae, Sciapodinae и Hydrophorinae) обладают 2, 3 или 5 нерегулярными рядами акростихальных щетинок (обозначение признака в таблицах -2, -3 и -5 соответственно). Отдельные виды Microphoridae и Dolichopodidae характеризуются одним нерегулярным рядом акростихальных щетинок (обозначение на графиках -1). Отсутствие акростихальных щетинок, наличие одного или двух правильных рядов, обозначались соответственно 0, 1 и 2.

Показатель длины третьего членика усиков рассчитывался по отношению его длины к его высоте у основания. При этом было выявлено, что выборочные данные имеют нормальное распределение. Возникла необходимость разделения данных на интервалы. Было выделено пять интервалов: [0,5; 1,0), [1,0; 1,5), [1,5; 2), [2,0; 3,0), [3,0; 7,7].

Данные исследований позволяют построить параметрическую систему семейства Dolichopodidae, используя количественные признаки морфологии, а именно количество рядов акростихальных щетинок, количество пар дорсоцентральных щетинок и количество, а также относительную длину третьего членика усиков. Значения этих признаков существенно варьируют между подсемействами и родами Dolichopodidae.

Диапазоны изменения признаков акростихальных и дорсоцентральных щетинок были отложены на осях координат от минимального значения к максимальному значению, выявленному в пределах семейства (табл. 1). Ячейки таблицы 1, занятые названиями подсемейств, характеризуют реализованную изменчивость данного сочетания признаков Dolichopodidae.

Сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими таксонами позволил выделить апоморфные и плезиоморфные признаки в хетоме торакса. Так у таксонов более высокого эволюционного уровня ас хорошо развиты и расположены в 2-8 правильных рядов. Плезиоморфным признаком является наличие пяти, трёх или двух нерегулярных рядов ас, как у ряда видов Empididae.

Расположение ас в один ряд и их полное отсутствие предположительно являются параллельными ветвями эволюционных преобразований, поскольку некоторые подсемейства (Medeterinae, Achalcinae) характеризуются наличием двух правильных рядов ас, либо их отсутствием. В то же

время имеются виды, ас которых расположены в два нерегулярных ряда в передней части средне-спинки, а в задней части – в один ряд (*Teuchophorus monochaetus* Negr., *Empis limata* Coll.).

Плезиоморфным признаком также является большое количество мелких дорсоцентральных щетинок равного размера по всей длине их расположения (нижняя строка таблицы 1). С другой стороны, вторичной модификацией хетоме торакса также может являться редукция части дорсоцентральных щетинок (зашовных либо предшовных), в то время как развитие 5-6 пар длинных, по всей видимости, является более прогрессивным признаком.

Формы, занимающие левые нижние клетки таблицы, обладают таким набором плезиоморфных признаков, как нерегулярно расположенные ас и большое количество мелких dc. Данные сегменты таблицы наряду с видами Empididae и Parathalassinae занимают представители подсемейств Hydrophorinae, Diaphorinae, Sympycninae и Peloropeodinae.

Формы освоения таксономического пространства подсемействами Diaphorinae, Hydrophorinae, Peloropeodinae, Sciapodinae и Sympycninae, – это разорванные ареалы, занимающие большую часть таблицы. Можно предположить, что это эволюционно более древние подсемейства. Высокое разнообразие сочетаний исследуемых признаков может быть следствием возникновения внутри подсемейств случаев параллелизма, что затрудняет их систематику.

Вертикальную ось таксономического пространства занимает подсемейство Rhamphiinae, представители которого демонстрируют различное количество пар dc при постоянном наличии двух рядов ас (исключением является род *Haplopharyngomyia* Meuff.). Подсемейство Xanthochlorinae занимает горизонтальную ось таксономического пространства. Здесь постоянным остаётся признак наличия пяти пар dc. Основываясь на данных подсемействах, можно сделать вывод, что измерение признаков хетотаксии торакса шло в различных направлениях, отдельные признаки не были сцеплены друг с другом.

Ареалы, занимаемые подсемействами Dolichopodidae и Neurigoninae, напротив, более компактные и располагаются ближе к центру правой части таблицы – зоне апоморфных признаков, что свидетельствует о более позднем возникновении данных таксонов.

Подсемейства Achalcinae, Antyxinae, Babindellinae и Enliniinae характеризуют разорванные группы, представленные двумя сегментами в разных точках таблицы, либо одним сегментом, что, согласно мнению Зеелева Р.М. [2011, 2012] можно отнести к признакам вымирания таксонов.

Среди рассмотренных нами видов не оказалось тех, которые могли бы занять левый верхний

Таблица 2

Параметрическая таблица соотношения признаков количества пар дорсоцентральных щетинок, количества рядов акростихальных щетинок и относительной длины третьего членика усиков *Dolichopodidae* с примерами таксонов родового уровня

		Количество рядов акростихальных щетинок				
		-2	-1	1	0	2
Количество пар дорсоцентральных щетинок	3				<i>Phacaspis</i> Meuff. (1) <i>Nanothinophilus</i> Groot. (2) <i>Campsicnemus</i> Hal. (3)	<i>Saccopheronta</i> Beck. (2)
	4		<i>Asyndetus</i> Lw. (1)	<i>Haplopharyngomyia</i> Meuff. (2) <i>Campsicnemus</i> Hal. (3)	<i>Pseudoparentia</i> Bick. (1) <i>Mascaromyia</i> Bick. (2) <i>Campsicnemus</i> Hal. (3) <u><i>Sympycninae</i></u> (4) <i>Thalassophorus</i> Saig. (5)	<i>Pilbara</i> Bick. (1) <i>Neomedetera</i> Zhu (2) <u>Rhaphiinae</u> (3) <i>Physopyga</i> Groot. (4)
	5	<i>Nepalomyia</i> Holl. (5)	<i>Chrysosoma</i> Guer.-Men.(3)	<i>Xanthochlorus</i> Lw. (1) <i>Telmaturgus</i> Mik (2) <i>Fedtshenkomyia</i> Stack. (3)	<i>Arciellia</i> Evenh. (1) <i>Amblypsilopus</i> Bigot (2) <i>Uropachys</i> Par. (3) <i>Major</i> Evenh. (4) <i>Sphyrotarsus</i> Mik (5)	<i>Diaphorus</i> Meig. (1) <i>Achalcus</i> Lw. (2) <i>Dactylomyia</i> Par. (3) <i>Palaeosystemus</i> Grich. (4) <i>Aphrosylus</i> Hal. (5)
	6	<i>Mesorhaga</i> Sch. (1)	<i>Acymatopus</i> Tak. (2) <i>Teuchophorus</i> Lw. (3)	<i>Diaphorus</i> Meig. (1) <i>Peloroepodes</i> Wheel. (2) <i>Sympycnus</i> Lw. (3) <i>Systemites</i> Lw. (4) <i>Syntormon</i> Lw. (5)	<i>Alishanimyia</i> Bick. (1) <i>Parahercostomus</i> Yang (2) <i>Yumbera</i> Bick. (3) <u><i>Sympycninae</i></u> (4) <i>Scelloides</i> Bick. (5)	<i>Scepastopyga</i> Groot. (1) <i>Dolichopus</i> Latr. (2) <i>Argyra</i> Macq. (3) <i>Australachalcus</i> Bick. (4) <i>Machaerium</i> Hal. (5)
	7	<i>Eothalassius</i> Shamsh.(1)	<i>Amphithalassius</i> Ulrich (4)	<i>Orthoceratium</i> Schr. (2)		<i>Rhaphium</i> Meig. (4-5)
	7	† <i>Cretomicrophorus</i> Negr. (3) <i>Hypocharassus</i> Mik. (5)		<i>Scellus</i> Lw. (2)		<i>Enlinia</i> Aldr. (1)

угол таблицы. По всей видимости, наличие нерегулярных ас и 3-4 пар dc является так называемой зоной эволюционного запрета.

Для увеличения точности параметрической системы *Dolichopodidae* нами был использован также признак относительной длины третьего членика усиков (табл. 2).

Для наглядности изображения в таблице 2 относительная длина третьего членика усиков указана в скобках, цифрой, обозначающей интервал, в который попадает среднее по роду относительное значение длины третьего членика. Незанятые ячейки в верхней левой части таблицы характеризуют зону эволюционного запрета, однако виды, которые мо-

гут быть расположены в нижних ячейках первого столбца, могут быть найдены в составе семейства Empididae. Таксоны, которые могут занять незаполненные ячейки таксономического пространства, предположительно могут быть выявлены в подсемействах, обозначены подчёркиванием.

Эффект попадания неродственных таксонов в одну ячейку таксономического пространства даже в трёхмерном варианте, указанный Зелеевым и Сафиным [Зелеев, Сафин, 2013], отмечается и в семействе *Dolichopodidae*. К примеру, виды *Nematoproctus* Lw. (Rhaphiinae), *Dolichopus* Latr. (*Dolichopodinae*), *Heteropsilopus* Bigot и *Sciapus* Zell. (*Sciapodinae*) попадают в ячейку, соответ-

ствующую двум правильным рядам ас, шести парам dc и относительной длине третьего членика усиков, попадающей во второй интервал.

В данную ячейку, а также в смежную с ней (ac – два ряда, dc – пять пар, и длина третьего членика – в любой из пяти интервалов) попадает большая совокупность видов Dolichopodidae. Попадание неродственных таксонов в одну ячейку может быть объяснено и освоением таксономического пространства с разных сторон.

В целом, в пределах семейства Dolichopodidae очевидна тенденция к уменьшению количества дорсоцентральных щетинок от семи пар до пяти-шести пар, в некоторых случаях остаются только три-четыре пары. Одной из ветвей эволюции хетома торакса являлось образование двух правильных рядов акростихальных щетинок.

Нерегулярные акростихальные щетинки, расположенные в один ряд могут быть признаны переходной формой между двумя нерегулярными рядами и одним регулярным. Поэтому соответствующие им два столбца параметрической таблицы перемещены по порядку друг за другом и дополняют один другой. К примеру, род *Asyndetus* Lw. с укороченным третьим члеником усиков, может быть перенесён в ячейку к родам *Haplopharyngomyia* Meuff. и *Campsicnemus* Hal., третий членик усиков у которых более или менее удлинен.

Преобразование антенн Dolichopodidae вероятно шло от луковидного третьего членика, который представлен у более примитивных видов Microphoridae и Empididae, по нескольким направлениям. Укорачивание третьего членика привело к образованию форм, представленных у видов *Chrysotus* Meig., *Medetera* Fisch.. Дальнейшее удлинение третьего членика происходило у видов *Rhaphium* Meig. и *Systemus* Lw.. Следующим этапом было укорачивание третьего членика и изменение его формы с овальной на треугольную (виды *Dolichopus* Latr., *Neurigona* Rond., *Sciapus* Zell.).

Представленный вариант параметрической системы семейства Dolichopodidae является предварительным. Для дальнейшего изучения семейства необходимо использование морфометрических характеристик крыльев и гениталий самца, что даст возможность уточнения филогенетического расположения подсемейств и родов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-00264.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусов Л.В., 1975. Параметрическая система гидроидов и возможные способы генетической регуляции их видовых различий // Журнал общей биологии. Т. 36, № 5. С. 654-663. [Belousov L.V., 1975. A parametric system hydroids and possible genetic regulation of their species differences // Journal of

- General Biology. Т. 36, № 5. P. 654-663. (In Russian)].
Захарова Е.Ю., Чибиряк М.В., Рудоискатель П.В., 2006. Использование спектров изменчивости при анализе числа и размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) // Известия Челябинского научного центра. Вып. 4 (34). С. 85-90. [Zakharova E.Y., Chibiryak M.V., Rudoiskatel P.V., 2006. Using the spectra of variability in the analysis of the number and size of eyespots in the wing pattern *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) // Proceedings Chelyabinsk Scientific Center. Vol. 4 (34). P. 85-90. (In Russian)].
Зелеев Р.М., 2011. Соразмерность как характеристика развития биосистем. Вариант биологической аксиоматики // Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. Т. 153, кн. 2. С. 7-21. [Zelev R.M., 2011. Proportionality as a characteristic of biological systems. Option biological axiomatic // Scientists notes Kazan University. Series: Natural sciences. Т. 153, Vol. 2. P. 7-21. (In Russian)].
Зелеев Р.М., 2012. Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. Т. 154, кн. 2. С. 8-25. [Zelev R.M., 2012. Option environmental axiomatic and its ability to describe biodiversity // Scientists notes Kazan University. Series: Natural sciences. Т. 154, Vol. 2. P. 8-25. (In Russian)].
Зелеев Р.М., Сафин А.Р., 2013. Параметрическая система отряда веерокрылых насекомых (Insecta: Strepsiptera) // Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. Т. 155, кн. 2. С. 221-238. [Zelev R.M., Safin A.R., 2013. A parametric system unit Strepsiptera insects (Insecta: Strepsiptera) // Scientists notes Kazan University. Series: Natural sciences. Т. 155, Vol. 2. P. 221-238. (In Russian)].
Коваленко Е.Е., Попов И.Ю., 1997. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журнал общей биологии. Т. 58, № 1. С. 70-83. [Kovalenko E.E., Popov I.Y., 1997. A new approach to the analysis of variability // Journal of General Biology. Т. 58, № 1. P. 70-83. (In Russian)].
Мейен С.В., 1989. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. Т. 39, № 4. С. 495-507. [Meyen S.V., 1989. The main aspects of the typology of organisms // Journal of General Biology. Т. 39, № 4. P. 495-507. (In Russian)].
Павлинов И.Я., 2011. Концепции рациональной систематики в биологии // Журнал общей биологии. Т. 72, № 1. С. 3-26. [Pavlinov I.J., 2011. Concept rational taxonomy in biology // Journal of General Biology. Т. 72, № 1. P. 3-26. (In Russian)].
Павлов В.Я., 2000. Периодическая система членистых. М.: Изд-во ВНИРО. 186 с. [Pavlov V.J., 2000. Periodic system of Arthropoda. М.: VNIRO. 186 p. (In Russian)].
Попов И.Ю., 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.: Наука. 223 с. [Popov I.Y., 2008. Periodic systems and periodic law in biology. SPb.: Science. 223 p. (In Russian)].
Чайковский Ю.В., 2008. Активный связанный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научных изданий – КМК. 726 с. [Chaikovskiy Y.V., 2008. Activities connected world. Experience the theory of evolution of life. М.: Association to teach editions – КМК. 726 p. (In Russian)].