

На правах рукописи

Чурсина Мария Александровна

**Сравнительный анализ таксономического значения
морфологических признаков имаго в семействе
Dolichopodidae (Diptera)**

Шифр и наименование специальности
03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2016

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Воронежский государственный университет» (ФГБОУ ВО ВГУ).

Научный руководитель:

Негробов Олег Павлович

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии и систематики беспозвоночных животных биолого-почвенного факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Воронежский государственный университет»

Официальные оппоненты:

Нарчук Эмилия Петровна

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биосистематических основ интродукции полезных организмов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук» (ЗИН РАН).

Кустов Семён Юрьевич

кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры зоологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Кубанский государственный университет» (ФГБОУ ВО КубГУ)

Ведущая организация:

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Белгородский государственный национальный исследовательский университет» (НИУ БелГУ).

Защита диссертации состоится 26 мая 2016 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 006.015.01 на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ФГБНУ ВИЗР) по адресу: 196608, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, д. 3, тел./факс (812)470-51-10, e-mail: info@vizr.spb.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБНУ ВИЗР и на сайте института: vizr.spb.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2016 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

**Наседкина
Галина Анатольевна**

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Актуальность данной темы исследования определяется недостаточной изученностью морфологии и системы семейства Dolichopodidae. Семейство Dolichopodidae является одним из крупнейших семейств отряда двукрылых – в настоящее время насчитывается более 250 родов и около 7500 видов (Grichanov, 2014), представители семейства распространены в различных биогеографических областях, имеют значительную численность, особенно в прибрежных гигрофильных биоценозах.

Поскольку виды Dolichopodidae являются многоядными хищниками и устойчивым компонентом как естественных, так и агроэкосистем, они имеют большое прикладное значение (Moreshi, 2002; Гричанов, Вольфов, 2008; Chynoweth et al., 2013; Mansfield et al., 2015). Виды семейства также являются перспективными с точки зрения биоиндикации и могут быть использованы для характеристики условий обитания (Gelbič & Olejníček, 2011).

Построение системы и изучение филогении семейства производилось рядом исследователей, в том числе на основе молекулярных данных. Однако ввиду сложности выбора общих систематических признаков надродового и родового уровней и различного взгляда авторов на то, какие морфологические признаки должны быть выделены как ведущие, система семейства остаётся недостаточно разработанной. Ряд подсемейств имеет неявные границы (Peloropeodinae, Diaphorinae), считается сборными: парафилетическими или полифилетическими (Peloropeodinae, Symptusninae), отдельные роды исследователями помещаются в разные подсемейства.

Сравнительно-морфологический анализ семейства позволит оценить таксономическое значение тех или иных признаков, используемых в систематике. Подобные исследования проводились в отношении отдельных подсемейств и родов (Маслова, Негробов, 1995; Негробов, 1979, 1981; Grichanov, 1998, 2009), однако до сих пор отсутствуют обобщающие сравнительно-морфологические работы, в которых были бы детально изучены все признаки, которые применяются в таксономии семейства в настоящее время. Кроме того, большинство используемых в настоящее время признаков – качественные, поэтому морфометрические признаки могут дополнить используемые диагностические критерии.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы было исследование морфологических и морфометрических признаков имаго семейства Dolichopodidae, выделение ведущих признаков для систематики родов и подсемейств. Для выполнения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Обобщить оригинальные и литературные данные по морфологии представителей семейства Dolichopodidae, используемые в настоящее время для его систематики.
2. Выявить морфометрические признаки, имеющие таксономическое значение для характеристики родов и подсемейств долихоподид.

3. На основе сравнительно-морфологического анализа выявить возможные направления морфологических изменений в семействе и создать матрицу состояний таксономически значимых признаков.

4. Оценить значение морфометрических признаков для таксономии семейства и на основе полученных данных проанализировать объём и систематическое положение некоторых таксонов Dolichopodidae.

Научная новизна. На основе подробного изучения морфологии семейства решен комплекс проблем, связанных с систематикой Dolichopodidae, среди которых:

- проведен обобщающий сравнительно-морфологический анализ самцов семейства, в том числе впервые изучены морфометрические признаки долихоподид;

- предложены 20 новых морфометрических признаков крыльев, антенн, брюшка и гениталий самца для диагностики родов и подсемейств долихоподид, выделения групп родов и видов, построения определительных таблиц семейства и изучения его филогении;

- обобщены основные направления морфологических преобразований имаго в семействе Dolichopodidae, на основании чего построена матрица состояний признаков для большинства родов семейства;

- в результате анализа матрицы состояний 53 морфологических признаков оценено значение морфометрических признаков для выделения таксонов Dolichopodidae. Показано, что признаки морфометрии могут быть использованы для выделения родов и подсемейств. Уточнено систематическое положение и объём ряда таксонов Dolichopodidae.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведённые исследования морфометрических признаков семейства Dolichopodidae могут служить основой для дальнейшего изучения систематики семейства, построения определительных таблиц и исследования филогенетических отношений в семействе.

Практическая ценность исследования заключается также в развитии методических основ использования морфометрических признаков для систематики Dolichopodidae. Теоретические и практические выводы диссертационного исследования могут быть применены специалистами при описании морфологического разнообразия долихоподид. Построенная матрица состояний признаков может быть использована при решении вопросов о таксономическом положении двукрылых семейства Dolichopodidae.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. На основе сравнительного анализа морфологии имаго всех основных родов и подсемейств Dolichopodidae выделены таксономически значимые морфологические и морфометрические признаки, в том числе предложены 20 новых морфометрических признаков крыльев, антенн, брюшка и гениталий самца.

2. Выявлены следующие тенденции морфологических преобразований имаго в семействе Dolichopodidae: удлинение теменных щетинок по сравнению с затеменными, появление вырезов по обе стороны от теменного бугорка,

сближение глазковых щетинок, появление расширений и опушения на аристе, появление группы волосков на анапроэпистернуме, уменьшение восьмого стернита самца, изменение формы эпандрия от округлой к вытянутой, овальной, а также редукция щетинок на сурстилях.

3. Дополнение традиционно используемых морфологических признаков морфометрическими позволяет выделить в большей степени естественные группы в семействе Dolichopodidae.

Степень достоверности результатов. Научные положения, рекомендации и выводы, представленные в диссертационной работе, основаны на оригинальных исследованиях и научно обоснованы. Использование методов, признанных широким кругом авторов (Любищев, 1986; Песенко, 1991; Расницын, 2002; Hammer et al., 2001; Yang, 2006), позволили обеспечить обоснованность и достоверность результатов диссертационного исследования. Выводы подкреплены графиками и таблицами, представленными в тексте диссертации и приложениях.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на научных сессиях Воронежского государственного университета (г. Воронеж, 2011–2015 гг.), на XIV съезде Русского энтомологического общества (г. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г.), на XVII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (22–26 сентября, г. Сыктывкар, 2014 г.), на V Всероссийской конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (15–20 сентября, г. Майкоп, 2014 г.), на Всероссийской молодёжной конференции «Биологическое разнообразие как основа существования и функционирования естественных и искусственных экосистем (8–10 июня 2015 г., г. Воронеж).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ. В журналах, рекомендованных для публикации ВАК Российской Федерации, опубликовано 4 статьи по теме диссертации, в зарубежных изданиях – 3 статьи.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и 3 приложений. Основной текст изложен на 130 страницах, включая 2 таблицы и 31 рисунок. Приложения составляют 40 страниц, список литературы содержит 343 источник, из них 283 на иностранных языках. Общий объём диссертации 211 страниц.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность д.б.н., проф. Негробову Олегу Павловичу за научно-методическое руководство, консультативную поддержку и помощь в определении материала. Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных биологического факультета ВГУ, Центрально-черноземного государственного заповедника имени профессора В.В. Алёхина, «Воронинского» заповедника Тамбовской области, Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Диссертация выполнена при частичной поддержке грантом РФФИ №14-04-00264.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1. СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМЕ, МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА *DOLICHOPODIDAE*

1.1. Обзор систематики семейства

В разделе приводятся различные взгляды на систематику семейства. Так, в зависимости от мнения различных исследователей выделяется от 12 до 19 подсемейств, причём валидность отдельных подсемейств до сих пор обсуждается.

Данные по надродовой классификации *Dolichopodidae* приведены в работах Лойя (Lioy, 1863-1864), Беккера (Becker, 1917, 1918, 1921), Парана (Parent, 1938), Фута с соавторами (Foote et al., 1965), Робинсона (Robinson, 1970), Ульриха (Ulrich, 1981), Янга с соавторами (Yang et al., 2006), Поллета и Брукса (Pollet, Brooks, 2008), И.Я. Гричанова с соавторами (Grichanov et al., 2011), О.П. Негрובה (Негробов, 1979, 1981).

Исследования филогении подсемейства, основанные как на морфологических (Маслова, Негробов, 1996; Негробов, 1979, 1981, 1986; Zhang, Yang, 2005; Sinclair, Cumming, 2006; German et al., 2011), так и на молекулярных данных (Wiegmann et al., 2003; Bernasconi et al., 2007; Lim et al., 2010; Pollet et al., 2010, 2011), показывают, что ряд таксонов родового и надродового уровней занимают неопределённое положение. Отмечается также, что дальнейшего изучения требуют границы ряда подсемейств.

1.2. Исследования морфологии семейства

Морфология представителей семейства была описана в работах Беккера (Becker, 1917, 1918, 1921), Парана (1938), А.А. Штакельберга (Stackelberg, 1930–1971), О.П. Негрובה и А.А. Штакелберга (Negrobov, Stackelberg, 1971–1977), Робинсона и Вокерота (Robinson, Vockeroth, 1981). Ряд работ посвящён комплексу морфологических признаков отдельных систем: яйцеклада (Цуриков, 1994), ротового аппарата (Gregan, 1941; Негробов, Марина, 1976; Sato, 1991), склеритов груди (Марина, Негробов, 1977, 1980; Негробов, 1979), гипопигия (Ulrich, 1974, 1983; Azevedo, 1980; Buchmann, 1961; Griffiths, 1972; Негробов, 1972, 1983; Cumming, Sinclair, 1990; Cumming et al., 1995; Zatwarnicki, 1996; Sinclair, Cumming, 2006).

1.3. Экология и практическое значение семейства

Большинство видов долихоподид предпочитают околотовные местообитания либо влажные наземные местообитания и являются хищными, как в стадии имаго, так и в стадии личинки (Stackelberg, 1930; Smith et al., 1955).

Имаго долихоподид питаются в основном мелкими мягкотелыми членистоногими и кольчатыми червями. Личинки долихоподид питаются беспозвоночными, обитающими в почве и под корой деревьев (Dyte, 1959), являются стабильными компонентами естественных и агроэкосистем и перспективны с точки зрения лесного и сельского хозяйства.

Наиболее известна роль видов рода *Medetera*, которые обитают на стволах деревьев. Их личинки живут в ходах жуков-короедов и уничтожают их на

преимагинальной стадии (Буковский, 1940; Негробов, 1965, 1971; Богданова, 1974, 1975; Negrobov, Stackelberg, 1979). Личинки вида *Ostenia robusta* питаются куколками фитофага-вредителя сельскохозяйственных и плодовых культур *Costelytra zealandica* (White) (Chynoweth et al., 2013; Mansfield et al., 2015).

Искусственное выращивание долихоподид (как личинок, так и имаго) было предложено для борьбы с вредителями тепличных культур (Moreschi, 2001, 2002; Гричанов, Вольфов, 2008).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Материалы исследования

Был проведен анализ морфологии самцов 1199 видов из 225 родов, 17 подсемейств Dolichopodidae, в том числе 617 видов по коллекционному материалу и 582 вида на основании литературных данных.

Состав анализируемых выборок для выделения морфометрических признаков формировался с учётом родового и видового состава подсемейств мировой фауны. Так, количество взятых для анализа видов в каждом из подсемейств было пропорционально количеству видов в подсемействах мировой фауны. Был проведён анализ 90% известных в настоящее время родов Dolichopodidae.

Для характеристики родов по возможности учитывалась морфология типового вида и дополнительных видов из всех биогеографических областей распространения данного рода.

В качестве группы сравнения были рассмотрены 20 видов, принадлежащих к подсемействам Microphorinae и Parathalassinae (семейство Dolichopodidae “sensu lato”) и семейству Empididae.

Материалом для настоящего исследования послужили коллекции ЗИН РАН, Зоомузея МГУ, ряда коллекций из музеев Западной Европы и кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных ВГУ (Коллекционный фонд насекомых ЦЧР), а также сборы автора, которые проводились в 2011–2015 годах на территории Центрально-черноземного государственного заповедника имени профессора В.В. Алёхина, заповедника «Воронинский», Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, Воронежской области, г. Брянск. Для изучения морфометрии также были использованы иллюстрации из опубликованных работ ряда авторов.

Сбор насекомых осуществлялся в гигрофильных местах обитания двукрылых. Для отлова насекомых использовались энтомологические сачки, из которых насекомые извлекались с помощью эксгаустера. Были изготовлены постоянные препараты антенн, гипопигия и крыльев и временные препараты претарсуса и тиббиального органа.

Для визуального исследования экземпляров и препаратов использовались оптический микроскоп МБИ-3, стереоскопический бинокляр МБС-10. С помощью цифрового микроскопа «Профи» М100 и цифрового фотоаппарата Canon A-610, а также рисовального аппарата Ра-4 были сделаны фотоснимки и

рисунки препаратов и экземпляров для дальнейшей оценки морфометрических признаков. Измерения по цифровым фотографиям и рисункам проводились в дополнении CADtracker программы Adobe Illustrator.

2.2. Изученные признаки

Для сравнительной характеристики таксонов семейства было изучено 127 признаков, в том числе 50 признаков морфологии и 77 морфометрических признаков. Впервые были использованы следующие морфометрические признаки: отношение длины крыла к его ширине и к длине груди; отношение длины груди к её высоте; отношение длины брюшка к длине груди; отношение длины крыла к длине костальной жилки до места слияния с R_1 ; угол наклона dm-cu по отношению к поперечной оси крыла; отношение длины эпандрия к его высоте, к длинам гипандрия, сурстилей, церок; отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента, к длине седьмого абдоминального сегмента; отношение длины передних и средних бёдер, отношение длин передних и средних бедра и голени, отношение длин передней голени и передней лапки, отношение длины заднего бедра к его ширине; 4 признака тибияльного органа у видов рода *Dolichopus* Latr.: длина тибияльного органа, длина его щетинок, диаметр голени, угол наклона тибияльного органа по отношению к продольной оси голени; отношение длины коготков к длине пятого членика лапки; отношение длины пульвилл к длине коготков.

В данной работе принята номенклатура, предложенная Дж.М. Камингом и Д.М. Вудом (Cumming, Wood, 2009), которая используется в большинстве современных работ по систематике Dolichopodidae.

2.3. Статистическая обработка данных

Для изучения структуры внутренних взаимосвязей между морфометрическими признаками, выявления коррелирующих факторов и выделения основных компонент изменчивости в семействе среди всех изученных относительных морфометрических признаков был использован факторный анализ. На данном этапе отбрасывались признаки, имеющие малую дисперсию.

Разложение дисперсии на компоненты выявило таксономические уровни, на которых наблюдалась максимальная изменчивость признаков. Изначально для каждого из подсемейств были рассчитаны такие показатели как: медиальное значение состояния признака, расстояние между верхним и нижним квартилями, а также выбросы, т.е. значения, превышающие верхний или нижний квартиль в 1,5 и более раз. Выбросы анализировались аналогично на уровне таксонов родового уровня.

Для математической обработки данных было проведено кодирование признаков. Полярность признаков определялась в соответствии с имеющимися литературными данными (Маслова, Негробов, 1996; Негробов, 1979, 1981, 1986; Zhang, Yang, 2005; Sinclair, Cumming, 2006; German et al., 2011), а также с использованием традиционных критериев (Песенко, 1991; Расницын, 2002). Сравнительный анализ, проведённый с учётом морфологии эволюционно более ранних групп (Wiegmann et al., 2003; Sinclair, Cumming, 2006), позволил выявить

плезеоморфные состояния признаков и построить ряды трансформации состояний признаков.

Состояния признаков для всех изученных родов были занесены в матрицу, которая была использована для анализа распределения признаков у таксонов, а также для построения дендрограмм. Для построения дендрограмм в качестве основной использовали матрицу состояний признаков видов 195 родов, о которых имелась наиболее полная информация. Деревья строились методами невзвешенного среднего, Варда и присоединения ближайшего соседа, в качестве меры сходства было использовано евклидово расстояние. Признаки для построения деревьев с помощью дистанционных методов нормировались. Бутстреп-поддержки рассчитывались для каждого построенного дерева на основе 1000 повторностей. Для построения деревьев с помощью дистанционных методов использовалась программа Past 3.10. Для визуализации морфометрических данных использовались графики медиального теста программы Statistica 10.

Глава 3. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ИМАГО СЕМЕЙТВА DOLICHOPODIDAE

3.1. Морфологическая характеристика семейства Dolichopodidae

Факторный анализ выявил наличие четырёх главных факторов, обуславливающих основную часть изменчивости в семействе Dolichopodidae. Первому фактору соответствует направление максимальной вариации в пространстве переменных (18,3% от общей дисперсии), в его состав входят морфометрические признаки крыльев.

Во второй фактор, составляющий 12,8% от общей дисперсии, входят показатели вариации морфометрических признаков гениталий самцов. К третьему фактору изменчивости могут быть отнесены признаки морфометрии габитуса, которые обуславливают 11,5% общей дисперсии. Четвёртый фактор изменчивости – это строение антенн, главным образом, строение третьего членика (8,3% от общей дисперсии). Другие морфометрические признаки могут быть использованы в семействе в частных случаях и для диагностики отдельных таксонов.

3.2. Крылья

При изучении морфометрии крыльев были выявлены признаки для характеристики родов, а также признаки, которые могут быть использованы для выделения групп родов: относительная длина отрезка костальной жилки между местами слияния с R_{2+3} и R_{4+5} , (Medeterinae), относительные длины отрезков костальной жилки между местами слияния с R_{2+3} и R_{4+5} , R_{4+5} и M_{1+2} (Neurigoninae), относительные длины костальной жилки между местами слияния с R_{4+5} и M_{1+2} и апикального отрезка CuA_1 (Peloropecodinae), относительная длина костальной жилки между местами слияния с R_1 и R_{2+3} (Sciapodinae).

Важными родовыми критериями являются следующие признаки (в скобках указаны диагностически важные состояния признаков для некоторых таксонов):

отношение длины крыла к ширине (*Dipahorus*: $2,20 \pm 0,31$; *Diostracus*: $2,90 \pm 0,19$); отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с R_1 (*Achalculus*: $5,57 \pm 0,25$).

3.3. Гипопигий

Дисперсионный анализ морфометрических данных показал значимые различия для родов по следующим показателям: относительная длина эпандрия, сурстилей, апикального и базовентрального эпандриальных выростов.

Был выделен ряд признаков, имеющих значение для диагностики родов: отношение длины сурстилей к длине эпандрия (*Phasmaphleps*, *Trigonocera* в подсем. Diaphorinae: около 6,0); отношение высоты эпандрия к его длине (*Pinacocerus* в подсем. Sympyrcinae, *Chrysotus* в подсем. Diaphorinae: более 1,0); отношение длины сурстилей к длине церок (*Neomedetera* и *Paleosystenus* в подсем. Medeterinae: более 1,5; *Bickelomyia*, *Dactylomyia*, *Paracoeloglutus*, *Neurigona* в подсем. Neurigoninae: 1,5–2,5); отношение длины эпандрия к длине церок (*Asyndetus* в подсем. Diaphorinae: $12,90 \pm 2,50$); отношение длины апикального эпандриального выроста к длине эпандрия (*Abbemiya* в подсем. Sciapodinae: более 0,4) и расположение апикальных эпандриальных щетинок (триба Mesorhagini: имеются только 1–2 крепких щетинки на апикодорсальной части эпандрия); наличие эпандриальных выростов (роды *Major*, *Scotiomyia*, *Uropachys* в подсемействе Sympyrcinae).

3.4. Габитус

Для изучения сравнительной морфологии подсемейств могут быть использованы следующие показатели: отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента (для видов Sciapodinae: $5,27 \pm 1,96$); отношение длины груди к высоте (виды подсем. Achalcinae, Kowmunginae, Medeterinae достоверно расходятся с видами Hydrophorinae, Dolichopodinae); отношение длины крыла к длине груди (может быть использован для разделения видов подсем. Kowmunginae и Medeterinae с видами подсем. Peloropeodinae, Hydrophorinae, Achalcinae).

Для выделения подсемейства Neurigoninae может быть использован комплекс критериев: отношение длины груди к высоте около 1,4; отношение длин переднего бедра к передней голени менее 0,9; отношение длины задних бёдер к ширине более 8; отношение длины передней голени к длине передней лапки менее 0,7.

3.5. Антенны

Следующие признаки морфологии антенн могут быть использованы для диагностики родов и видов: расположение аристы, наличие на ней опушения или расширений, форма третьего членика, наличие выростов на втором членике, форма первого членика.

Отношение длины третьего членика к его высоте у основания является наиболее репрезентативным среди морфометрических показателей антенн как признак для диагностики родов. Статистически достоверные различия по данному критерию могут быть использованы для диагностики родов *Systemus*, *Rhaphium* и *Syntormon*.

3.6. Ноги

Для выделения признаков в морфологии ног Dolichopodidae были изучены: морфометрия ног, строение претарсуса, морфология тибияльного органа самцов *Dolichopus*.

Соотношения передних, средних и задних бёдер, голеней и лапок во многих случаях стабильны для семейства, однако у представителей отдельных родов некоторые из этих соотношений отличны от стандартных и могут быть использованы, как диагностические. Признаки морфометрии ног наряду с другими признаками морфометрии габитуса можно использовать для диагностики подсемейства Neurigoninae (отношение длины передней голени к длине передней лапки – $0,61 \pm 0,05$), родов *Hydrophorus* и *Scellus* (отношение длины передней голени к длине средней голени – $0,52 \pm 0,12$ и $0,62 \pm 0,06$), *Medetera* (отношение длин второго и четвёртого члеников задних лапок – $3,80 \pm 0,38$), *Syntormon* (отношение длин второго и третьего члеников задних лапок – $1,11 \pm 0,22$).

В морфологии претарсуса были выделены новые диагностические признаки. Так, увеличенные коготки характеризуют виды Hydrophorinae. Медиальное значение показателя для видов Hydrophorinae составляет 1,20; его доверительный интервал для уровня значимости 0,05 – [1,06; 1,46], тогда как для остальных исследованных видов, соответственно, 2,21 и [1,57; 2,58].

На основании данных по морфологии тибияльного органа были выделены четыре группы видов *Dolichopus*; показано, что данный признак может быть использован при изучении систематики рода.

Глава 4. АНАЛИЗ ПРЕДПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕНДЕНЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В СЕМЕЙСТВЕ DOLICHOPODIDAE

Для составления матрицы, с помощью которой впоследствии производилось выделение групп таксонов со сходной морфологией, была определена полярность признаков. Признаки, традиционно используемые в систематике и таксономии семейства Dolichopodidae, были проанализированы с учётом уже имеющихся литературных данных об их плезиоморфном и апоморфном состояниях. Для выявления тенденций преобразования остальных признаков было проведено морфологическое сравнение с видами внешних групп. Для морфометрических признаков были определены пороговые значения, которые позволили разбить количественные признаки на качественные состояния.

4.1. Голова

Сравнительный анализ выявил комплекс плезиоморфных признаков в строении головы: голоптические голые глаза, беспорядочно расположенные постокулярные щетинки, выступающий теменной бугорок, отсутствие вырезов на темени, вогнутый затылок, явно выраженный лицевой шов и укороченные теменные щетинки.

4.2. Антенны

Преобразование антенн Dolichopodidae, вероятно, шло от удлинённо-овального третьего членика с апикальной аристой по трём направлениям: укорачивание третьего членика с дальнейшим перемещением аристы на его дорсальную сторону; удлинение третьего членика; изменение формы третьего членика с овальной на треугольную с одновременным перемещением аристы с апикальной стороны третьего членика на дорсальную.

4.3. Хетом торакса

Основные тенденции эволюционно-морфологических преобразований в хетоме торакса семейства заключались в формировании одного или двух правильных рядов акростихальных щетинок, олигомеризации и укрупнении дорсоцентральных щетинок и редукции латеральных пар скутеллярных щетинок.

4.4. Крылья

В семействе прослеживаются следующие тенденции морфологических преобразований крыльев: редукция анальной жилки и анального угла, укорачивание R_1 относительно общей длины крыла, формирование единой медиальной жилки, перемещение dm-cu из базальной части крыла к его середине.

4.5. Брюшко

Следующее сочетание состояний признаков морфологии брюшка следует считать апоморфным: семь развитых абдоминальных сегментов, причём седьмой абдоминальный сегмент формирует ножку гипопигия, пятый и шестой тергиты хорошо заметны при латеральном осмотре, восьмой стернит треугольной формы и не несёт крепких длинных щетинок.

4.6. Гипопигий

В процессе эволюции гипопигий Dolichopodidae разворачивается на 180° по часовой стрелке между седьмым и последующими сегментами. Так же происходит вторичное вращение на 180° между восьмым сегментом и гипопигием. Дальнейшее вращение в дорсолатеральном направлении происходит по дуге 90° – 180° . Результатом поворота является то, что гипопигий лежит вдоль правой стороны брюшка, а эдеагус и церки направлены вперёд.

Наиболее прогрессивным является следующее сочетание состояний признаков: гипопигий открытый, значительных размеров, стебельчатый, гипандрий и эпандрий удлинённые, имеются апикальный и базовентральный эпандриальные выросты, сурстили и церки развиты, форамен расположен латерально.

Глава 5. РЕЗУЛЬТАТЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДАННЫХ

5.1. Сопоставимость новых признаков с современными представлениями о таксономии семейства

Для того чтобы обосновать возможность применения новых морфометрических признаков наряду с традиционными морфологическими, был проведён анализ морфологического сходства таксонов с использованием различных дистанционных методов и по разным комплексам признаков.

Результаты анализа сопоставлялись с современным представлением о таксономии семейства Dolichopodidae.

Топология дендрограмм, построенных методом присоединения ближайшего соседа наиболее соответствовала современным представлениям о таксономии семейства, поэтому дальнейший анализ проводился на основе данного метода.

Полученные данные не противоречат результатам других авторов, и подчёркивают те же характерные черты системы семейства, поэтому предложенные морфометрические признаки могут быть использованы наряду с традиционными.

Кластеры на дендрограммах морфологического сходства родов Dolichopodidae, выделенные на основе 39 традиционных и 14 новых морфометрических признаков, имеют более высокую бутстреп-поддержку, чем кластеры, выделенные на основе только традиционных признаков.

На дендрограммах, построенных по набору традиционных морфологических признаков в ряде случаев образуются смешанные таксоны с низкой бутстреп-поддержкой (роды подсемейств Diaphorinae, Medeterinae и Neurigoninae), показаны неестественные связи между подсемействами (Dolichopodinae и Achalcinae, Symptusinae и Rhabdiniinae) (Рисунок 1). На дендрограммах, построенных по полному набору признаков с включением новых морфометрических, все подсемейства Dolichopodidae образуют отдельные кластеры (Рисунок 2).

Для оценки таксономического значения различных групп признаков были построены дендрограммы на основе различных комбинаций признаков, т.е. из матрицы последовательно исключались наборы признаков отдельных органов. Анализ показал, что наиболее значимыми для выделения подсемейств в кластеры являются признаки морфологии и морфометрии предгенитальных сегментов и гениталий самца, наименее значимыми – признаки морфологии головы.

На основе анализа можно сделать следующие таксономические выводы. Подсемейства Dolichopodinae и Sciapodinae в большинстве случаев выделяются в семействе на основе уникального сочетания апоморфных состояний признаков. Роды данных подсемейств образуют отдельные кластеры, как при анализе традиционных признаков морфологии, так и на основе полного комплекса предложенных признаков.

Включение в анализ морфометрических признаков позволило достаточно устойчиво выделить трибы Medeterini и Systenini в подсемействе Medeterinae. На дендрограммах, построенных по всему набору признаков, виды Kowmunginae образуют отдельный кластер с низкой бутстреп-поддержкой, однако без учёта признаков морфометрии род *Kowmungia* включается в подсемейство Medeterinae, а род *Phacaspis* занимает неопределённое положение. При любой комбинации анализируемых признаков роды подсемейства Symptusinae имеют слабые внутригрупповые связи и попадают в разные кластеры со слабой бутстреп-поддержкой.

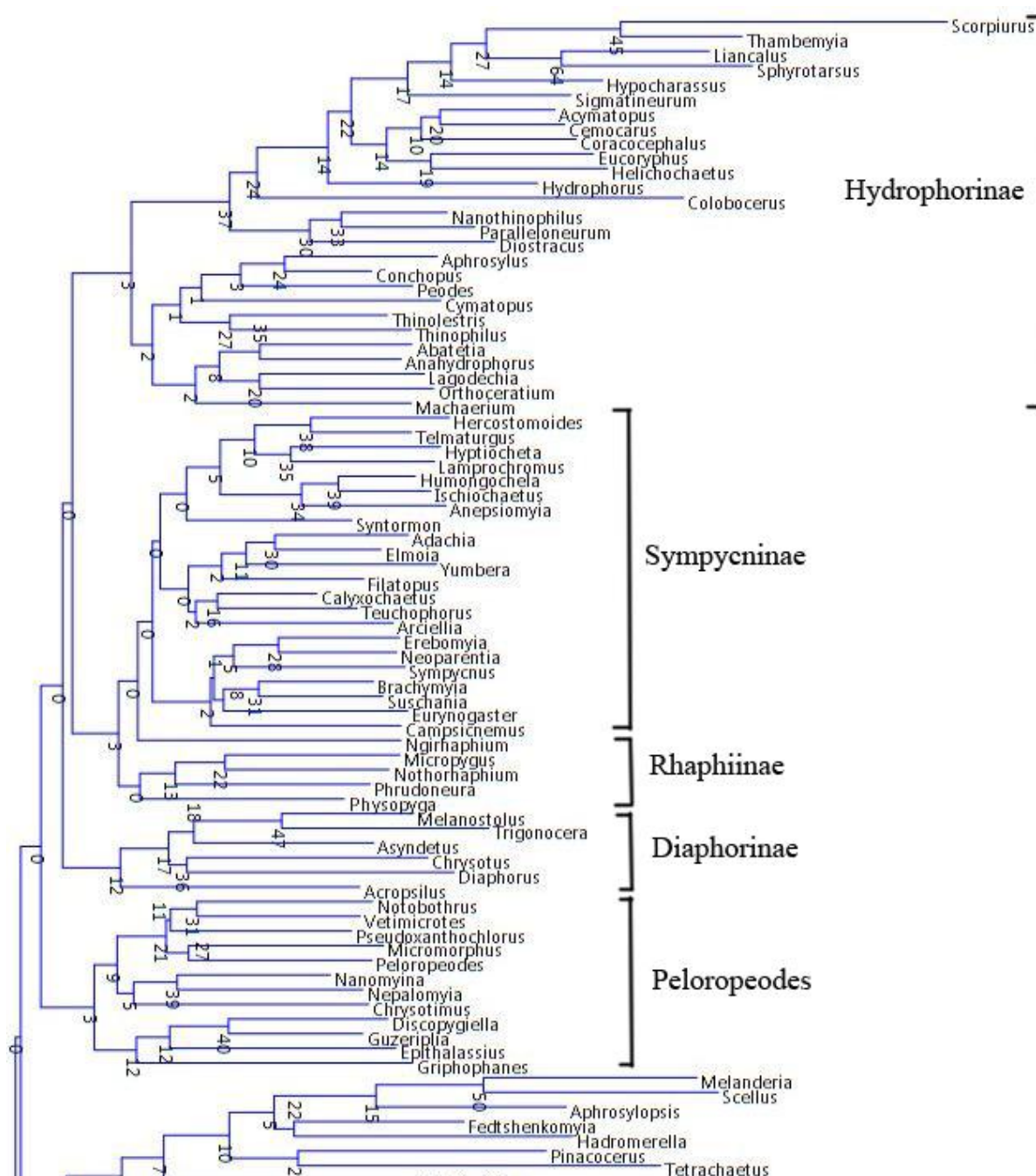


Рисунок 1 – Фрагмент дендрограммы морфологического сходства родов Dolichopodidae, построенной по традиционным признакам морфологии методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрэпа.

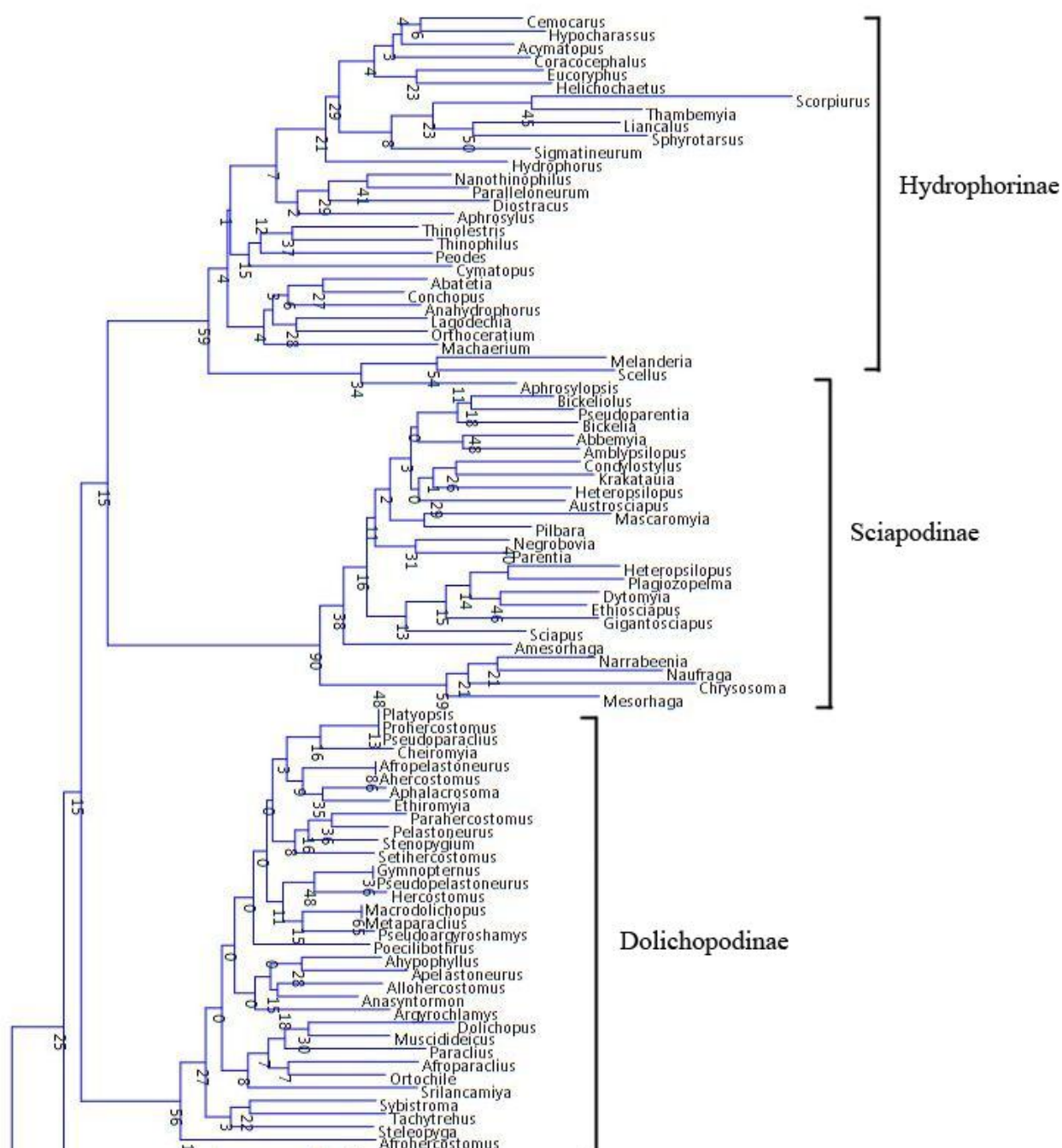


Рисунок 2 – Фрагмент дендрограммы морфологического сходства родов Dolichopodidae, построенной по всему комплексу признаков методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрепа.

5.2. Применение матриц признаков для решения таксономических задач

Возможность использования матрицы была показана на примере родов *Acropsilus* и *Euxiphocerus*. Род *Acropsilus* долгое время причислялся к подсемейству Peloropeodinae (Bickel, Dyte, 1989; Negrobov, 1991; Yang et al., 2006). Однако, на основании ряда признаков в морфологии антенн, гениталий и жилковании крыльев, И.Я. Гричанов относит род *Acropsilus* к трибе Argyrini, подсемейство Diaphorinae (Grichanov, 1998). Таким образом, таксономическое положение данного рода до сих пор остаётся спорным. На основании анализа матрицы 34 признаков, имеющих диагностическое значение для данных подсемейств, род *Acropsilus* был помещён в кластер родов подсемейства Diaphorinae.

Род *Euxiphocerus* был впервые описан в составе подсемейства Rhapsiinae, трибы Systemini (Parent, 1935). Бикель (Bickel, 1986) исключает род *Euxiphocerus* из трибы. В мировом каталоге Янга (World catalog ..., 2006) род был возвращён в состав Rhapsiinae. Рассматривая морфологию двух новых видов *Euxiphocerus*, И.Я. Гричанов (Grichanov, 2009) включил род в подсемейство Medeterinae. Анализ матрицы 27 признаков, имеющих диагностическое значение для данных подсемейств, показал, что при современном составе подсемейств род *Euxiphocerus* морфологически более близок к представителям Medeterinae, трибы Systemini.

ВЫВОДЫ

1. На основе изучения 1199 видов из 225 родов, 17 подсемейств Dolichopodidae предложены 20 новых морфометрических признаков и оценено таксономическое значение 50 признаков, используемых традиционно.

2. Выявлено, что для таксономии родов и подсемейств долихоподид могут быть использованы такие признаки, как: отношение длины крыла к ширине; отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с R_1 ; отношение высоты эпандрия к его длине; отношение длины эпандрия к длине церок; отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента.

3. Показано, что признаки морфометрии ног могут быть использованы для диагностики подсемейства Neurigoninae, родов *Hydrophorus*, *Scellus*, *Medetera*, *Syntormon*. Диагностическим признаком для подсемейства Hydrophorinae является отношение длины пятого членика лапки к длине коготков. Для диагностики самцов рода *Dolichopus* выявлены признаки морфометрии тиббиального органа: отношение длины тиббиального органа к длине и диаметру голени и отношение длины щетинок тиббиального органа к его длине.

4. Проведён сегогенетический анализ 53 морфологических признаков, в том числе 14 морфометрических, имеющих таксономическое значение на уровне родов и подсемейств долихоподид, для морфометрических признаков выделены пороговые значения. Построены трансформационные ряды и определены

наиболее вероятные направления морфологических преобразований в семействе. На основе результатов анализа создана матрица состояний таксономически значимых признаков.

5. Выявлены следующие тенденции морфологических преобразований головы имаго: появление развитых теменных щетинок, исчезновение шва между наличником и эпистомой, укорачивание эпистомы и появление углублений темени по обе стороны от теменного бугорка.

6. Выявлены три основных направления эволюционных преобразований антенн: укорачивание третьего членика и перемещение аристы на его дорсальную сторону; его удлинение; формирование удлинённо-треугольного третьего членика с дорсальной аристой. Появление расширений и опушения на аристе отнесены к апоморфным состояниям признака.

7. В морфологии гениталий самца к апоморфным признакам отнесены: полностью открытый гипопигий и сочетающиеся с ним такие признаки, как сурстили, разделённые на дорсальную и вентральную доли, удлинённый эпандрий, наличие эпандриальных выростов.

8. Анализ матрицы состояний 53 признаков родов *Dolichopodidae* показал, что морфометрические признаки имеют таксономическое значение на уровне родов и подсемейств и позволяют выделить в большей степени естественные группы в семействе *Dolichopodidae*.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Полученные данные предлагается использовать специалистам-диптерологам для совершенствования таксономической системы семейства и изучения его филогении, а также для составления определительных таблиц родов и подсемейств *Dolichopodidae*. Выделенные морфометрические признаки долихоподид, имеющих практическое значение как энтомофаги кровососущих двукрылых, короедов и вредителей сельского хозяйства, могут быть использованы для составления определительных таблиц для энтомологов-практиков.

Построенная матрица состояний признаков может быть использована для выделения таксонов со сходной морфологией и для принятия решения о таксономическом положении рода.

СПОСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Негробов, О.П. Признаки родового уровня в морфометрии габитуса двукрылых семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, **М.А. Чурсина**, О.В. Селиванова // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2014. – № 1. – С. 78–82.
2. Негробов, О.П. Филогения подсемейств Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, **М.А. Чурсина**, О.В. Селиванова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2014. – Т. 10, вып. 1. – С. 185–194.
3. Негробов, О.П. Родовые признаки хетотаксии ног у двукрылых (Diptera) семейства Dolichopodidae / О.П. Негробов, **М.А. Чурсина**, О.О. Маслова // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2015. – № 3 (200), вып. 3. – С. 51–56.
4. **Чурсина, М.А.** Признаки родового уровня в жилковании крыльев Dolichopodidae (Diptera) / М.А. Чурсина, О.П. Негробов, О.О. Маслова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012. – Т. 8, вып. 2. – С. 305–307.

Публикации в зарубежных изданиях

5. **Chursina, M.A.** Comparative morphology of pretarsus of the family Dolichopodidae (Diptera) / M.A. Chursina, O.P. Negrobov // Journal of Insects Biodiversity. – 2015. – Vol. 3, N 16. – P. 1–9.
6. Negrobov, O.P. Antennal morphology in the family Dolichopodidae (Diptera) / O.P. Negrobov, **M.A. Chursina**, O.V. Selivanova // Journal of Insects Biodiversity. – 2015. – Vol. 3, N 8. – P. 1–10.
7. Negrobov, O.P. Fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Vorona River Basin / O.P. Negrobov, **M.A. Chursina**, I.I. Kornev // Cesa News. – 2015. – N 102. – P. 5–12.

Публикации в прочих изданиях

8. Негробов, О.П. Эндемичные виды Dolichopodidae (Diptera) горных районов Палеарктики / О.П. Негробов, **М.А. Чурсина**, О.О. Маслова // Горные системы и их компоненты: материалы V Всерос. конф. с междунар. участием. – Нальчик, 2014. – С. 115–116.
9. **Чурсина, М.А.** Признаки родового уровня в жилковании крыльев Dolichopodidae (Diptera) / М.А. Чурсина, О.П. Негробов // Материалы XIV съезда Русского энтомол. о-ва (СПб., 27 авг. – 1 сент. 2012 г.). – СПб.: Русское энтомол. о-во, 2012. – С. 470.
10. **Чурсина, М.А.** К эколого-фаунистической характеристике двукрылых Dolichopodidae (Diptera) ООПТ Центрального и Приволжского регионов России / М.А. Чурсина // Материалы Всерос. молодежной науч. конф. (Россия, г. Воронеж, 8–10 июля 2015 г.). Биологическое разнообразие как основа существования и

функционирования естественных и искусственных экосистем. – Воронеж: изд-во «Истоки», 2015. – С. 327–330.

11. **Чурсина, М.А.** Параметрический анализ семейства Dolichopodidae (Diptera) / М.А. Чурсина, О.П. Negrobov, О.В. Селиванова // Амур. зоол. журн. – 2015. – Т. 7, № 1. – С. 28–32.

12. Check-list of predatory flies of the family Dolichopodidae (Diptera) in the fauna of Russia / O.P. Negrobov, O.V. Selivanova, O.O. Maslova, **M.A. Chursina** // Fauna and taxonomy of Dolichopodidae (Diptera). Collection of papers. – St. Petersburg: VIZR RAAS, 2013. – P. 47–93.

13. **Chursina, M.A.** Morphology of Dolichopodidae (Diptera) wings / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Amur. Zool. J. – 2014. – Vol. 6, N 1. – P. 51–54.

14. **Chursina, M.A.** New data on the fauna of Dolichopodidae (Diptera) of the Tatarstan Republic / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // Int. J. Dipterol. Res. – 2014. – Vol. 25, N 1. – P. 17–24.

15. **Chursina, M.A.** To the study of the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Bryansk Region / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // Int. J. Dipterol. Res. – 2014. – Vol. 25, N 1. – P. 13–15.

16. **Chursina, M.A.** To the study of the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Central Chernozem Nature Reserve / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // Int. J. Dipterol. Res. – 2014. – Vol. 25, N 1. – P. 9–10.

17. **Chursina, M.A.** Taxonomy and phylogeny of subfamily Rhabphiinae (Dolichopodidae, Diptera) / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: Материалы III Всерос. научн. интернет-конференции с междунар. участием. – Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. – С. 74–75.

18. Negrobov, O.P. Comparative description of wings venation of genera *Diaphorus* and *Hydrophorus* (Dolichopodidae, Diptera) / O.P. Negrobov, **M.A. Chursina** // Int. J. Dipterol. Res. – 2012. – Vol. 23, N 2. – P. 91–93.

19. Negrobov, O.P. New data on the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Voronezh Province / O.P. Negrobov, **M.A. Chursina**, O.O. Maslova // Int. J. Dipterol. Res. – 2013. – Vol. 24, N 2. – P. 65–67.

20. Negrobov, O.P. Signs of the genus level in the legs morphology of Dolichopodidae (Diptera) / O.P. Negrobov, **M.A. Chursina** // Int. J. Dipterol. Res. – 2013. – Vol. 24, N 2. – P. 59–64.