

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 15. Вып. 1

Vol. 15. No. 1



Ростов-на-Дону
2019

Эволюционные тенденции формы крыла в семействе Dolichopodidae (Diptera)

Evolutionary trends in the wing shape of the family Dolichopodidae (Diptera)

© М.А. Чурсина¹, И.Я. Гричанов²

© M.A. Chursina¹, I.Ya. Grichanov²

¹Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, Воронеж 394006 Россия

²Всероссийский институт защиты растений, шоссе Подбельского, 3, Санкт-Петербург, Пушкин 196608 Россия

¹Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh 394006 Russia. E-mail: chursina.1988@list.ru

²All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskiy roadway, 3, St Petersburg, Pushkin 196608 Russia. E-mail: grichanov@mail.ru

Ключевые слова: Diptera, Dolichopodidae, форма крыла, геометрическая морфометрия, филогенетический сигнал.
Key words: Diptera, Dolichopodidae, wing shape, geometric morphometrics, phylogenetic signal.

Резюме. Для того, чтобы оценить меру статистической зависимости между формой крыла и филогенией видов, был проведен анализ 81 вида долихоподид, принадлежащих к 27 родам из 11 подсемейств. Признаки формы крыла были проанализированы методами геометрической морфометрии. Чтобы оценить степень гомоплазии формы крыла, изменения формы наложили на филогенетическое дерево, построенное на основании молекулярных данных. Филогенетический сигнал размера и признаков формы крыла оценивался с помощью лямбды Пагеля. Анализ показал, что различия формы крыла между подсемействами были в основном связаны с изменением длины R_1 , смещением задней поперечной жилки и взаиморасположением вершин R_{4+5} и M_{1+2} . Сравнительный анализ с внешней группой позволил выявить эволюционные тенденции в семействе и произвести поляризацию признаков формы крыла. И размер, и признаки формы крыла имеют высокий статистически достоверный филогенетический сигнал. Обсуждается функциональное значение эволюционно-морфологических преобразований формы крыла в семействе.

Abstract. A comparative analysis was conducted on wing-vein landmarks on 81 species belonging to 27 genera of 11 subfamilies of the family Dolichopodidae for estimating relationships between wing shape and phylogeny. Wing shape was investigated by using the geometric morphometric technique. We used principal components analysis in order to description of wing shape variation among species and subfamilies. To estimate a degree of homoplasy wing shape variation were mapped onto the specific-level phylogenetic tree based on the COI gene (810 characters). Pagel's lambda was used to quantify the phylogenetic signal in wing traits. The analyses demonstrated that the differences among subfamilies were generally associated with changes of R_1 length, movement

of posterior crossvein and tips of R_{4+5} and M_{1+2} . The comparative analysis with outgroup taxon allowed for the determination of the evolutionary trends in the family and undertaking a character polarity of wing characters. The analysis revealed that wing shape and size have high phylogenetic signal. The result of our study demonstrated the monophyly of Dolichopodidae subfamily; however there was some degree of homoplasy: the species of the subfamilies, which were not closely relates (Hydrophorinae, Medeterinae and Sciapodinae) tend to have a similar wing shape. The functional significance of the evolutionary trends is discussed.

Введение

В настоящее время геометрическая морфометрия является перспективным подходом для изучения различия форм, поскольку, в отличие от методов традиционной морфологии, а также обычной морфометрии, позволяет обнаружить достаточно малые, но статистически достоверные различия. Большинство исследований в этой области посвящено возможностям разделения морфологически сходных видов и решению таксономических вопросов как между видами, так и внутри них [Baylac et al., 2003; Villemant et al., 2007; Tofilski, 2008; Schutze et al., 2012].

Поскольку степень сходства представляет собой один из наиболее важных критериев современной эволюционной биологии [Kamilar, Cooper, 2013], близкородственные виды, вероятно, будут иметь сходные черты из-за наличия общего предка. Однако во множестве исследований показано, что некоторые черты могут не коррелировать с эволюционной историей, например поведенческие черты, пение птиц [Ord, Martins, 2010]. Крылья представляют собой достаточно эволюционно пластичную структуру [Dudley, 2002], поэтому к формированию сходных

форм крыла могли приводить различные процессы, и следует ожидать, что в их морфологии значительную роль играет конвергентная эволюция.

Высокое значение полета в жизни имаго долихоподид обуславливает большое разнообразие форм крыла. Кроме непосредственно передвижения, необходимого для ухода от хищников и поимки жертв, некоторые виды долихоподид используют крылья также в процессе брачных ухаживаний и для демонстрации в битвах между самцами [Land, 1993]. Последние исследования указывают на то, что признаки, находящиеся под давлением полового отбора, могут быть эволюционно пластичными и изменяются гораздо быстрее, чем другие морфологические признаки [Nosken, Stockley, 2004]. Только 17 видов долихоподид (0.2% мировой фауны) из 6 филогенетически далеких родов имеют в разной степени редуцированные крылья, будучи приуроченными к высокогорьям или небольшим островам [Evenhuis, 2018]. Поэтому оценка степени связи формы крыла с экологией вида является важным вопросом для понимания эволюционных тенденций в семействе.

Признаки формы крыла широко используются как для диагностики видов, так и для изучения таксономии и филогении семейства Dolichopodidae [Brooks, 2005; Zhang, Yang, 2005; Bernasconi et al., 2007a; Wang et al., 2007; Lim et al., 2010]. Сравнительный анализ, основанный на методах традиционной морфометрии, продемонстрировал, что признаки крыла могут быть использованы для диагностики родов Dolichopodidae [Чурсина и др., 2012; Negrobov, Chursina, 2012; Chursina et al., 2014]. Дальнейшие более подробные исследования отдельных видов позволили выявить тонкие, но статистически значимые различия в форме крыла самок и самцов и внутри популяций *Poecilobothrus regalis* (Meigen, 1824) [Chursina, Negrobov, 2016] и *Dolichopus plumipes* (Diptera, Dolichopodidae) [Chursina et al., 2017], а также направленную асимметрию размера крыла в одной из популяций *Poecilobothrus regalis* [Chursina, 2017]. Хотя внутривидовая изменчивость проявляется у долихоподид, как и у других двукрылых [Cavicchi et al., 1985; Griffiths et al., 2004], было показано, что она значимо меньше межвидовой [Chursina, 2017], а значит, признаки формы крыла могут быть использованы для идентификации видов [De la Riva et al., 2001; Francuski et al., 2009a, b].

Филогения долихоподид изучалась на основании как морфологических, так и молекулярных данных, однако даже для достаточно полно изученных подсемейств поляризация признаков остается неоднозначной [Bernasconi et al., 2007a; Lim et al., 2010]. Наиболее часто для таксономической идентификации применяются следующие признаки крыльев [Lundbeck, 1912; Becker, 1917, 1918a, b; Negrobov, Stackelberg, 1971, 1972, 1974a, b; Negrobov, 1977, 1978, 1979a, b; Grichanov, 2007]:

1) Разделение жилки M_{1+2} на M_1 и M_2 (по данному признаку выделяется большинство видов подсемейства Sciapodinae).

2) Изгиб M_{1+2} : например, резкий S-образный изгиб характерен для многих видов *Dolichopus* Latreille, 1796,

плавный изгиб встречается у ряда других видов рода; более или менее резкий изгиб M_{1+2} или его отсутствие – диагностический признак видов внутри многих других родов семейства.

3) Расположение задней поперечной жилки $dm-m$, что математически может быть выражено как отношение длины вершинной части M_4 к длине $dm-m$ (для диагностики видов и родов).

4) Взаимное расположение дистальных отрезков R_{4+5} и M_{1+2} [Pollet, 2003] (при разделении родов *Hercostomus* Loew, 1857 и *Gymnopternus* Loew, 1857).

5) Отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с R_1 (по данному признаку выделяются виды Achalcinae и Diaphorinae).

Хотя попытки рассмотреть различия формы крыла у таксонов Dolichopodidae родового уровня уже предпринимались [Чурсина и др., 2012], однако полученные данные до сих пор не были интерпретированы с точки зрения оценки эволюционных преобразований. Поскольку имеются опубликованные данные по филогении долихоподид [Bernasconi et al., 2007a, b], мы поставили перед собой задачу проанализировать филогенетический сигнал в форме крыла на уровне родов и подсемейств. Ранее вопрос о наличии филогенетического сигнала в форме крыла уже рассматривался в рамках отдельного подсемейства Dolichopodinae [Чурсина, Negrobov, 2018]. Целью данной работы являлось описание разнообразия форм крыла и рассмотрение вопроса о филогенетическом сигнале формы крыла в рамках всего семейства Dolichopodidae.

Материал и методы

Проанализированы формы крыла 7895 экземпляров двукрылых, принадлежащих к 81 виду из 27 родов 11 подсемейств Dolichopodidae (табл. 1). В качестве внешней группы (outgroup) были выбраны двукрылые семейства Empididae (*Empis borealis* Linnaeus, 1758). Исходя из цели исследования, нам было необходимо принять во внимание как можно больше признанных в настоящее время подсемейств Dolichopodidae; при этом были выбраны самые широко распространенные представители подсемейств. Наиболее богатое видами в Палеарктике подсемейство Dolichopodinae было представлено семью 7 родами. Подсемейство Symptusninae, которое считается полифилетическим [Bernasconi et al., 2007a], изучалось на примере 10 видов, принадлежащих к 5 родам. В данном исследовании использован материал из коллекции кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета (ВГУ, Воронеж, Россия) и личные сборы авторов.

Виды *Argyra diaphana* (Fabricius, 1775), *A. leucocephala* (Meigen, 1824), *Asyndetus latifrons* (Loew, 1857), *Chrysotus cilipes* Meigen, 1824, *C. gramineus* (Fallén, 1823), *C. suavis* Loew, 1857, *Dolichopus acuticornis* Wiedemann, 1817, *D. brevipennis* Meigen, 1824, *D. campestris* Meigen, 1824, *D. claviger* Stannius, 1831, *D. latilimbatus* Macquart, 1827, *D. lepidus* Staeger,

Таблица 1. Изученные виды; количество экземпляров каждого вида указано в скобках.
Table 1. Studied species; number of specimens represent in parentheses following species name.

Подсемейство	Род	Вид
Achalcinae	<i>Achalcus</i> Loew, 1857	<i>cinereus</i> (Haliday, 1851) (6) <i>flavicollis</i> (Meigen, 1824) (2)
Diaphorinae	<i>Argyra</i> Macquart, 1834 <i>Asyndetus</i> Loew, 1869 <i>Chrysotus</i> Meigen, 1824 <i>Diaphorus</i> Meigen, 1824 <i>Nematoproctus</i> Loew, 1857	<i>argentina</i> (Meigen, 1824) (4) <i>diaphana</i> (Fabricius, 1775) (25) <i>elongata</i> (Zetterstedt, 1843) (2) <i>grata</i> Loew, 1857 (8) <i>leucocephala</i> (Meigen, 1824) (30) <i>perplexa</i> Becker, 1918 (2) <i>vestita</i> (Wiedemann, 1817) (2) <i>latifrons</i> (Loew, 1857) (2) <i>cilipes</i> Meigen, 1824 (134) <i>femoratus</i> Zetterstedt, 1843 (2) <i>gramineus</i> (Fallén, 1823) (4) <i>neglectus</i> (Wiedemann, 1817) (2) <i>suavis</i> Loew, 1857 (34) <i>nigricans</i> Meigen, 1824 (2) <i>oculatus</i> (Fallén, 1823) (4) <i>distendens</i> (Meigen, 1824) (2)
Dolichopodinae	<i>Dolichopus</i> Latreille, 1796 <i>Ethiomyia</i> Brooks et Wheeler, 2005 <i>Gymnopternus</i> Loew, 1857 <i>Hercostomus</i> Loew, 1857 <i>Poecilobothrus</i> Mik, 1878 <i>Sybistroma</i> Meigen, 1824 <i>Tachytrechus</i> Haliday, 1851	<i>acuticornis</i> Wiedemann, 1817 (89) <i>brevipennis</i> Meigen, 1824 (67) <i>campestris</i> Meigen, 1824 (66) <i>claviger</i> Stannius, 1831 (66) <i>latilimbatus</i> Macquart, 1827 (234) <i>lepidus</i> Staeger, 1842 (130) <i>linearis</i> Meigen, 1824 (60) <i>longicornis</i> Stannius, 1831 (208) <i>longitarsis</i> Stannius, 1831 (408) <i>nigricornis</i> Meigen, 1824 (78) <i>pennatus</i> Meigen, 1824 (92) <i>plumipes</i> (Scopoli, 1763) (178) <i>popularis</i> Wiedemann, 1817 (2) <i>simplex</i> Meigen, 1824 (162) <i>trivialis</i> Haliday, 1832 (186) <i>ungulatus</i> (Linnaeus, 1758) (626) <i>urbanus</i> Meigen, 1824 (2) <i>chalybea</i> (Wiedemann, 1817) (25) <i>aerosus</i> (Fallén, 1823) (212) <i>brevicornis</i> (Staeger, 1842) (2) <i>celer</i> (Meigen, 1824) (118) <i>metallicus</i> (Stannius, 1831) (532) <i>longiventris</i> (Loew, 1857) (2) <i>nigripennis</i> (Fallén, 1823) (2) <i>nigriplantis</i> (Stannius, 1831) (688) <i>plagiatus</i> (Loew, 1857) (2) <i>chrysozygos</i> (Wiedemann, 1817) (254) <i>regalis</i> (Meigen, 1824) (1376) <i>crinipes</i> Staeger, 1842 (130) <i>discipes</i> (Germar, 1821) (2) <i>obscurella</i> (Fallén, 1823) (44) <i>notatus</i> (Stannius, 1831) (2) <i>transitorius</i> Becker, 1917 (2)
Hydrophorinae	<i>Hydrophorus</i> Fallén, 1823 <i>Machaerium</i> Haliday, 1832	<i>borealis</i> Lundbeck, 1912 (136) <i>praecox</i> (Lehmann, 1822) (96) <i>maritimae</i> Haliday, 1832 (2)
Medeterinae	<i>Dolichophorus</i> Lichtwardt, 1902 <i>Medetera</i> Fischer von Waldheim, 1819	<i>kerteszi</i> Lichtwardt, 1902 (2) <i>ambigua</i> (Zetterstedt, 1843) (24) <i>diadema</i> (Linnaeus, 1767) (14) <i>jacula</i> (Fallén, 1823) (16) (16) <i>infumata</i> Loew, 1857 (2) <i>muralis</i> Meigen, 1824 (2) <i>pallipes</i> (Zetterstedt, 1843) (2)
Neurigoninae	<i>Neurigona</i> Rondani, 1856	<i>pallida</i> (Fallén, 1823) (176) <i>quadrifasciata</i> (Fabricius, 1781) (61)

Таблица 1 (окончание).
Table 1 (completion).

Подсемейство	Род	Вид
Peloropeodinae	<i>Micromorphus</i> Mik, 1878	<i>albipes</i> (Zetterstedt, 1843) (2)
Rhaphiinae	<i>Rhaphium</i> Meigen, 1803	<i>appendiculatum</i> Zetterstedt, 1849 (94) <i>crassipes</i> (Meigen, 1824) (2) <i>longicorne</i> (Fallén, 1823) (2) <i>micans</i> (Meigen, 1824) (2)
Sciapodinae	<i>Sciapus</i> Zeller, 1842	<i>platypterus</i> (Fabricius, 1805) (146) <i>wiedemanni</i> (Fallén, 1823) (87)
Sympycninae	<i>Campsicnemus</i> Haliday, 1851 <i>Lamprochromus</i> Mik, 1878 <i>Sympycnus</i> Loew, 1857 <i>Syntormon</i> Loew, 1857 <i>Teuchophorus</i> Loew, 1857	<i>compeditus</i> Loew, 1857 (2) <i>picticornis</i> (Zetterstedt, 1843) (2) <i>scambus</i> (Fallén, 1823) (92) <i>bifasciatus</i> (Macquart, 1827) (2) <i>pulicarius</i> (Fallén, 1823) (361) <i>denticulatus</i> (Zetterstedt, 1843) (2) <i>pallipes</i> (Fabricius, 1794) (156) <i>zelleri</i> (Loew, 1850) (2) <i>calcaratus</i> (Macquart, 1827) (2) <i>spinigerellus</i> (Zetterstedt, 1843) (36)
Xanthochlorinae	<i>Xanthochlorus</i> Loew, 1857	<i>ornatus</i> (Haliday, 1831) (56)

1842, *D. linearis* Meigen, 1824, *D. longicornis* Stannius, 1831, *D. longitarsis* Stannius, 1831, *D. nigricornis* Meigen, 1824, *D. pennatus* Meigen, 1824, *D. plumipes* (Scopoli, 1763), *D. simplex* Meigen, 1824, *D. trivialis* Haliday, 1832, *D. unguatus* (Linnaeus, 1758), *Ethiromyia chalybea* (Wiedemann, 1817), *Gymnopternus aerosus* (Fallén, 1823), *G. celer* (Meigen, 1824), *G. metallicus* (Stannius, 1831), *Hercostomus nigriplantis* (Stannius, 1831), *Poecilobothrus chrysozygos* (Wiedemann, 1817), *P. regalis* (Meigen, 1824), *Sybstroma crinipes* Staeger, 1842, *Neurigona pallida* (Fallén, 1823), *N. quadrifasciata* (Fabricius, 1781), *Rhaphium appendiculatum* Zetterstedt, 1849, *Sciapus platypterus* (Fabricius, 1805), *S. wiedemanni* (Fallén, 1823), *Campsicnemus scambus* (Fallén, 1823), *Sympycnus pulicarius* (Fallén, 1823), *Teuchophorus spinigerellus* (Zetterstedt, 1843) были собраны М.А. Чурсиной на протяжении 2013–2018 годов, идентификация видов производилась по определителям Негрובה [Negrobov, 1977, 1978, 1979a, b], Негрובה и Штакельберга [Negrobov, Stackelberg, 1971, 1972, 1974a, b], правильность определений была проверена О.П. Негрובהм (ВГУ).

Для исследования были использованы как самки, так и самцы из различных популяций. Морфологическая терминология и названия жилок приняты по Камингу и Вуду [Cumming, Wood, 2017].

Анализ различий формы производился методами геометрической морфометрии [Павлинов, Микешина, 2002]. Для этого были изготовлены постоянные препараты крыльев на предметных стеклах, которые затем были сфотографированы с помощью камеры для микроскопа Levenhuk C NG. Для анализа использовались как правые, так и левые крылья. Всего было изготовлено 3847 препаратов крыльев, кроме того, были использованы препараты, сделанные ранее О.П. Негрובהм. В настоящее время все препараты находятся в коллекционном фонде кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных ВГУ.

Чтобы количественно оценить погрешность измерений, все фотографии были оцифрованы дважды. Декартовы координаты девяти ланмарок были оцифрованы по фотографиям с помощью программы tpsDig-2.32 [Rohlf, Slice, 1990] (рис. 1, 2). Поскольку методы геометрической морфометрии позволяют оценить различия только гомологичных структур, а виды подсемейства Sciapodinae выделяются в семействе по наличию жилки M_2 , у представителей данного подсемейства ланмарка 4 располагалась на вершине жилки M_1 (рис. 2).

Далее производился переход от исходных декартовых координат к переменным формы с помощью процедуры обобщенного прокрустового совмещения: изометрическое масштабирование, наложение объектов друг на друга таким образом, чтобы их центры совпадали, и выравнивание сравниваемых структур. Дальнейшая обработка данных была проведена в программах MorphoJ [Klingenberg, 2011], Statistica 10 [http://documentation.statsoft.com] и PAST [Hammer et al., 2001].

В качестве размерной характеристики крыла использовался центроидный размер [Zelditch, Swiderski, 2004]. Для оценки различия центроидных размеров между всеми группами использовался дисперсионный анализ (ANOVA). Поскольку распределение переменных формы соответствовало нормальному закону (тест Колмогорова – Смирнова, $p > 0.05$) и наблюдалась гомогенность дисперсии между группами (тест Левена, $p > 0.05$), для того, чтобы оценить, насколько достоверно различается форма крыла между подсемействами, родами и полами, использовался дисперсионный анализ (MANOVA) и критерий лямбда Уилкса. Для количественной оценки различий в форме крыла между группами, было рассчитано прокрустово расстояние между средними формами [Zelditch, Swiderski, 2004]. Тестирование значимости прокрустовых расстояний производилось с помощью процедуры перестановки с 10000 интеграций.

Для оценки филогенетического сигнала формы крыла подсемейств Dolichopodidae проанализированы молекулярные данные, включающие последовательности митохондриального гена, кодирующего белок цитохром-С-оксидазу (COI) (810 признаков), депонированные в GenBank другими исследователями [Bernasconi et al., 2007a, b; GenBank, 2016]. Информативность COI для изучения филогении насекомых была неоднократно подтверждена [Caterino et al., 2000; Smith-Caldas et al., 2001]. Для построения филогенетических деревьев использовался метод максимального правдоподобия и модель Тамуры – Неи в программе MEGA X [Kumar et al., 2018]. Надежность внутренних ветвлений была оценена с помощью бутстрэп-анализа с 1000 псевдорепликаций.

Для того, чтобы проанализировать взаимосвязь между родством таксонов и морфометрическими расстояниями, необходимо произвести сопоставление морфометрических данных с филогенетическим деревом, которое может быть визуализировано как проекция филогенетического дерева на пространство изменения форм [Klingenberg, Gidaszewski, 2010]. При наличии сильного филогенетического сигнала близкородственные виды в пространстве форм будут располагаться рядом, и, как следствие этого, величина изменений форм вдоль ветвей дерева будет относительно небольшой. Напротив, если близкородственные виды будут удалены друг от друга в пространстве форм, то длина ветвей увеличивается.

Оценка филогенетического сигнала формы крыла происходила путем перестановочного теста с 10000 интеграций. Проверялась нулевая гипотеза об отсутствии филогенетического сигнала, предполагалось, что в этом случае перестановка значений морфометрических признаков между вершинами филогенетического дерева приведет к построению более длинного дерева, чем то, которое было получено первоначально. Р-значение вычислялось как доля перестановок, которые приводят к длине дерева, равной или меньше той, которая наблюдается для исходных данных [Klingenberg, Gidaszewski, 2010; Klingenberg, 2011].

Для того, чтобы оценить филогенетический сигнал размера крыла и отдельных признаков формы, была использована мера лямбда Пагеля (Pagel's lambda) [Pagel, 1999]. Данный показатель изменяется от нуля до единицы, при этом значение лямбды Пагеля, приближающееся к единице, говорит о присутствии явного филогенетического сигнала, к нулю – о его отсутствии [Freckleton et al., 2002]. Для ее расчета использовался пакет *picante* [Kembel et al., 2010] в среде R, для оценки статистической значимости – перестановочный тест с 999 повторностями.

Результаты

Дисперсионный анализ продемонстрировал значимые различия в размере крыла между подсемействами ($F = 21.02$; $df = 9$; $p < 0.0001$) и родами ($F = 32.41$; $df = 25$; $p < 0.0001$), но не между полами ($F = 1.32$; $df = 1$; $p = 0.25$). Значимые различия в форме крыла присутствовали между подсемействами

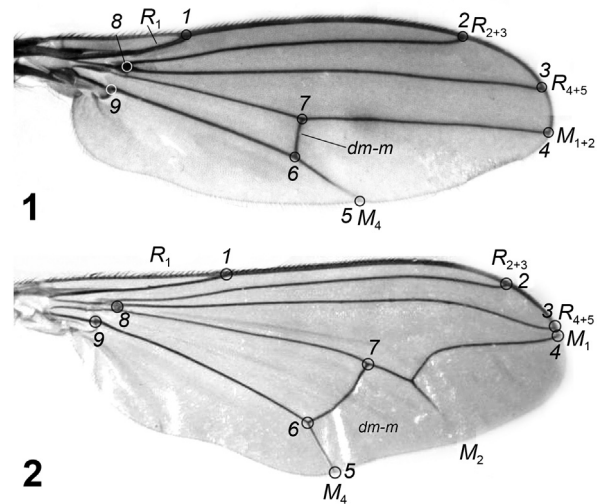


Рис. 1–2. Крылья и ландмарки, использованные в исследовании: 1 – *Campsicnemus scambus* (Fallén, 1823); 2 – *Sciapus wiedemanni* (Fallén, 1823). 1–9 – ландмарки: 1 – точка слияния R_1 с костью; 2 – точка слияния R_{2+3} с костью; 3 – точка слияния R_{4+5} с костью; 4 – точка слияния M_{1+2} с костью; 5 – точка слияния M_4 с костью; 6 – точка пересечения M_4 с $dm-m$; 7 – точка пересечения M_{1+2} с $dm-m$; 8 – точка слияния R_{2+3} и R_{4+5} ; 9 – начало M_4 .

Figs 1–2. Wings and landmarks used in the study:

1 – *Campsicnemus scambus* (Fallén, 1823); 2 – *Sciapus wiedemanni* (Fallén, 1823). 1–9 – landmarks: 1 – the insertion point of R_1 with costa; 2 – the insertion point of R_{2+3} with costa; 3 – the insertion point of R_{4+5} with costa; 4 – the insertion point of M_{1+2} with costa; 5 – the insertion point of M_4 with costa; 6 – the insertion point of M_4 with $dm-m$; 7 – the insertion point of M_{1+2} with $dm-m$; 8 – the insertion point of R_{2+3} and R_{4+5} ; 9 – the beginning of M_4 .

(MANOVA: лямбда Уилкса = 0.008; $F = 458.0$; $df = 126$, 64960; $p < 0.00001$), родами (лямбда Уилкса < 0.00001 ; $F = 513.0$; $df = 350$, 104019; $p < 0.00001$) и видами (лямбда Уилкса < 0.00001 ; $F = 278.5$; $df = 1120$, 116380; $p < 0.00001$). Различия в форме крыла у самцов и самок менее значимы (лямбда Уилкса = 0.69; $F = 304$; $df = 16$, 10721; $p < 0.00001$), поэтому в ходе исследования самки и самцы анализировались совместно, в качестве размера и формы крыла использовались средние значения для самцов и самок. Прокрустовы расстояния между подсемействами изменялись от 0.221, $p < 0.0001$ между Diaphorinae и Hydrophorinae до 0.0390, $p < 0.0001$ между Rhapsiinae и Symptetrinae. Интересно отметить, что минимальное прокрустово расстояние обнаружено между видами разных подсемейств (0.032, $p < 0.0001$, *Syntormon pallipes* и *Gymnopternus metallicus*).

Вариации положения ландмарок. Ландмарка 1. Наиболее дистально расположенная вершина R_1 наблюдается у представителей подсемейства Diaphorinae, в то время как Dolichopodinae, Medeterinae и Symptetrinae характеризуются проксимально расположенной вершиной R_1 . Остальные подсемейства занимают промежуточное положение.

Ландмарка 2 – вершина жилки R_{2+3} – наиболее проксимально расположена у Diaphorinae, дистально – у Medeterinae и Xanthochlorinae.

Значительных различий в расположении вершины R_{4+5} (ландмарка 3) у представителей семейства не наблюдается.

Ландмарка 4 (вершина M_{1+2}) смещена проксимально у видов Medeterinae и Hydrophorinae, дистально – у видов Diaphorinae.

Ландмарки 5, 6 и 7 продемонстрировали наибольшую дисперсию среди подсемейств. Вершина жилки M_4 наиболее дистально расположена у видов Neurigoninae и смещена проксимально у видов Sciapodinae, Medeterinae, Hydrophorinae, что в сочетании с наиболее дистально расположенной ландмаркой 6 у видов Medeterinae и Hydrophorinae позволяет сформировать наиболее короткий апикальный отрезок M_4 .

Ландмарки 6 и 7, описывающие расположение задней поперечной жилки $dm-m$, имеют наиболее проксимальное положение у представителей подсемейств Diaphorinae и Xanthochlorinae. Задняя поперечная жилка смещена апикально у видов Medeterinae и Hydrophorinae. Наибольший угол наклона $dm-m$ характерен для видов Sciapodinae.

Ландмарка 8, обозначающая положение точки расхождения R_{2+3} и R_{4+5} , наиболее проксимально расположена у видов Hydrophorinae и Medeterinae, наиболее дистально – у Xanthochlorinae, Rhapsiinae, Dolichopodinae, Diaphorinae и Sympycninae.

Сравнительный анализ с представителями внешней группы позволил выявить некоторые тенденции.

Первая – это укорочение R_1 и смещение ее вершины проксимально. Данная тенденция прослеживается в ряду Empididae – Diaphorinae – Xanthochlorinae, Rhapsiinae, Sciapodinae, Hydrophorinae, Neurigoninae – Dolichopodinae, Medeterinae.

Вторая – укорочение $dm-m$ и уменьшение угла ее наклона, сопровождающееся ее дистальным смещением. Данная тенденция наблюдается в ряду Empididae – Diaphorinae, Xanthochlorinae – Rhapsiinae, Neurigoninae, Sympycninae, Dolichopodinae – Sciapodinae – Medeterinae, Hydrophorinae.

Третья тенденция – укорочение апикального отрезка M_4 : Empididae – Diaphorinae, Xanthochlorinae – Rhapsiinae, Neurigoninae – Dolichopodinae, Sympycninae – Sciapodinae – Hydrophorinae, Medeterinae.

Еще одна тенденция, которая может быть выделена у Dolichopodidae по сравнению с представителями Empididae, это сближение вершин R_{4+5} и M_{1+2} .

Расположение подсемейств в пространстве форм. Анализ, или метод главных компонент вариации (Principal Component Analysis, PCA), позволил выделить 4 главных компоненты изменчивости формы, чей суммарный вклад превышал 75%. Первая компонента (PC1) содержала около 30% от общей дисперсии формы и включала совместное смещение ландмарок 3, 4, 5, 6 и 7 по оси x . Расположение подсемейств вдоль оси PC1 описывало дистальное смещение $dm-m$ (от *Asyndetus latifrons* до *Neurigona quadrifasciata*) (рис. 3). Вторая компонента (PC2) содержала 18.54% дисперсии формы и включала смещение ландмарки 5 по оси y – укорочение апикального отрезка M_4 . Ось PC2 описывала изменение от более узкого крыла с проксимальной $dm-m$ (виды *Tachytrechus* и *Hydrophorus*) до более широкого с

дистальной $dm-m$ (виды *Xanthochlorus*). Третья компонента вариации (PC3) содержала около 16.45% и включала смещения ландмарки 1. PC3 позволяла отделить группу видов подсемейства Diaphorinae от других долихоподид.

Перестановочный тест продемонстрировал наличие значимой филогенетической структуры данных ($p < 0.0001$). Филогенетический сигнал был особенно выражен для подсемейства Dolichopodinae, поскольку все рассмотренные в данном исследовании виды имели сходные крылья и в пространстве форм располагались рядом, за исключением видов *Tachytrechus*, а также в подсемействе Sciapodinae. Виды из подсемейств Sciapodinae, Medeterinae и Hydrophorinae, а также виды рода *Tachytrechus* продемонстрировали значительное сходство формы крыльев, несмотря на то, что не являются близкородственными исходя из молекулярных данных.

В некоторых случаях в пространстве форм сближенными оказались виды из разных подсемейств, например *Neurigona quadrifasciata* и *Campsicnemus compeditus*, виды *Teuchophorus* и *Dolichophorus kerteszi*, *Dolichopus unguilatus* и *Sciapus platypterus*. Наложение изменения форм на филогенетическое дерево продемонстрировало, что в ряде случаев форма крыла не несет в себе филогенетического сигнала, поскольку близкородственные виды (например, *Neurigona pallida* и *N. quadrifasciata*) далеко разнесены друг от друга в пространстве форм (рис. 3), тогда как виды, относящиеся к разным подсемействам, располагаются рядом (*Xanthochlorus ornatus*, *Sympycnus pulicarius*, *Chrysotys suavis*).

Кластерный анализ данных формы крыла по методу попарного внутригруппового невзвешенного среднего (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, UPGMA) (рис. 4) показал, что относительно достоверно выделяются только два подсемейства: Diaphorinae и Dolichopodinae. Отдельно от остальных видов семейства стоит группа, состоящая из видов *Asyndetus* и *Chrysotus* (подсемейство Diaphorinae), сюда же включен вид *Micromorphus albipes* (подсемейство Peloropeodinae). Это виды с проксимально смещенной $dm-m$. Вторая часть подсемейства Diaphorinae (виды *Argyra* и *Diaphorus*) была выделена в составе семейства в отдельную группу с достаточно высокой статистической поддержкой.

Выделение видов подсемейства Dolichopodinae не имеет высокой статистической поддержки: в состав группы, содержащей виды Dolichopodinae, также включаются виды *Syntormon pallipes* и *Lamprochromus bifasciatus* (Sympycninae), а виды рода *Tachytrechus* и *Sybistroma crinipes* попадают в другие группы. В отличие от долихоподид, виды Sympycninae не образуют устойчивой группы. Они кластеризуются с видами *Xanthochlorus*, *Neurigona*, *Achalculus*, *Chrysotus* и *Gymnopternus* из разных подсемейств. Несмотря на то, что некоторые из родов Sympycninae представлены несколькими видами, виды одного рода не образуют отдельных групп, только по два вида *Syntormon* и *Campsicnemus* выделяются с достаточно высокой статистической поддержкой.

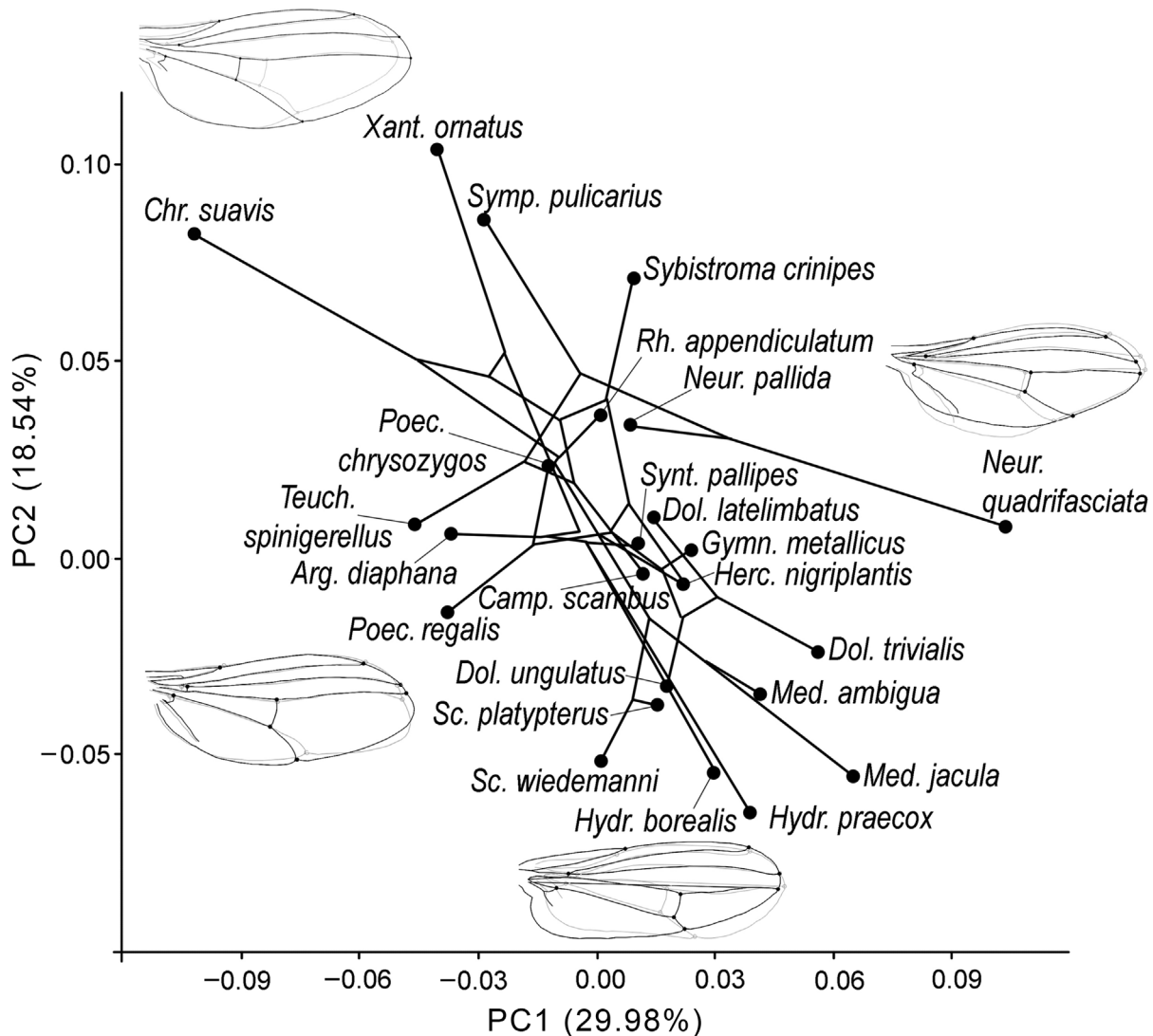


Рис. 3. Реконструкция эволюционно-морфологических изменений формы крыла в семействе Dolichopodidae: первая (29.98%) и вторая (18.54%) главные компоненты межвидовой изменчивости формы крыла (для облегчения визуального восприятия представлено 24 вида). Черный контур – усредненная форма крыла вида, серый контур – форма крыла предполагаемого общего предка.

Fig. 3. Reconstruction of evolutionary changes in wing shape of dolichopodid species: the first (29.98%) and second (18.54%) principal components of the shape variation (to facilitate visual perception, 24 species are showed). Black outline – mean wing shape of the species, grey outline – wing shape of common ancestor.

Виды рода *Hydrophorus* выделяются с высокой статистической поддержкой, но *Machaerium maritimae* (Hydrophorinae) демонстрирует сходство формы крыла с *Nematoproctus distendens* (Diaphorinae или Rharphiinae, по разным источникам). Та же ситуация представлена в подсемействе Medeterinae: *Dolichophorus* не включается в это подсемейство. Виды *Medetera* образуют две отдельные группы. Смешанные группы также наблюдаются в подсемействах Rharphiinae и Neurigoninae.

Необходимо отметить, что на субродовом уровне выделение видов *Dolichopus brevipennis* и *D. unguatus* с высокой статистической поддержкой сочетается с включением их в одну группу видов на основе молекулярных данных [Bernasconi et al., 2007a, b].

Филогенетический сигнал признаков формы крыла. Оценка филогенетического сигнала с

помощью лямбды Пагеля (рис. 5) показала, что все 18 признаков имеют высокую статистическую значимость филогенетического сигнала ($p < 0.01$). Длина R_1 , местоположение места расхождения R_{2+3} и R_{4+5} , взаиморасположение вершин R_{2+3} и R_{4+5} и положение $dm-m$ имеют наиболее значимый филогенетический сигнал ($p < 0.001$). Значимый, но меньший филогенетический сигнал продемонстрировал и размер крыла ($\lambda = 0.757$; $p = 0.001$).

Обсуждение

Хотя признаки формы крыла широко используются в исследованиях по систематике и филогении семейства Dolichopodidae, ответ на вопрос о том, несет ли отдельный признак филогенетический сигнал в той

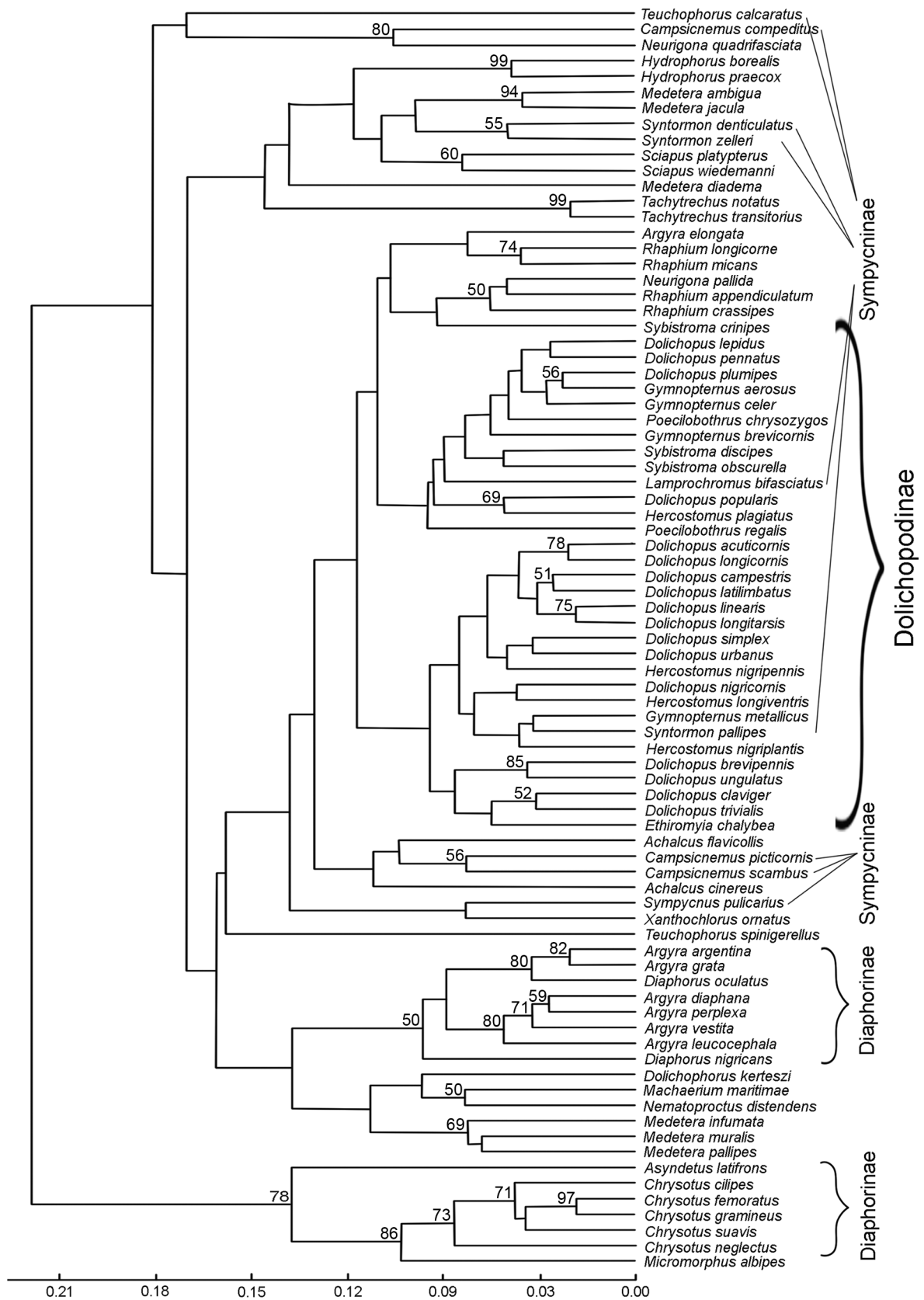


Рис. 4. UPGMA-дендрограмма, демонстрирующая фенетическое сходство крыльев 81 вида Dolichopodidae.
 Fig. 4. UPGMA dendrogram, showing phenetic similarity of wing shape among 81 dolichopodid species.

или иной эволюционной линии, должен быть доказан в каждом конкретном случае. Методы тестирования филогенетического сигнала количественных признаков [Pagel, 1999; Blomberg et al., 2003] в сочетании с методами геометрической морфометрии [Klingenberg, Gidaszewski, 2010] позволяют оценить каждый конкретный случай. Поскольку аэродинамика полета насекомых обуславливает их выживаемость [Dudley, 2002], можно предположить, что форма крыла является одним из наиболее эволюционно пластичных, адаптивных признаков, и формирование сходных признаков может объясняться не только наличием общего эволюционного предка, но и гомоплазией.

Данные предшествующих исследований говорят о том, что морфологические признаки насекомых могут проявлять различный уровень филогенетического сигнала, при этом быстро эволюционирующие признаки обычно обладают меньшим сигналом. К примеру, высокий филогенетический сигнал был выявлен в длине тела хальцид [Symonds, Elgar, 2013]. Определенный филогенетический сигнал демонстрируют признаки крыльев дрозофил [Blomberg et al., 2003; Klingenberg, Gidaszewski, 2010] и передних крыльев полужесткокрылых рода *Russelliana* Tuthill, 1959 [Serbina, Mennecart, 2018], в то время как у мух-журчалок рода *Platycheirus* Le Peletier et Serville, 1828 признаки крыльев не проявляют его, а значимый филогенетический сигнал несут морфометрические признаки ротового аппарата.

В результате нашего исследования показано, что как форма, так и размер крыла долихоподид, а также геометрия жилок являются филогенетически информативными и должны быть использованы в дальнейшем изучении систематики семейства. Высокие значения параметра лямбда Пагеля говорят о том, что различия в форме крыла играют большую роль в разделении подсемейств и родов, чем в разделении близкородственных видов. Такие признаки, как взаиморасположение вершин R_{4+5} и M_{1+2} , изменение длины R_1 и изменение расположения $dm-m$ играют важную роль в распределении подсемейств в пространстве форм. Вместе с тем редукция крыльев у единичных видов долихоподид (не включенных в анализ) из шести филогенетически далеких родов говорит о возможности экологической адаптации крыльев к условиям среды в процессе видообразования в исторически короткие сроки, например до 1.5 млн лет для видов рода *Campsicnemus* [Evenhuis, 2018].

Разделение видов Dolichopodidae с видами внешней группы происходит прежде всего по следующим признакам: смещение лантмарок 1 (вершина R_1) и 6 и 7 (точки слияния M_4 и M_{1+2} с $dm-m$) по оси x , соответствующее изменению длины R_1 и смещению $dm-m$. Анализ главных компонент вариации продемонстрировал, что наиболее близкими по форме крыла к видам Empididae являются виды Diaphorinae, для них характерны удлиненная R_1 и задняя поперечная жилка, смещенная проксимально. Подсемейство Diaphorinae, представленное в данном исследовании 5 родами, по форме крыла разделяется

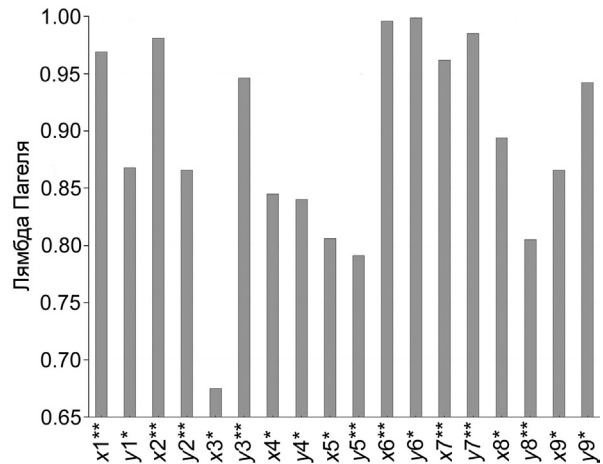


Рис. 5. Филогенетический сигнал признаков формы крыла долихоподид, оцененный с помощью показателя лямбда Пагеля (* – $p < 0.01$; ** – $p < 0.001$); x и y – координаты девяти лантмарок, использованных в исследовании.

Fig. 5. Phylogenetic signal in wing shape traits of dolichopodid species evaluated using Pagel's lambda (* – $p < 0.01$; ** – $p < 0.001$); x and y – coordinates of nine landmarks used in the study.

на 2 группы, что согласуется с молекулярными данными [Bernasconi et al., 2007a; Germann et al., 2011] и может свидетельствовать о том, что подсемейство не представляет собой монофилетическую группу.

Так, высказано мнение, что триба Argirini, размещенная в настоящее время в подсемействе Diaphorinae, может быть выделена как отдельное подсемейство [Grichanov, 2016]. Кроме того, в трибе Diaphorini обособлена группа родов по такому признаку, как модифицированное жилкование крыла, в том числе укорочение кости, ослабление или частичное исчезновение жилок M_{1+2} и $dm-m$ (например, виды *Asyndetus*), смещение $dm-m$ почти до основания крыла (например, *Shamshevia* Grichanov, 2012) и т.п. В роде *Aphasmaphleps* Grichanov, 2010 такие модификации имеются только у самцов, что с очевидностью говорит об апоморфии или синапоморфии признаков.

В некоторых случаях близкими в пространстве форм являются таксоны, не имеющие общего эволюционного предка. Таковыми оказались неблизкородственные таксоны: виды Sciapodinae, Medeterinae и Hydrophorinae. Это можно объяснить и экологическими причинами. Большинство имаго *Medetera* встречаются на стволах деревьев, где их личинки трофически связаны с личинками короедов, ногохвостками и другими обитателями деревьев [Ulrich, 2004]. Представители рода *Hydrophorus*, как правило, обитают на поверхности водоемов или около воды и питаются личинками комаров, мошек, мелкими ракообразными, в том числе бокоплавами [Ulrich, 2004]. Рассмотренные виды Sciapodinae предпочитают лесные опушки и верхний ярус травянистой растительности. Следовательно, удлиненная форма крыла со смещенной дистальной $dm-m$ и сходящимися к вершине крыла R_{4+5} и M_{1+2} характерна для видов открытых пространств. По данным предыдущих исследований, она обеспечивает возможность

развития большей скорости полета [Johansson et al., 2009; Minias et al., 2015]. К видам с удлинёнными крыльями, обитающим на открытых пространствах, также относятся *Dolichopus unguulatus* и *D. brevipennis*, что влияет на сходство формы их крыла с формой крыла подсемейств, перечисленных выше. Вместе с тем наиболее многочисленный по числу видов род *Dolichopus* (650 видов), как и всё подсемейство Dolichopodinae в целом (более 40 валидных родов в мировой фауне), демонстрирует громадную степень изменчивости в форме и жилковании крыла, которая заслуживает отдельного изучения.

Sciapodinae характеризуется рядом примитивных черт [Bickel, 1994], в том числе разделением M_{1+2} на M_1 и M_2 . Тем не менее M_2 редуцирована до складки крыла у многих представителей подсемейства или даже отсутствует (например, *Mesorhaga* Schiener, 1868), так что формируется аркообразный изгиб медиальной жилки. У остальных долихоподид M_2 отсутствует, за исключением видов *Lichtwardtia* Enderlein, 1912 и некоторых видов *Dolichopus*, у которых сохранился ее короткий обрубок. Хотя по данному признаку виды *Sciapus* ближе к представителям Dolichopodinae, общая форма крыла, хотя и сформированная различными путями, ближе к форме крыла Medeterinae и Hydrophorinae.

Признаки формы крыла позволили выделить целиком только подсемейство Dolichopodinae (кроме рода *Tachytrechus*, который вместе с 17 тропическими родами обособлен в трибу Tachytrechini); точно такие же результаты были получены и другими авторами на основании молекулярных данных [Bernasconi et al., 2007a; Lim et al., 2010; Germann et al., 2011], что говорит о том, что данное подсемейство представляет собой наиболее стабильную группу. Тем не менее внутренние взаимосвязи видов подсемейства значительно различаются на молекулярных деревьях и в результатах, полученных на основании морфометрических данных. На основании данных геометрической морфометрии крыла основные роды долихоподид (*Dolichopus*, *Gymnopternus*, *Hercostomus*, *Poecilobothrus*) достоверно не разделяются; образуются смешанные группы (*Dolichopus popularis* и *Hercostomus plagiatus*, *Dolichopus plumipes* и *Gymnopternus aerosus*).

Оба вида *Hydrophorus* были сгруппированы вместе, однако *Machaerium maritimaе* (Hydrophorinae) демонстрирует сходство формы крыла с *Nematoproctus distendens* (Diaphorinae или Rharphiinae, по разным источникам) и *Dolichophorus*. Кроме значительного различия в форме крыла, имелись также другие морфологические признаки, на основании которых ранее род *Machaerium* помещался в подсемейство Rharphiinae [Parent, 1938], однако на основе молекулярных данных было подтверждено, что род принадлежит к подсемейству Hydrophorinae [Bernasconi et al., 2007a].

Шесть изученных видов *Medetera* (не принадлежащих к *Oligochaetus* Mik, 1878, ныне синоним *Medetera*) по форме крыла образовали две подтвержденные статистически группы. Выделение

видов *Medetera jacula*, *M. diadema* и *M. ambigua* в отдельную группу на основе признаков формы крыла согласуется с предшествующими исследованиями [Bickel, 1985], где на основе морфологических признаков гениталий самца и ротового аппарата виды *Medetera jacula*, *M. diadema* и *M. ambigua* выделяются в группу *diadema-veles*. Значительное сходство формы крыла у видов данной группы также может объясняться их экологическим сходством [Bickel, 1985], поскольку, в отличие от остальных видов рода, они встречаются не только на стволах деревьев, но и на других вертикальных поверхностях, и в ксерофитных экосистемах. В эту группу Биккель также включает вид *Medetera infumata*, который в нашем исследовании образует смешанный кластер с видами *Medetera pallipes* (по Биккелю – группа *apicalis*) и *M. muralis*.

Согласно молекулярным данным, подсемейства Neurigoninae, Rharphiinae и Symplocninae являются парафилетическими группами. По нашим данным, форма крыльев видов данных подсемейств демонстрирует значительное разнообразие. Единственный изученный вид Peloropodinae из рода *Micromorphus* группируется с видами *Asyndetus* и *Chrysotus* (Diaphorinae).

Данное исследование показало значительную варибельность формы крыльев Dolichopodidae, которая содержит явную взаимосвязь с филогенетическими взаимоотношениями видов. Кроме того, различия в форме крыла демонстрируют ее специализацию в трех основных направлениях:

1) общее удлинение крыла и смещение *dm-m* дистально (Hydrophorinae, Medeterinae, Sciapodinae, некоторые Dolichopodinae);

2) формирование широкого крыла с удлинённой R_1 , удлинённая *dm-m* расположена примерно в середине крыла (*Argyra*);

3) крыло с укороченной *dm-m*, смещённой проксимально (*Asyndetus*, *Chrysotus*, *Micromorphus*).

Обнаруженные различия в форме крыла у близкородственных видов (например, у видов *Neurigona*) могут быть результатом более быстрого развития в ответ на давление полового отбора, которое приводит к меньшему проявлению филогенетического сигнала. Однако, несмотря на ряд исключений, значительное согласование структуры филогенетического дерева Dolichopodidae, построенного на основании молекулярных признаков, с формой крыла указывает на ценность признаков крыла для совершенствования системы семейства.

Благодарности

Авторы искренне благодарны д.б.н. профессору О.П. Негрову (ВГУ) за предоставление образцов для исследования и помощь в определении материала, собранного авторами.

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований в Российской Федерации на долгосрочный период (2013–2020 гг.), поддержана проектом ВИЗР № 0665-2019-0014.

Литература

- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии. *Журнал общей биологии*. 63(6): 473–493.
- Чурсина М.А., Негрбов О.П. 2018. Филогенетический сигнал формы крыла в подсемействе Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae). *Зоологический журнал*. 97(6): 688–700. DOI: 10.7868/S0044513418060041
- Чурсина М.А., Негрбов О.П., Маслова О.О. 2012. Признаки родового уровня в жилковании крыльев Dolichopodidae (Diptera). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 8(2): 305–307. DOI: 10.23885/1814-3326-2012-8-2-305-307
- Baylac M., Villemant C., Simbolotti G. 2003. Combining geometric morphometrics with pattern recognition for the investigation of species complexes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 80: 89–98. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2003.00221.x
- Becker T. 1917. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 102: 113–361.
- Becker T. 1918a. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 104: 35–214.
- Becker T. 1918b. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 104: 35–214.
- Bernasconi M.V., Pollet M., Ward P.I. 2007a. Molecular systematic of Dolichopodidae (Diptera) inferred from COI and 12S rDNA gene sequences based on European exemplars. *Invertebrate Systematics*. 21(5): 453–470. DOI: 10.1071/IS06043
- Bernasconi M.V., Pollet M., Varini-Ooijen M., Ward P.I. 2007b. Phylogeny of European *Dolichopus* and *Gymnopternus* (Diptera: Dolichopodidae) and the significance of morphological characters inferred from molecular data. *European Journal of Entomology*. 104(3): 601–607. DOI: 10.14411/eje.2007.075
- Bickel D.J. 1985. A revision of the Nearctic *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae). *United States Department of Agriculture, Agriculture Research Service, Technical Bulletin*. 1692: 1–109.
- Bickel D.J. 1994. The Australian Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae), with a review of the Oriental and Australasian faunas, and a world conspectus of the subfamily. *Records of the Australian Museum Supplement*. 21: 1–394. DOI: 10.3853/j.0812-7387.21.1994.50
- Blomberg S.P., Garland T., Ives A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57(4): 717–745.
- Brooks S.E. 2005. Systematics and phylogeny of Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae). *Zootaxa*. 857: 1–158.
- Caterino M.S., Cho S., Sperling F.A.H. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology*. 45: 1–54.
- Cavicchi S., Guerra D., Giogri G., Pezzoli C. 1985. Temperature-related divergence in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. I. Genetic and developmental basis of wing size and shape variation. *Genetics*. 109(4): 665–689.
- Chursina M.A. 2017. Intraspecific variation and asymmetry in wing shape of dolichopodid flies (Diptera, Dolichopodidae). *International Journal of Entomology Research*. 2(5): 10–20.
- Chursina M.A., Negrobov O.P. 2016. Intraspecific variation in wing shape of *Poecilobothrus regalis* (Meigen, 1824) (Diptera, Dolichopodidae). *Journal of Insect Biodiversity*. 4(16): 1–11. DOI: 10.12976/jib/2016.4.16
- Chursina M.A., Negrobov O.P., Selivanova O.V. 2014. Morphology of Dolichopodidae (Diptera) wings. *Амурский зоологический журнал*. 6(1): 51–54.
- Chursina M.A., Solodskikh O.Y., Negrobov O.P. 2017. Intraspecific variation in wing shape of *Dolichopus plumipes* (Diptera, Dolichopodidae). *Acta Entomologica Serbica*. 22: 91–98. DOI: 10.5281/zenodo.809191
- Cumming J.M., Wood D.M. 2017. 3. Adult morphology and terminology. In: *Manual of Afrotropical Diptera, Volume 1. Introductory chapters and keys to Diptera families. Suricata 4*. Pretoria: SANBI Graphics & Editing: 89–134.
- De la Riva J., Le Pont F., Ali V., Matias A., Mollinedo S., Dujardin J.P. 2001. Wing geometry as a tool for studying the *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) complex. *The Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. 96(8): 1089–1094.
- Dudley R. 2002. The biomechanics of insect flight: Form, Function, Evolution. Princeton: Princeton University Press. 496 p.
- Evenhuis N.L. 2018. A new species of flightless *Campsicnemus* (Diptera: Dolichopodidae) from the Wai'anae Range, O'ahu, Hawaiian Islands. *Bishop Museum Occasional Papers*. 123: 25–30.
- Francuski Lj., Ludoski J., Vujić A., Milankov V., 2009a. Wing geometric morphometric inferences on species delimitation and intraspecific divergent units in the *Merodon ruficornis* group (Diptera, Syrphidae) from the Balkan Peninsula. *Zoological Science*. 26(4): 301–308. DOI: 10.2108/zsj.26.301
- Francuski Lj., Vujić A., Kovačević A., Ludoški J., Milankov V. 2009b. 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* Vujić, 1996. *Contribution to Zoology*. 78(3): 129–140. DOI: 10.1163/18759866-07803004
- Freckleton R.P., Harvey P.H., Pagel M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist*. 160(6): 712–726. DOI: 10.1086/343873
- GenBank. 2016. URL: [https:// www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) (last updated 15.11.2016).
- Germann C., Pollet M., Wimmer C., Bernasconi M.V. 2011. Molecular data sheds light on the classification of long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae). *Invertebrate Systematics*. 25(4): 303–321. DOI: 10.1071/IS11029
- Grichanov I.Ya. 2007. A checklist and keys to Dolichopodidae (Diptera) of the Caucasus and East Mediterranean. *Plant Protection News. Supplement*: 1–160.
- Grichanov I.Ya. 2016. Two new species of *Dactylonotus* Parent, 1934 (Diptera: Dolichopodidae) from South Africa and a key to Afrotropical species. *European Journal of Taxonomy*. 175: 1–9. DOI: 10.5852/ejt.2016.175
- Griffiths J.A., Schiffer M., Hoffmann A.A. 2004. Clinal variation and laboratory adaptation in the rainforest species *Drosophila birchii* for stress resistance, wing shape and development time. *Journal of Evolutionary Biology*. 18: 213–222. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2004.00782.x
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4: 1–9.
- Hosken D.J., Stockley P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 19(2): 87–93. DOI: 10.1016/j.tree.2003.11.012
- Johansson F., Soderquist M., Bokma F. 2009. Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*. 97(2): 362–372. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2009.01211.x
- Kamilar J.M., Cooper N. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*. 368: 20120341. DOI: 10.1098/rstb.2012.0341
- Kemmel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P., Webb C.O. 2010. Picante: R tool for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatic*. 26(11): 1463–1464. DOI: 10.1093/bioinformatics/btq1166
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Research*. 11(2): 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signal and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*. 59(3): 245–261. DOI: 10.1093/sysbio/syp106
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 35(6): 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
- Land M.F. 1993. Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus*. *Journal of Comparative Physiology*. 173(5): 605–613. DOI: 10.1007/BF00197768
- Lim G.Sh., Hwang W.S., Kutty S.N., Meier R., Grootaert P. 2010. Mitochondrial and nuclear markers support the monophyly of Dolichopodidae and suggest a rapid origin of the subfamilies (Diptera: Empidoidea). *Systematic Entomology*. 35: 59–70. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2009.00481.x
- Lundbeck W. 1912. Diptera danica, genera and species of flies hitherto found in Denmark. Part IV Dolichopodidae. Copenhagen: G.E.C. Gad. 407 p.
- Minias P., Meissner W., Włodarczyk R., Ożarowska A., Piasecka A., Kaczmarek K., Janiszewski T. 2015. Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis*. 157(3): 528–535. DOI: 10.1111/ibi.12262
- Negrobov O.P. 1977. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region. Teil 29 (Lf. 316)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 347–386.
- Negrobov O.P. 1978. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region. Teil 29 (Lf. 319)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 387–418.
- Negrobov O.P. 1979a. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region. Teil 29 (Lf. 321)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 419–474.

- Negrobov O.P. 1979b. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 322)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 475–530.
- Negrobov O.P., Chursina M.A. 2012. Comparative description of wings venation of genera *Diaphorus* and *Hydrophorus* (Dolichopodidae, Diptera). *An International Journal of Dipterological Research*. 23(2): 91–93.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1971. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 284)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 238–256.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1972. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 289)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 257–302.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1974a. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 302)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 303–324.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1974b. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 303)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 325–346.
- Ord T.J., Martins E.P. 2010. Evolution of behavior: phylogeny and the origin of present day diversity. *In: Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford: Oxford University Press: 108–128.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. 401(6756): 877–884. DOI: 10.1038/44766
- Parent O. 1938. Faune de France. 35. Diptères Dolichopodidae. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. 720 p.
- Pollet M. 2003. A critical note on the systematic position of *Gymnopternus* (Diptera: Dolichopodidae). *Studia dipterologica*. 10(2): 537–548.
- Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*. 39: 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Schutze M.K., Jessup A., Clarke A.R. 2012. Wing shape as a potential discriminator of morphologically similar pest taxa within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*. 102(1): 103–111. DOI: 10.1017/S0007485311000423
- Štarhová Šerbina L., Mennecart B. 2018. Evolutionary pattern of the forewing shape in the Neotropical genus of jumping plant-lice (Hemiptera: Psylloidea: *Russelliana*). *Organisms Diversity & Evolution*. 18(3): 313–325. DOI: 10.1007/s13127-018-0367-5
- Smith-Caldas M.R.B., McPherson B.A., Silva J.G., Zucchi R.A. 2001. Phylogenetic relationships among species of the *fraterculus* group (Anastrepha: Diptera: Tephritidae) inferred from DNA sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I. *Neotropical Entomology*. 30(4): 565–573. DOI: 10.1590/S1519-566X2001000400009
- STATISTICA Help URL: <http://documentation.statsoft.com> (дата обращения: 31.01.2018).
- Symonds M.R.E., Elgar M.A. 2013. The evolution of body size, antennal size and host use in parasitoid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): a phylogenetic comparative analysis. *PLoS ONE*. 8(10): e78297. DOI: 10.1371/journal.pone.0078297
- Tofilski A. 2008. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honeybee subspecies. *Apidologie*. 39(5): 558–563. DOI: 10.1051/apido:2008037
- Ulrich H. 2004. Predation by adult Dolichopodidae (Diptera): a review of literature with an annotated prey-predator list. *Studia dipterologica*. 11(2): 369–403.
- Villemant C., Simbolotti G., Kenis M. 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*. 32(4): 625–634. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2007.00389.x
- Wang M., Zhu Y., Zhang L., Yang D. 2007. A phylogenetic analysis of Dolichopodidae based on morphological evidence (Diptera, Brachycera). *Acta Zootaxonomica Sinica*. 32: 241–254.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. London: Elsevier Academic Press. 437 p.
- Zhang L., Yang D. 2005. A study on the phylogeny of Dolichopodinae from the Palaearctic and oriental realms, with description of three new genera (Diptera, Dolichopodidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*. 30(1): 180–190.

Поступила / Received: 10.03.2019

Принята / Accepted: 17.03.2019

References

- Baylac M., Villemant C., Simbolotti G. 2003. Combining geometric morphometrics with pattern recognition for the investigation of species complexes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 80: 89–98. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2003.00221.x
- Becker T. 1917. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 102: 113–361.
- Becker T. 1918a. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 103: 203–315.
- Becker T. 1918b. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*. 104: 35–214.
- Bernasconi M.V., Pollet M., Varini-Ooijen M., Ward P.I., 2007b. Phylogeny of European *Dolichopus* and *Gymnopternus* (Diptera: Dolichopodidae) and the significance of morphological characters inferred from molecular data. *European Journal of Entomology*. 104(3): 601–607. DOI: 10.14411/eje.2007.075
- Bernasconi M.V., Pollet M., Ward P.I. 2007a. Molecular systematic of Dolichopodidae (Diptera) inferred from COI and 12S rDNA gene sequences based on European exemplars. *Invertebrate Systematics*. 21(5): 453–470. DOI: 10.1071/IS06043
- Bickel D.J. 1985. A revision of the Nearctic *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae). *United States Department of Agriculture, Agriculture Research Service, Technical Bulletin*. 1692: 1–109.
- Bickel D.J. 1994. The Australian Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae), with a review of the Oriental and Australasian faunas, and a world conspectus of the subfamily. *Records of the Australian Museum Supplement*. 21: 1–394. DOI: 10.3853/j.0812-7387.21.1994.50
- Blomberg S.P., Garland T., Ives A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57(4): 717–745.
- Brooks S.E. 2005. Systematics and phylogeny of Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae). *Zootaxa*. 857: 1–158.
- Caterino M.S., Cho S., Sperling F.A.H. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology*. 45: 1–54.
- Cavicchi S., Guerra D., Giogri G., Pezzoli C. 1985. Temperature-related divergence in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. I. Genetic and developmental basis of wing size and shape variation. *Genetics*. 109(4): 665–689.
- Chursina M.A. 2017. Intraspecific variation and asymmetry in wing shape of dolichopodid flies (Diptera, Dolichopodidae). *International Journal of Entomology Research*. 2(5): 10–20.
- Chursina M.A., Negrobov O.P. 2016. Intraspecific variation in wing shape of *Poecilobothrus regalis* (Meigen, 1824) (Diptera, Dolichopodidae). *Journal of Insect Biodiversity*. 4(16): 1–11. DOI: 10.12976/jib/2016.4.16
- Chursina M.A., Negrobov O.P. 2018. Phylogenetic signal in the wing shape in the subfamily Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae). *Entomological Review*. 98(5): 515–527. DOI: 10.1134/S0013873818050019
- Chursina M.A., Negrobov O.P., Maslova O.O. 2012. Characters of generic level in wing venation of Dolichopodidae (Diptera). *Caucasian Entomological Bulletin*. 8(2): 305–307 (in Russian). DOI: 10.23885/1814-3326-2012-8-2-305-307
- Chursina M.A., Negrobov O.P., Selivanova O.V. 2014. Morphology of Dolichopodidae (Diptera) wings. *Amurskiy zoologicheskii zhurnal*. 6(1): 51–54.
- Chursina M.A., Solodskii O.Y., Negrobov O.P. 2017. Intraspecific variation in wing shape of *Dolichopus plumipes* (Diptera, Dolichopodidae). *Acta Entomologica Serbica*. 22: 91–98. DOI: 10.5281/zenodo.809191
- Cumming J.M., Wood D.M. 2017. 3. Adult morphology and terminology. In: *Manual of Afrotropical Diptera*, Volume 1. Introductory chapters and keys to Diptera families. Suricata 4. Pretoria: SANBI Graphics & Editing: 89–134.
- De la Riva J., Le Pont F., Ali V., Matias A., Mollinedo S., Dujardin J.P. 2001. Wing geometry as a tool for studying the *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) complex. *The Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. 96(8): 1089–1094.
- Dudley R. 2002. The biomechanics of insect flight: Form, Function, Evolution. Princeton: Princeton University Press. 496 p.
- Evenhuis N.L. 2018. A new species of flightless *Campsicnemus* (Diptera: Dolichopodidae) from the Waï'anae Range, O'ahu, Hawaiian Islands. *Bishop Museum Occasional Papers*. 123: 25–30.
- Francuski Lj., Ludoski J., Vujić A., Milankov V., 2009a. Wing geometric morphometric inferences on species delimitation and intraspecific divergent units in the *Merodon ruficornis* group (Diptera, Syrphidae) from the Balkan Peninsula. *Zoological Science*. 26(4): 301–308. DOI: 10.2108/zsj.26.301
- Francuski Lj., Vujić A., Kovačević A., Ludoški J., Milankov V. 2009b. 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* Vujić, 1996. *Contribution to Zoology*. 78(3): 129–140. DOI: 10.1163/18759866-07803004
- Freckleton R.P., Harvey P.H., Pagel M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist*. 160(6): 712–726. DOI: 10.1086/343873
- GenBank. 2016. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (last update 15.11.2016).
- Germann C., Pollet M., Wimmer C., Bernasconi M.V. 2011. Molecular data sheds light on the classification of long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae). *Invertebrate Systematics*. 25(4): 303–321. DOI: 10.1071/IS11029
- Grichanov I.Ya. 2007. A checklist and keys to Dolichopodidae (Diptera) of the Caucasus and East Mediterranean. *Plant Protection News Supplement*: 1–160.
- Grichanov I.Ya. 2016. Two new species of *Dactylonotus* Parent, 1934 (Diptera: Dolichopodidae) from South Africa and a key to Afrotropical species. *European Journal of Taxonomy*. 175: 1–9. DOI: 10.5852/ejt.2016.175
- Griffiths J.A., Schiffer M., Hoffmann A.A. 2004. Clinal variation and laboratory adaptation in the rainforest species *Drosophila birchii* for stress resistance, wing shape and development time. *Journal of Evolutionary Biology*. 18: 213–222. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2004.00782.x
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4: 1–9.
- Hosken D.J., Stockley P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 19(2): 87–93. DOI: 10.1016/j.tree.2003.11.012
- Johansson F., Soderquist M., Bokma F. 2009. Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*. 97(2): 362–372. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2009.01211.x
- Kamilar J.M., Cooper N. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*. 368: 20120341. DOI: 10.1098/rstb.2012.0341
- Kemmel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P., Webb C.O. 2010. Picante: R tool for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*. 26(11): 1463–1464. DOI: 10.1093/bioinformatics/btq166
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Research*. 11(2): 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signal and homoplasy in morphometric data. *Systematic biology*. 59(3): 245–261. DOI: 10.1093/sysbio/syp106
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 35(6): 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
- Land M.F. 1993. Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus*. *Journal of Comparative Physiology*. 173(5): 605–613. DOI: 10.1007/BF00197768
- Lim G.Sh., Hwang W.S., Kutty S.N., Meier R., Grootaert P. 2010. Mitochondrial and nuclear markers support the monophyly of Dolichopodidae and suggest a rapid origin of the subfamilies (Diptera: Empidoidea). *Systematic Entomology*. 35: 59–70. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2009.00481.x
- Lundbeck W. 1912. Diptera danica, genera and species of flies hitherto found in Denmark. Part IV Dolichopodidae. Copenhagen: G.E.C. Gad. 407 p.
- Minias P., Meissner W., Włodarczyk R., Ożarowska A., Piasecka A., Kaczmarek K., Janiszewski T. 2015. Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis*. 157(3): 528–535. DOI: 10.1111/ibi.12262
- Negrobov O.P. 1977. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region*. Teil 29 (Lf. 316). Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 347–386.
- Negrobov O.P. 1978. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region*. Teil 29 (Lf. 319). Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 387–418.
- Negrobov O.P. 1979a. Dolichopodidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region*. Teil 29 (Lf. 321). Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 419–474.

- Negrobov O.P. 1979b. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 322)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 475–530.
- Negrobov O.P., Chursina M.A. 2012. Comparative description of wings venation of genera *Diaphorus* and *Hydrophorus* (Dolichopodidae, Diptera). *An International Journal of Dipterological Research*. 23(2): 91–93.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1971. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 284)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 238–256.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1972. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 289)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 257–302.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1974a. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 302)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 303–324.
- Negrobov O.P., Stackelberg A.A. 1974b. Dolichopodidae. *In: Die Fliegen der Palaarktischen Region. Teil 29 (Lf. 303)*. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 325–346.
- Ord T.J., Martins E.P. 2010. Evolution of behavior: phylogeny and the origin of present day diversity. *In: Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford: Oxford University Press: 108–128.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. 401(6756): 877–884. DOI: 10.1038/44766
- Parent O. 1938. Faune de France. 35. Diptères Dolichopodidae. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. 720 p.
- Pavlinov I.Ya., Mikheshina N.G. 2002. Principles and methods of geometric morphometrics. *Zhurnal obshchey biologii*. 63(6): 473–493 (in Russian).
- Pollet M. 2003. A critical note on the systematic position of *Gymnopternus* (Diptera: Dolichopodidae). *Studia dipterologica*. 10(2): 537–548.
- Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*. 39: 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Schutze M.K., Jessup A., Clarke A.R. 2012. Wing shape as a potential discriminator of morphologically similar pest taxa within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*. 102(1): 103–111. DOI: 10.1017/S0007485311000423
- Smith-Caldas M.R.B., McPheron B.A., Silva J.G., Zucchi R.A. 2001. Phylogenetic relationships among species of the *fraterculus* group (Anastrepha: Diptera: Tephritidae) inferred from DNA sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I. *Neotropical Entomology*. 30(4): 565–573. DOI: 10.1590/S1519-566X2001000400009
- Štarhová Serbina L., Mennecart B. 2018. Evolutionary pattern of the forewing shape in the Neotropical genus of jumping plant-lice (Hemiptera: Psylloidea: *Russelliana*). *Organisms Diversity & Evolution*. 18(3): 313–325. DOI: 10.1007/s13127-018-0367-5
- STATISTICA Help URL: <http://documentation.statsoft.com> (дата обращения: 31.01.2018).
- Symonds M.R.E., Elgar M.A. 2013. The evolution of body size, antennal size and host use in parasitoid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): a phylogenetic comparative analysis. *PLoS ONE*. 8(10): e78297. DOI: 10.1371/journal.pone.0078297
- Tofilski A. 2008. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honeybee subspecies. *Apidologie*. 39(5): 558–563. DOI: 10.1051/apido:2008037
- Ulrich H. 2004. Predation by adult Dolichopodidae (Diptera): a review of literature with an annotated prey-predator list. *Studia dipterologica*. 11(2): 369–403.
- Villemant C., Simbolotti G., Kenis M. 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*. 32(4): 625–634. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2007.00389.x
- Wang M., Zhu Y., Zhang L., Yang D. 2007. A phylogenetic analysis of Dolichopodidae based on morphological evidence (Diptera, Brachycera). *Acta Zootaxonomica Sinica*. 32: 241–254.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. London: Elsevier Academic Press. 437 p.
- Zhang L., Yang D. 2005. A study on the phylogeny of Dolichopodinae from the Palaearctic and oriental realms, with description of three new genera (Diptera, Dolichopodidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*. 30(1): 180–190.